

# 植物气味腺研究进展

崔长杰, 邹璞\*, 匡延凤, 刘焕芳, 廖景平

(中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650)

**摘要:** 气味腺是花器官上能够产生和释放花气味的特殊腺体结构, 在传粉过程中与其他花部性状结合能够吸引传粉者访花, 气味腺的研究有助于揭示动物与植物之间的协同进化机制, 此外, 气味腺外部形态特征及细胞微形态可作为分类依据之一。对气味腺的结构、类型和检测方法, 及其在植物科属中的分布情况进行了归纳总结, 并对气味腺在传粉过程中和分类学上的意义进行了分析。最后提出只有结合分子实验技术手段, 全面综合考虑繁殖生物学和植物化学的分析方法, 才能深入理解气味腺的多样性与演化。

**关键词:** 气味腺; 分泌细胞; 传粉; 花气味; 结构

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.06.017

## Research Advances on the Osmophores in Plants

CUI Chang-jie, ZOU Pu\*, KUANG Yan-feng, LIU Huan-fang, LIAO Jing-ping

(Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** Osmophores is special gland structure, which can produce and release floral scent, and attract pollinators visiting flowers combined with other floral traits. The studies on osmophores might contribute to revealing the coevolution mechanism between animals and plants. In addition, the external morphology and micromorphology of osmophores can be used as one of basises of classification. The structure, type, distribution and detection methods of osmophore in plants were summarized, the significance of osmophore in pollination biology and taxonomic was also discussed. At last, it is proposed that studies on osmophores combined with molecular, reproductive biology and phytochemistry would help to understand the diversity and evolution of osmophores in the future.

**Key words:** Osmophores; Secretory cell; Pollination; Floral scent; Structure

花气味是植物花器官释放的挥发性小分子, 能够吸引传粉者引发传粉效应<sup>[1]</sup>。众多有花植物在进入开花阶段时, 作为植物吸引传粉者的一种重要手段, 花气味的组成及含量在一定程度上影响传粉者的种类及访花频率, 决定植物的传粉类型, 并关系到植物的繁殖成功与否<sup>[2]</sup>。那么花气味是如何产生、释放的呢? Vogel 指出分散释放(Diffuse liberation)是有花植物最常见的花气味释放模式<sup>[3]</sup>。这些花气

味分泌组织分散分布于花被片, 通常由普通的表皮细胞、皮下分泌细胞构成<sup>[3-5]</sup>。尽管这种模式最为普遍, 但关于这方面的报道很少<sup>[6-7]</sup>, 主要由于这些分泌组织的外表特征不明显, 不易定位<sup>[8]</sup>。一些植物花器官上还存在着一种腺体结构, 具有一定的形态特征, 存在于特定的部位, 即气味腺(Osmophore)——花器官上能够产生和释放挥发性花气味的特殊腺体结构<sup>[9-10]</sup>。气味腺产生的花气味作为昆虫访花的

收稿日期: 2015-01-04 接受日期: 2015-03-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31470410, 31200176, 31200246); 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室基金项目; 华南植物园-上海植物生理生态研究所联合项目资助

作者简介: 崔长杰(1989~), 女, 硕士研究生, 研究方向为繁殖生物学。E-mail: cuichangjie2288@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zoupu@scib.ac.cn

诱物或报酬<sup>[11]</sup>，在虫媒植物的传粉系统和交配系统中具有重要作用，因此气味腺也是影响植物繁殖成功的重要性状之一。

近年来，国际上对气味腺的研究已取得了一系列的成果<sup>[8,12-14]</sup>。但是，目前国内还未有关于气味腺的研究报道，也未见专门介绍气味腺的研究进展。因此，本文对气味腺的结构特征、检测方法，以及气味腺在传粉过程及分类学中的作用进行了综述，以期为气味腺的研究提供思路。

## 1 气味腺的定义

一百多年前，Arcangeli<sup>[15]</sup>观察到天南星科(Araceae)植物 *Arum italicum* 肉穗花序顶部能够释放气味，推测花气味的释放与花序的特定部位有关，并将气味释放区域称为气味域(Osmoforo)。1962年，Vogel再次定义了气味腺(Osmophore)一词，将其描述为一种与花挥发性物质的产生和释放有关的具腺体特性的特定组织<sup>[9]</sup>。自此，气味腺的结构、气味腺与传粉生物学之间的关系等研究开始受到重视。尽管在一些植物叶片，如棕榈科(Palmae)植物 *Chamaerops humilis*，也有气味腺的报道<sup>[16]</sup>，但其在植物花器官中更普遍，气味腺既可存在于整个花序中<sup>[9]</sup>，也可以存在于单花花被片、苞片、花部附属物或花药中，如葱科(Alliaceae)的 *Gilliesia graminea* 花被片附属物<sup>[17]</sup>，萝藦科(Asclepiadaceae)的 *Orbea variegata* 花冠环部<sup>[18]</sup>，兰科(Orchidaceae)植物的唇瓣等均存在气味腺<sup>[14,19-20]</sup>。

