

生姜根茎的发育过程及分泌腔的超微结构

木楠^{1,2}, 刘焕芳^{1*}, 匡延凤¹, 邹璞¹, 廖景平¹

(1. 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; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解生姜(*Zingiber officinale* Roscoe)根茎的发育过程,在光学显微镜和电子显微镜下对不同发育时期的生姜进行显微和超微结构观察,并对分泌腔的发生发育过程进行了研究。结果表明,幼嫩期的生姜,表皮以内的基本组织可大致分为皮层、拟内皮层和中柱。次生加厚分生组织起源于中柱外侧一些细胞,细胞分裂和体积增大促使生姜发育。薄壁细胞内有大量的淀粉粒且其数量、形状和大小因发育时期而不同。分泌腔广布于生姜中,其发育过程可分为3个阶段:分泌腔原始细胞团形成、分泌腔的发生和成熟分泌腔形成。生姜精油主要在线粒体、质体和细胞质中合成。本研究为生姜药用资源的开发利用提供了理论依据。

关键词: 生姜; 发育解剖; 分泌腔; 显微结构; 超微结构

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.006

Developmental Processes of Rhizome and Ultrastructure of Secretory Cavities in *Zingiber officinale* Roscoe

MU Nan^{1,2}, LIU Huan-fang^{1*}, KUANG Yan-feng¹, ZOU Pu¹, LIAO Jing-ping¹

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the development process of rhizome of *Zingiber officinale* Roscoe, the microstructure and ultrastructure of *Z. officinale* rhizome at different developmental stages were studied under light and electron microscopes, and the developmental process of secretory cavities in rhizome was also observed. The results showed that there were cortex, endodermoid layer and central cylinder within epidermis in young rhizome. The secondary thickening meristem originated from the cells located in the outermost of the central cylinder. Cell division and enlargement resulted in the development of rhizome. There were a lot of starch grains in parenchyma cell, which varied in shape, size and number during the development. Secretory cavities were widely distributed in *Zingiber*. There were 3 stages during the whole development: the formation of original cell groups, the ontogenesis of secretory cavities and the formation of mature secretory cavities. The ginger essential oil mainly synthesized in the mitochondria, plastid and cytoplasm. This research supplied theory foundation for medicinal exploitation and utilization of *Z. officinale*.

Key words: *Zingiber officinale* Roscoe; Developmental anatomy; Secretory cavities; Microstructure; Ultrastructure

姜(*Zingiber officinale* Roscoe)为姜科(Zingiberaceae)姜属多年生草本宿根单子叶植物。生姜一般指姜的根茎,广泛应用于食品的烹调中,同时也

是传统中药,主治风寒感冒、胃寒呕吐、寒痰咳嗽、鱼蟹中毒等症^[1]。生姜的种植区跨度极大,从北纬18°14'到40°25',纵跨热带、亚热带、暖温带,除寒冷

收稿日期: 2014-03-18

接受日期: 2014-07-06

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31200246, 31200176)资助

作者简介: 木楠, 硕士研究生, 研究方向为植物结构与发育。E-mail: 340400550@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: hfliu@scbg.ac.cn

的高原地区外均有栽培^[2]。我国的中部、东南部至西南各省均广为栽培。同时,生姜也是我国主要的对外出口蔬菜之一,在国际贸易中占有非常重要的份额^[4]。目前,对生姜的研究主要集中在栽培^[4]、提取工艺^[5]、药理活性^[6]和化学成分^[7-8]等方面,多是单一层面的分析,有很大的局限性。生姜的产量和品质与其内部结构和生长发育规律密切相关^[9],分泌腔的结构以及个体发育直接影响到生姜的产油量以及其他生物活性成分的含量。掌握主要生物活性成分在药用植物发育过程中的分布规律和积累动态,对于栽培管理、提高产量和质量、适时采收以及优良品种的选育均具有重要的参考价值。本研究在对不同发育时期的生姜进行解剖研究的同时,利用组织化学方法结合显微和超微结构观察,深入探讨了生姜分泌腔的结构特征及与分泌物产生的关系,旨在为生姜药用资源的开发利用提供理论依据。

1 材料和方法

生姜(*Zingiber officinale* Roscoe)采自中国科学

院华南植物园姜园。于2013年3-4月催芽后,置于姜园温室中生长。4-12月每隔30 d采集一次生姜样品。

将采集的样品分成3份,1份样品用FAA固定液固定,系列酒精脱水,石蜡包埋,切片厚度6~10 μm ,番红-固绿对染或苏木精整染;1份样品用组织切片法切片,苏丹Ⅲ染色;另1份样品用2%戊二醛(pH 7.0磷酸缓冲液配制)和1%锇酸双重固定,系列酒精脱水,环氧丙烷过渡, Epon812包埋,用LKB-11800半薄切片机切片,切片厚度为2 μm ,甲苯胺蓝染色,用Olympus-DP50显微镜观察并照相。超薄切片用醋酸双氧铀和柠檬酸铅对染,用日立H-600型透射电镜观察拍照。