## 2 气味腺的检测方法

上世纪中期，人们主要是通过嗅觉来辨别花器官中的气味腺，即嗅觉实验(Olfactory test)<sup>[9]</sup>，采集一定数量的新鲜花器官，按不同部分分类收集，分别置于干净无味的密闭容器中采集气味，即使气味微弱，经过一段时间的收集也能被人的嗅觉识别<sup>[8-9]</sup>，但是这种检测方法主观影响因素较大。后来，一种新的检测方法——中性红染料染色法，同时结合嗅觉实验能够更为客观地检测气味腺的位置<sup>[19,20-22]</sup>，将新鲜花器官置于中性红水溶液(1:10000; pH=8)中染色1h，完整的气味腺组织能够被染成红色，选择性地与其他组织区别开来。此外，花器官释放的气味物质一般含有萜类、脂肪族等亲脂性的化合物，

因此还可利用油脂类检测方法检测并定位气味腺，如苏丹黑B、苏丹Ⅲ、苏丹Ⅳ染料能够检测三酰甘油及油脂；钼钨类染料及耐尔蓝A染料也能着色油脂；细胞色素氧化酶试剂则可以检测萜类化合物<sup>[21,23]</sup>。除组织化学、形态学和解剖学的研究方法之外，利用气相色谱质谱联用仪分析花气味也可用于气味腺组织的鉴定<sup>[24]</sup>。

## 3 气味腺的形态结构及花气味释放途径

相关研究认为，比起花冠直径、形状、花色等花部外形特征，花气味对传粉者的吸引更加重要，因为花部释放出的挥发性气体向外扩散，可以吸引数千米以外的传粉者<sup>[25-26]</sup>。那么研究气味腺的形态结构、花气味的释放方式及作用机制在传粉过程中发挥的作用就至关重要。目前，对气味腺的解剖结构及超微结构的研究报道主要集中在天南星科(Araceae)和兰科植物中。此外，对夹竹桃科(Apocynaceae)、葱科、豆科(Leguminosae)、芸香科(Rutaceae)、马兜铃科(Aristolochiaceae)、萝藦科、茄科(Solanaceae)植物也有相关报道。本文就已经报道的植物中气味腺的分布进行了归纳统计(表1)，根据其表皮细胞形态将气味腺分为两类：突起型和平面型，其中突起型占大多数。

### 3.1 气味腺的形态结构

气味腺一般存在于花器官各部的近轴面区域，整体形态通常为平面形、鞭型、刷形、棒形、乳头形，表皮细胞呈隆起状、泡状、褶皱状、伞状、圆锥状、腺毛状及乳头状等<sup>[9]</sup>。气味腺的外形及表皮细胞虽然多种多样，但其解剖及超微结构大同小异。这种分泌结构除分泌表皮外，还包括表皮下方的2~6层腺体组织，通常为薄壁细胞。分泌表皮及下层薄壁细胞均具有合成分泌可挥发性物质的功能<sup>[21,39]</sup>，以下统称为分泌细胞。在光学显微镜下，与邻近的组织细胞相比，气味腺分泌细胞的细胞核大，细胞质浓<sup>[31]</sup>。花前期及开花期大量小液泡存在于细胞质中，开花后期小液泡融合成一个大的液泡，分泌细胞高度液泡化。在透射电子显微镜下，从花芽到开花阶段均可观察到大量造粉体及线粒体，光面、糙面内质网均很丰富，偶见高尔基体，开花后期造粉体内淀粉粒大量减少。花芽阶段，分泌细胞的线粒体散乱排布，开花期联合起来整齐排布在质膜周

表 1 气味腺的分布

Table 1 Distribution of osmophore in reported families

种属 Genera/Species	位置 Position	表皮细胞 Epidermis cell	类型 Type
兰科 Orchidaceae			
手参属 <i>Gymnadenia</i> <sup>[12]</sup>	唇瓣近轴面/侧瓣末梢 Adaxial labellum/End of lateral sepal	圆锥形突起/毛状体 Conical bulge/Trichome	突起型 Protuberance
眉兰属 <i>Ophrys</i> <sup>[13]</sup>	唇瓣边缘近轴面与远轴面 Adaxial and abaxial of labellum margin	隆起的乳头状突起 Bulge papillae	突起型 Protuberance
<i>Grobya</i> <sup>[14]</sup>	唇瓣远轴面 Abaxial labellum	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance
石豆兰属 <i>Bulbophyllum</i> <sup>[19]</sup>	唇瓣边缘及唇瓣基部胼胝区上表面 Labellum margin and upper surface of labellum base	乳头状突起/单细胞腺毛 Papillae/Unicellular trichome	突起型 Protuberance
<i>Restrepia</i> <sup>[20]</sup>	花瓣顶端/背萼片顶端近轴面 Petal tip/adaxial of dorsal sepal tip	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance
<i>Cirrhaea</i> <sup>[27]</sup>	中唇基部/唇瓣裂片内表面 Base of middle labellum/ Inner surface of labellum lobe	扁平细胞 Flat cell	平面型 Flat
<i>Cyclopogon</i> <sup>[28]</sup>	唇瓣近轴面椭圆形斑块 Oval patche on abaxial labellum	球形腺毛 Globular trichome	突起型 Protuberance
碗萼兰属 <i>Scaphosepalum</i> <sup>[29]</sup>	侧萼片顶端近轴面/背萼片顶端 Adaxial of lateral sepal tip/Dorsal sepal tip	乳头状突起/泡状细胞 Papillae/ Bulliform cell	突起型 Protuberance
<i>Sievekingia</i> <sup>[30]</sup>	唇瓣末梢 End of labellum	扁平/泡状细胞/多细胞腺毛 Flat/Bulliform cell/multicellular trichome	突起型 Protuberance
<i>Stanhopea</i> <sup>[30]</sup>	下唇瓣 Labium	扁平/单细胞或多细胞腺毛 Flat/Uni- or multicellular trichome	突起型 Protuberance
天南星科 Araceae			
隐花棒属 <i>Cryptocoryne</i> <sup>[9]</sup>	佛焰苞近轴面 Adaxial spathe		
<i>Arirama</i> <sup>[31]</sup>	肉穗花序顶端(附属物)/佛焰苞顶端 Top of spadix (appendant)/Spathe tip	具蜡层/腺表皮 Wax coat/Glandular epidermis	平面型 Flat
斑龙芋属 <i>Sauromatum</i> <sup>[32]</sup>	肉穗花序顶端(附属物) Top of spadix (appendant)	扁平/腺毛 Flat/Trichome	突起型 rotuberance
魔芋属 <i>Amorphophallus</i> <sup>[33]</sup>	肉穗花序顶端(附属物) Top of spadix (appendant)	具蜡层/球状角质突起 Wax coat/Globular cuticle bump	突起型 Protuberance
海芋属 <i>Arun</i> <sup>[34]</sup>	肉穗花序顶端(附属物) Top of spadix (appendant)		突起型 Protuberance
芋属 <i>Colocasia</i> <sup>[35]</sup>	肉穗花序顶端(附属物)/佛焰苞近轴面 Top of spadix (appendant)/Adaxial spathe	具蜡层/乳头状突起 Wax coat/Papillae	突起型 Protuberance
豆科 Leguminosae			
<i>Anadenanthera</i> <sup>[8]</sup>	花瓣裂片 Petal lobe	腺毛 Trichome	突起型 Protuberance
<i>Caesalpinia</i> <sup>[8]</sup>	花瓣边缘 Margin of petal	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance
<i>Inga</i> <sup>[8]</sup>	花瓣裂片 Petal lobe	扁平细胞 Flat cell	平面型 Flat
<i>Parkia</i> <sup>[8]</sup>	花瓣尖端 Petal tip	扁平细胞 Flat cell	平面型 Flat
葱科 Alliaceae			
<i>Gethyum</i> <sup>[17]</sup>	花被片附属物 Tepal appendant	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance
<i>Gilliesia</i> <sup>[17]</sup>	花被片附属物 Tepal appendant	隆起细胞/乳头状突起 Bulge cell/Papillae	突起型 Protuberance
<i>Miersia</i> <sup>[17]</sup>	花被片附属物 Tepal appendant	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance
萝藦科 Aristolochiaceae			
<i>Boucerosia</i> <sup>[18]</sup>	花冠环部及裂片 Corolla lobe and annulus	单细胞腺毛/乳头状突起 Unicellular glandular hair/Papillae	突起型 Protuberance