2 结果和分析

2.1 生姜的发育

从顶芽纵切面(图1:A)可以看到,顶芽的外部包被有多层鳞片,顶芽的下方存在一些体积较小、细胞核较大的中央母细胞区域(图1:A)。在中央母

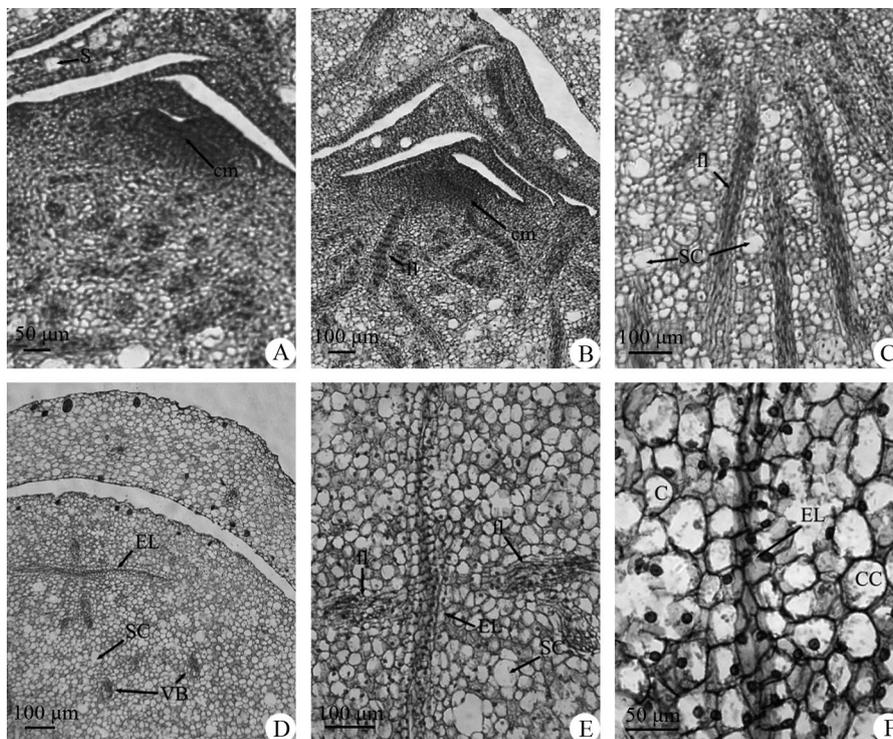


图1 生姜顶芽的纵切面。A~F: 石蜡切片; A,B: 中央母细胞区; C: 早期的分泌腔; D,E,F: 早期拟内皮层。C: 皮层; CC: 中柱; cm: 中央母细胞区域; EL: 拟内皮层; fl: 侧面分生组织; SC: 分泌腔; VB: 维管束。

Fig. 1 Longitudinal section of apical bud of *Zingiber officinale* rhizome. A~F: Paraffin section; A,B: Central mother cell zone; C: Secretory cavity at early stage; D,E,F: Endodermis at early stage. C: Cortex; CC: Stele; cm: Central mother cell zone; EL: Endodermis; fl: Flank meristem; SC: Secretory cavity; VB: Vascular bundles.

细胞区域周围,与长轴平行的方向呈桶形分布的侧面分生组织,这些分生组织后来发育成早期的维管束(图 1: B)。顶芽的下部及鳞片内有一些发育早期的(原始细胞团时期)分泌腔(图 1: C)。顶芽的横切面上,早期的基本组织中并不存在皮层和中柱的区别(图 1: D),基本组织的一些细胞进行切向分裂形成早期的拟内皮层(图 1: E, F)。