续表(Continued)

种属 Genera/Species	位置 Position	表皮细胞 Epidermis cell	类型 Type
<i>Orbea</i> <sup>[18]</sup>	花冠环部及裂片 Corolla lobe and annulus	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance
马兜铃科 Aristolochiaceae			
<i>Aristolochia</i> <sup>[36]</sup>	花被片边缘 Margin of tepal		突起型 Protuberance
芸香科 Rutaceae			
<i>Boronia</i> <sup>[37]</sup>	除柱头雄蕊外所有器官 All organs except stigma and stamen	单细胞或多细胞毛状体/腺毛 Multi- or unicellular trichome/ Glandular hair	突起型 Protuberance
茄科 Solanaceae			
<i>Cyphomandra</i> <sup>[38]</sup>	花药隆起部位及连接处 Bulge and connection of anther	乳头状突起 Papillae	突起型 Protuberance

围<sup>[9]</sup>。经苏丹染料染色后,可观察到分泌细胞胞质中有许多小油滴,它们可能是脂质-蛋白混合物,具单层磷脂膜<sup>[32]</sup>。

根据气味腺分泌细胞的超微结构推测,可挥发性物质由质体合成,或由质体与内质网共同合成后在内质网进行修饰<sup>[20]</sup>。大多数植物的气味腺中,淀粉粒大量聚集,被认为是短时间内(数小时或 1~3 d)为花气味的释放提供能量及碳源。气味腺组织内淀粉类物质的消耗通常在分泌活动消失后停止<sup>[21,29]</sup>。线粒体的大量出现及开花期有规律的分布,说明挥发性物质的合成及分泌均需要大量的能量<sup>[40]</sup>。

兰科植物的花器官表现出高度的形态分化,因此,该科植物的气味腺也具有最多样化的形态特征。*Restrepia*为单花花序,背生萼片纤细,两侧萼片融合,花瓣触角型,具延展的顶部,花柱短而狭窄。最初*R. antennifera*的气味腺被认为是背生萼片近轴面顶端增厚部分,位于基部与远端的交界处。在嗅觉实验中,分离的背生萼片散发腐臭,而花部其他位置并无气味散发<sup>[9]</sup>。然而近些年,有研究认为*R. hemsleyana*、*R. muscifera*和*R. shuttleworthii*中的气味腺在背生萼片近轴面顶端以及花瓣顶端<sup>[20]</sup>。电子显微镜下,气味腺具显著的伞形表皮细胞,头部细胞质浓,具液泡系及淀粉粒,颈部细胞具较大细胞核。临近开花时,表皮细胞开始液泡化,同时可见淀粉粒与质体小球相连。开花期,小油滴及嗜锶体出现在液泡内。近轴面气味腺区域均可观察到大小形状不规则的表皮气孔,但中萼片远轴面及其他花被片区域缺少这类气孔。靠近表皮的皮下腺体细胞层,可观察到由小液泡组成的液泡系,细胞核大,细胞质浓。原生质膜附近出现光面、糙面

内质网及大量造粉体。挥发性物释放时,密集的淀粉粒逐渐消失,同时伴随液泡增大,细胞质损耗,最后只剩下薄薄的细胞质层及少量造粉体、线粒体和内质网,许多大油滴仍可见<sup>[20]</sup>。

近期的一些研究报道了两种萝藦科植物 *Orbea variegata*和*Boucerosia indica*具有散发腐臭的气味腺。两种植物均具有合瓣花冠,基部聚合,顶端分离,辐射星状,五裂;花部中央具复冠,形成显著隆起的环部。气味腺位于花冠近轴面及复冠环部,由于位置的差异,其气味腺表皮细胞形态也存在差异<sup>[18]</sup>。*O. variegata*环部表皮细胞表面密被条纹,而裂片部细胞具乳头突起,条纹有或无,条纹之间可见发达微通道;角质层薄,电子密度高,细胞质丰富。*B. indica*环部表皮细胞呈圆锥形,而花冠表面具瓶状突起,裂片边缘具单细胞纤毛。两种植物表皮下腺体细胞也为分泌细胞,光面内质网发达充满细胞质。囊泡、细胞质丰富,可能与发达内质网有关。糙面内质网呈短的片层状。质体系发达,主要为造粉体,含丰富淀粉。表皮细胞高度液泡化。线粒体丰富且发达,细胞质中有油滴<sup>[18]</sup>。

### 3.2 花气味释放途径

在已有的植物气味腺研究报道中,气味腺的解剖结构和超微结构均观察到油滴的存在。这些油滴被证实与散发的气味有很大相关性:脂类前体物质经过内质网的加工形成分泌小泡,通过与质膜融合将内容物释放到细胞外面,脂类物质聚集在细胞壁与角质层之间形成油滴<sup>[41]</sup>。褶皱状、乳头状等多样性的分泌表皮细胞,使得气味腺与空气接触面积大,有利于可挥发性物质的释放。在开花期,由分泌

表皮细胞形成的角质层薄而脆弱,有利于小分子物质的挥发<sup>[9]</sup>。花气味释放主要有3种途径:(1)微通道,在花气味开始释放时,一些植物在气味腺表皮的角质层之间形成微通道,挥发性分泌物通过微通道释放到细胞外,如萝藦科植物*Orbea variegata*<sup>[18]</sup>和兰科植物*Stanhopea oculata*<sup>[21]</sup>;(2)角质层破裂,挥发性分泌物在细胞壁与角质层之间积累导致压力增大,角质层破裂形成气孔,释放挥发性物质,如萝藦科的*Boucerosia indica*<sup>[18]</sup>和兰科的*Scaphosepalum microdactylum*、*Restrepiella*属<sup>[29]</sup>、*Cyphomandra*属植物<sup>[38]</sup>;(3)小分子物质的挥发性,还有一些植物气味腺没有微通道或破裂的角质层,通常挥发性物质以小分子形式通过扩散作用穿过细胞壁微纤丝释放到外界,如兰科*Scaphosepalum*属的大部分植物<sup>[29]</sup>和*Cirrhaea*属的6种植物<sup>[27]</sup>。此外,Wieme等报道兰科的*Cyclopogon elatus*气味腺具球状腺毛,细胞壁薄且顶部细胞壁缺失,挥发性物质穿透角质层得以释放<sup>[28]</sup>。

## 4 气味腺的作用

### 4.1 在传粉过程中的作用

在传粉过程中,气味腺被认为主要是通过释放的花气味对传粉者产生作用。一般认为,花气味在远距离上起到吸引作用,而形态特征则在近距离上吸引传粉者访花<sup>[42]</sup>。在有花植物的传粉过程中,一些植物依赖气味腺分泌气味信号实现传粉。在兰科、天南星科等植物中存在一种欺骗型传粉模式,这些植物利用昆虫的觅食、交配、产卵等行为,通过气味腺释放的气味信号,诱骗昆虫访花,在没有付出任何报酬的情况下成功传粉<sup>[43]</sup>。气味腺在欺骗型传粉系统中起到非常重要的作用,如Stapeliads类植物,主要存在于夹竹桃科(Apocynaceae)、萝藦科的一些植物中,他们通过气味腺散发模拟腐肉、粪便或腐败水果的腐臭气味作为食物或产卵地信号来吸引传粉者<sup>[18,43]</sup>;Stökl等报道天南星科植物*Alocasia macrorrhiza*气味腺释放模拟酵母的气味来吸引传粉昆虫果蝇,在这个系统中,花气味起到了关键的作用,而没有形态上的相似性<sup>[44]</sup>。此外,在一些以花气味作为报酬的传粉中,气味腺也是传粉成功的关键。石豆兰属植物*Bulbophyllum baileyi*气味腺释放的花气味主要成分为姜酮,能够被一种雄性果蝇收集后作为性信息素合成的前体,从而实现

传粉<sup>[11]</sup>。

在一些传粉机制中,花气味相对于主要报酬通常是吸引传粉者的次级诱物<sup>[28,45-46]</sup>,即气味腺释放的花气味辅助其他传粉特征共同起到吸引传粉者的目的。兰科植物*Cyclopogon elatus*主要通过花蜜报酬实现传粉,气味腺释放的气味成分具有抵御食草动物及吸引传粉者的功能<sup>[28]</sup>;Marinho等认为在以*Caesalpinia pulcherrima*为代表的几个白天传粉的豆科植物中,蜜腺是传粉成功的主导因素,而气味腺释放的花气味只是花朵吸引传粉者复杂模式中的一个因素<sup>[8]</sup>。此外,视觉及嗅觉信号共同作用于传粉者以达到吸引传粉者的现象也很常见,Pridgeon和Stern认为碗萼兰属(*Scaphosepalum*)植物气味腺颜色相对于花气味在远距离吸引传粉者过程中发挥的作用更大,由于气味腺同时分布于背萼片及侧萼片,在传粉者降落花部时,气味腺作用于传粉者的机制可能更为精确<sup>[29]</sup>,但这一推测还需要进一步的研究。

### 4.2 在分类学中的作用

由于气味腺的形态、解剖结构及超微结构较为多样化,尤其是气味腺表皮细胞形态多样化程度较高,因此这些特征可作为分类学依据。Williams指出,兰科一些种群中,气味腺在种与种之间、属与属之间的变化不相同<sup>[1]</sup>。

*Stanhopea*属及Euglossine bees传粉的一些分类群中,气味腺外部形态在种属间差异较大,从*Clowesia*隆起的组织、*Polycycnis*的腺毛到*Stanhopea*部分种的乳头状突起及其他种平滑的表面组织<sup>[21]</sup>。Pansarin等比较分析了兰科*Cirrhaea*属6种植物的花部形态及气味腺的结构特征,结合分子生物学手段,认为该属为一个单源群,分为3个子分枝,提出气味腺的分布及外部特征在属下分组中具有分类学价值<sup>[27]</sup>;Curry等根据气味腺的微观形态学特征,如气味腺细胞的表皮纹理、有无单细胞毛状体、组织的分化、细胞质脂类内含物的属性、造粉体内质体小球的有无,同时结合唇瓣的形态特征对*Stanhopea*属18种及*Sievekingia*属2种进行了进化枝分析,阐明了*Stanhopea*属内的系统发育关系,以及与*Sievekingia*的进化关系<sup>[30]</sup>,与Dodson和Frymire对*Stanhopea*、*Sievekingia*两属基于唇瓣形态结构的系统学分析结果<sup>[47]</sup>一致。在对夹竹桃科、萝藦科等Stapeliads类植物的研究中,处于最基部

的*Boucerosia*属、较进化的*Orbea*和*Ceropegia*属的气味腺基本结构及超微结构均相似,因此认为气味腺结构模型在吊灯花族早期分化之前便开始进化,同时另一假说认为这一结构模型是豹纹花类植物成功辐射进化的里程碑。在未来的基于形态学特征的系统进化分析中,气味腺表皮细胞形态的多样化特征可作为分类参考依据<sup>[18]</sup>。

## 5 展望

某些高度进化的被子植物进入开花繁殖阶段时,其花部特定位置会持续释放挥发性物质,花气味的嗅觉刺激结合其他花部视觉及触觉的多重刺激,吸引传粉者前来访花,直至完成传粉授精过程<sup>[13]</sup>。最近的研究表明,一些植物花气味与花色信号共同作用于传粉者时才能吸引其来传粉,而单独的信号吸引力较低<sup>[48]</sup>。对花气味释放的特殊腺体即气味腺进行研究,对花气味的合成释放过程及在传粉及分类中扮演的角色具有重要的意义。气味腺的存在部位、可挥发性物质的成分和合成及转运途径,以及在传粉昆虫访花过程中所发挥的作用,是近年来人们关注的焦点。虽然关于气味腺的研究已取得很大进展,但一些问题仍有待解决。首先,随着实验技术的改进与发展,越来越多的研究显示花气味释放存在空间上的差异,具特定形态的气味腺通常是气味的主要来源,但其他花器官也会或多或少地参与一些成分的释放,这些花器官气味合成及释放的机制同气味腺的有无异同仍需进一步探究。其次,尽管在解剖学上对气味腺分泌细胞形态及超微结构研究得较为深入,在植物化学方面与花气味的成分研究也很多,但花气味的类型与结构方面是否存在关系尚无定论,可作为下一步的研究方向;此外,在今后的研究中,如果能将分子实验技术应用与气味腺形态及花气味的研究中,探究与气味腺发育(包含表皮形态及分泌细胞特征)、花气味各组分的生物合成及分泌相关的基因,了解酶的参与与基因调控过程,将有助于我们深入理解气味腺以及植物与传粉者相互作用的机制。

致谢 感谢审稿老师专业细致的修改。

## 参考文献

[1] Williams N H. Floral fragrances as cues in animal behavior [M]//

- Jones C E, Little R J. Handbook of Experimental Pollination Biology. New York: van Nostrand Reinhold, 1983: 50–72.
- [2] Knudsen J T, Eriksson R, Gershenzon J, et al. Diversity and distribution of floral scent [J]. Bot Rev, 2006, 72(1): 1–120.
- [3] Vogel S. Ecophysiology of zoophilic pollination [M]// Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, et al. Physiological Plant Ecology III. Berlin Heidelberg: Springer, 1983: 559–624.
- [4] Effmert U, Große J, Röse U S R, et al. Volatile composition, emission pattern, and localization of floral scent emission in *Mirabilis jalapa* (Nyctaginaceae) [J]. Amer J Bot, 2005, 92(1): 2–12.
- [5] Maffei M E. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles [J]. S Afr J Bot, 2010, 76(4): 612–631.
- [6] Bergougnot V, Caissard J C, Jullien F, et al. Both the adaxial and abaxial epidermal layers of the rose petal emit volatile scent compounds [J]. Planta, 2007, 226(4): 853–866.
- [7] Dong M F, Yuan W J, Ma Y F, et al. Petal secretory structure of *Osmanthus fragrans* Lour. [J]. Life Sci J, 2006, 3(4): 81–84.
- [8] Marinho C R, Souza C D, Barros T C, et al. Scent glands in legume flowers [J]. Plant Biol, 2014, 16(1): 215–226.
- [9] Vogel S. Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung: Über Bau und Funktion der Osmophoren [M]. Wiesbaden: Verlag der Akademie der Wissenschaften und der Literatur, 1962: 598–763.
- [10] Hu Z H. Secretion Structure Anatomy of Plants [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2012: 1–317.
- 胡正海. 植物分泌结构解剖学 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2012: 1–317.
- [11] Tan K H, Nishida R. Zingerone in the floral synomone of *Bulbophyllum baileyi* (Orchidaceae) attracts *Bactrocera* fruit flies during pollination [J]. Biochem Syst Ecol, 2007, 35(6): 334–341.
- [12] Stpiczynska M. Osmophores of the fragrant orchid *Gymnadenia conopsea* L. (Orchidaceae) [J]. Acta Soc Bot Pol, 2001, 70(2): 91–96.
- [13] Ascensão L, Fransico A, Cotrim H, et al. Comparative structure of the labellum in *Ophrys fusca* and *O. lutea* (Orchidaceae) [J]. Amer J Bot, 2005, 92(7): 1059–1067.
- [14] Pansarin L M, Castro M D M, Sazima M. Osmophore and elaiophores of *Grobya amherstiae* (Catasetinae, Orchidaceae) and their relation to pollination [J]. Bot J Linn Soc, 2009, 159(3): 408–415.
- [15] Arcangeli G. Osservazioni sull'impollinazione in alcune Araceae [J]. Nuovo Giornale Bot Italiano, 1883, 15: 72–97.
- [16] Caissard J C, Meekijironroj A, Baudino S, et al. Localization of production and emission of pollinator attractant on whole leaves of *Chamaerops humilis* (Arecaceae) [J]. Amer J Bot, 2004, 91(8): 1190–1199.
- [17] Rudall P J, Bateman R M, Fay M F, et al. Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a

- presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers [J]. *Amer J Bot*, 2002, 89(12): 1867–1883.
- [18] Plachno B J, Swiatek P, Szymczak G. Can a stench be beautiful? Osmophores in stem-succulent stapeliads (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Ceropegieae-Stapeliinae) [J]. *Flora*, 2010, 205(2): 101–105.
- [19] Teixeira S D P, Borba E L, Semir J. Lip anatomy and its implications for the pollination mechanisms of *Bulbophyllum* species (Orchidaceae) [J]. *Ann Bot*, 2004, 93(5): 499–505.
- [20] Prigeon A M, Stern W L. Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1983, 70(8): 1233–1243.
- [21] Stern W L, Curry K J, Pridgeon A M. Osmophores of *Stanhopea* (Orchidaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1987, 74(9): 1323–1331.
- [22] Francisco A, Ascensão L. Structure of the osmophore and labellum micromorphology in the sexually deceptive orchids *Ophrys bombyliflora* and *Ophrys tenthredinifera* (Orchidaceae) [J]. *Int J Plant Sci*, 2013, 174(4): 619–636.
- [23] Ascensão L, Mota L, Castro M D M. Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: Morphology, distribution and histochemistry [J]. *Ann Bot*, 1999, 84(4): 437–447.
- [24] Dudareva N, Pichersky E. *Biology of Floral Scent* [M]. Boca Raton, Florida: CRC Press, 2006: 1–345.
- [25] Ervin G N, Wetzel R G. Allelochemical autotoxicity in the emergent wetland macrophyte *Juncus effusus* (Juncaceae) [J]. *Amer J Bot*, 2000, 87(6): 853–860.
- [26] Andersson S, Dobson H E M. Behavioral foraging responses by the butterfly *Heliconius melpomene* to *Lantana camara* floral scent [J]. *J Chem Ecol*, 2003, 29(10): 2303–2318.
- [27] Pansarin L M, Pansarin E R, Sazima M. Osmophore structure and phylogeny of *Cirrhaea* (Orchidaceae, Stanhopeinae) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2014, 176(3): 369–383.
- [28] Wiemer A P, Moré M, Benitez-vieyra S, et al. A simple floral fragrance and unusual osmophore structure in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae) [J]. *Plant Biol*, 2009, 11(4): 506–514.
- [29] Pridgeon A M, Stern W L. Osmophores of *Scaphosepalum* (Orchidaceae) [J]. *Bot Gaz*, 1985, 146(1): 115–123.
- [30] Curry K J, McDowell L M, Judd W S, et al. Osmophores, floral, features, and systematics of *Stanhopea* (Orchidaceae) [J]. *Amer J Bot*, 1991, 78(5): 610–623.
- [31] Vogel S. The Role of Scent Glands in Pollination: On the Structure and Function of Osmophores [M]. New Delhi: Amerind Publishing, 1990: 1–202.
- [32] Skubatz H, Kunkel D D, Patt J M, et al. Pathway of terpene excretion by the appendix of *Sauromatum guttatum* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92(22): 10084–10088.
- [33] Weryszko-Chmielewska E, Stpiczynska M. Osmophores of *Amorphophallus rivieri* Durieu (Araceae) [J]. *Acta Soc Bot Pol*, 1995, 64(2): 121–129.
- [34] Kite G C. The floral odour of *Arum maculatum* [J]. *Biochem Syst Ecol*, 1995, 23(4): 343–354.
- [35] Bröderbauer D, Ulrich S, Weber A. Adaptations for insect-trapping in brood-site pollinated *Colocasias* (Araceae) [J]. *Plant Biol*, 2014, 16(3): 659–668.
- [36] Trujillo C G, Srsic A N. Floral biology of *Aristolochia argentina* (Aristolochiaceae) [J]. *Flora Morphol, Distr, Funct Ecol Plants*, 2006, 201(5): 374–382.
- [37] Bussel B M, Considine J A, Spadek Z E. Flower and volatile oil ontogeny in *Boronia megastigma* [J]. *Ann Bot*, 1995, 76(5): 457–463.
- [38] Sazima M, Vogel S, Cocucci A, et al. The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): Pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles [J]. *Plant Syst Evol*, 1993, 187(1/2/3/4): 51–88.
- [39] Antoń S, Kamińska M, Stpiczynska M. Comparative structure of the osmophores in the flowers of *Stanhopea graveolens* Lindley and *Cycnoches chlorochilon* Klotzsch (Orchidaceae) [J]. *Acta Agrobot*, 2012, 65(2): 11–22.
- [40] Jetter R. Examination of the processes involved in the emission of scent volatiles from flowers [M]// Pichersky E, Dudareva N. *Biology of Floral Scent*. Boca Raton: CRC Press, 2006: 125–144.
- [41] Blanco M A, Davies K L, Stpiczynska M, et al. Floral elaiophores in *Lockhartia* Hook. (Orchidaceae: Oncidiinae): Their distribution, diversity and anatomy [J]. *Ann Bot*, 2013, 112(9): 1775–1791.
- [42] Ren Z X, Wang H, Luo Y B. Deceptive pollination of orchids [J]. *Biodiv Sci*, 2012, 20(3): 270–279.  
任宗昕, 王红, 罗毅波. 兰科植物欺骗性传粉 [J]. *生物多样性*, 2012, 20(3): 270–279.
- [43] Meve U, Liede S. Floral biology and pollination in stapeliads: New results and a literature review [J]. *Plant Syst Evol*, 1994, 192(1/2): 99–116.
- [44] Stökl J, Strutz A, Dafni A, et al. A deceptive pollination system targeting drosophilids through olfactory mimicry of yeast [J]. *Curr Biol*, 2010, 20(20): 1846–1852.
- [45] Endress P K. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers* [M]. London: Cambridge University Press, 1996: 1–528.
- [46] Proctor M C F, Yeo P, Lack A. *The Natural History of Pollination* [M]. London: Harper Collins Publishers, 1996: 1–384.
- [47] Dodson C H, Frymire G P. Preliminary studies in the genus *Stanhopea* (Orchidaceae) [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1961, 48(2): 137–172.
- [48] Bischoff M, Raguso R A, Jürgens A, et al. Context-dependent reproductive isolation mediated by floral scent and color [J]. *Evolution*, 2015, 69(1): 1–13.