幼嫩时期生姜的横切面表皮内是基本组织,可大致分为皮层、拟内皮层和中柱,有呈环状排列的并生的维管束环(图 2: A)。维管束环的外围一层细胞呈椭圆形或近长方形,细胞壁较薄,是呈环状排列的拟内皮层(图 2: B)。散生维管束广泛分布在基本组织中,以中柱处分布较多(图 2: A)。维管束是由 1~2 层细胞的维管束鞘包围,其内木质部和韧皮部并生排列(图 2: B)。维管束鞘多由厚壁组织细胞组成,且多呈轴向排列(图 2: B)。导管具有梯纹增厚和梯形的穿孔板,高度木质化(图 2: C, D)。韧皮部由筛管、伴胞、韧皮薄壁组织和韧皮纤维构成(图 2: C)。此时的维管束多为外韧有限维管束,木质部有大口径导管 2~3 个,维管束直径为 80~150 μm ,拟内皮层细胞两侧的基本组织中分布有少量的分泌腔,且薄壁细胞中含有大量的淀粉粒(图 2: B)。成熟时期的生姜根茎表皮细胞的外侧细胞壁呈栓质化(图 2: E),随着生姜的发育成熟,近表皮的薄壁细胞,逐渐分化成周皮(图 2: G)。成熟生姜的基本组织中可见大量的分泌腔(图 2: H)。

2.2 生姜次生增厚分生组织的起源和分化

生姜的次生分生组织细胞起源于中柱外侧的一些细胞,这些细胞体积较小,排列紧密(图 2: I),很容易与周围的细胞区分。这些细胞进行平周分裂产生薄壁细胞,构成早期的原始形成层组,每个原始形成层组包含 15~20 个细胞(图 2: I)。这些薄壁细胞早期为近矩形,随着原始形成层组数的增多和细胞体积的增大,薄壁细胞逐渐变为长椭圆形或卵圆形(图 2: J),随着新生的原始形成层组的增多,这些早期分化形成的原始形成层组逐渐被推向内侧的基本组织中。这些细胞进行轴向的伸长生长,分化出早期的筛管细胞。中间较大的空泡状的薄壁细胞继续进行平周分裂,一部分继续发育成早期的筛管细胞,另一部分细胞壁增厚形成早期的导管(图 2: K)。原生韧皮部的分化要早于原生木质部。这些原始形成层产生的细胞大多都分布在中柱中,这就

使得生姜在次生生长的发育过程中,中柱的直径不断的增大,而相对的皮肤厚度几乎不变(图 2: L)。

2.3 淀粉粒和细胞器的超微结构

幼苗期 淀粉粒主要有单粒和复粒 2 种形态。单粒以圆形为主,脐点缝状、点状和叉状,无层纹(图 3: A);复粒常由 2~3 个小粒组成,卵圆形和三角状卵圆形,脐点缝状、点状,无层纹(图 3: B)。淀粉粒长度为 1~5 μm ,数目少,多分布于细胞膜附近(图 3: B),此时淀粉粒多呈黑色的电子不透明状。细胞内的中央大液泡体积较大,细胞质中存在少量的线粒体和造粉体(图 3: A)。

旺盛生长期 淀粉粒为单粒,长卵圆形一端略尖,脐点深裂缝状,裂缝较多且明显,长度为 8~18 μm ,数目较多,多分布在细胞的中央区域(图 3: C),此时的淀粉粒多呈灰色或黑色的电子不透明状(图 3: C)。淀粉粒的周围有大量的糙面内质网片层和线粒体,线粒体基质内含有较多嗜锇物质(图 3: D, E),周围还有许多黑色的嗜锇小滴和电子透明的白色小泡(图 3: E)。

休眠期 淀粉粒为单粒,多为长卵圆形一端略尖,脐点浅裂缝状,裂缝较少且多不明显,长度为 4~6 μm ,数目减少,多分布在细胞的边缘,此时的淀粉粒多呈白色,电子透明程度较高(图 3: F)。淀粉粒周围的线粒体数目较少(图 3: G)。

2.4 分泌腔的超微结构

生姜分泌腔是一个或几个分泌腔原始细胞溶生而成的。分泌腔原始细胞在发育成分泌腔的过程中,因分泌物累积增多,原生质减少,使细胞壁破裂溶解,腔室周围的细胞常破碎而不完整,有些分泌腔内部还能够看到油滴的存在(图 3: H)。在透射电镜下观察,生姜分泌腔的发育过程可分为原始细胞团的形成、分泌腔的形成及扩大、成熟分泌腔的形成 3 个阶段。

分泌腔原始细胞团的形成 分泌腔的发育较早,在生姜顶芽横切面上已观察到分泌腔原始细胞团的存在(图 1: B, C)。在分泌腔发育的早期,分泌腔原始细胞团的中央原始细胞的细胞核、核仁大而明显,液泡小而分散(图 1: C, 图 3: I),细胞器丰富,线粒体数量多,体积大于周围的细胞(图 3: I),初生纤维素壁上有明显凹陷的初生纹孔场,集中分布有一些小孔,有胞间连丝穿过(图 3: J)。

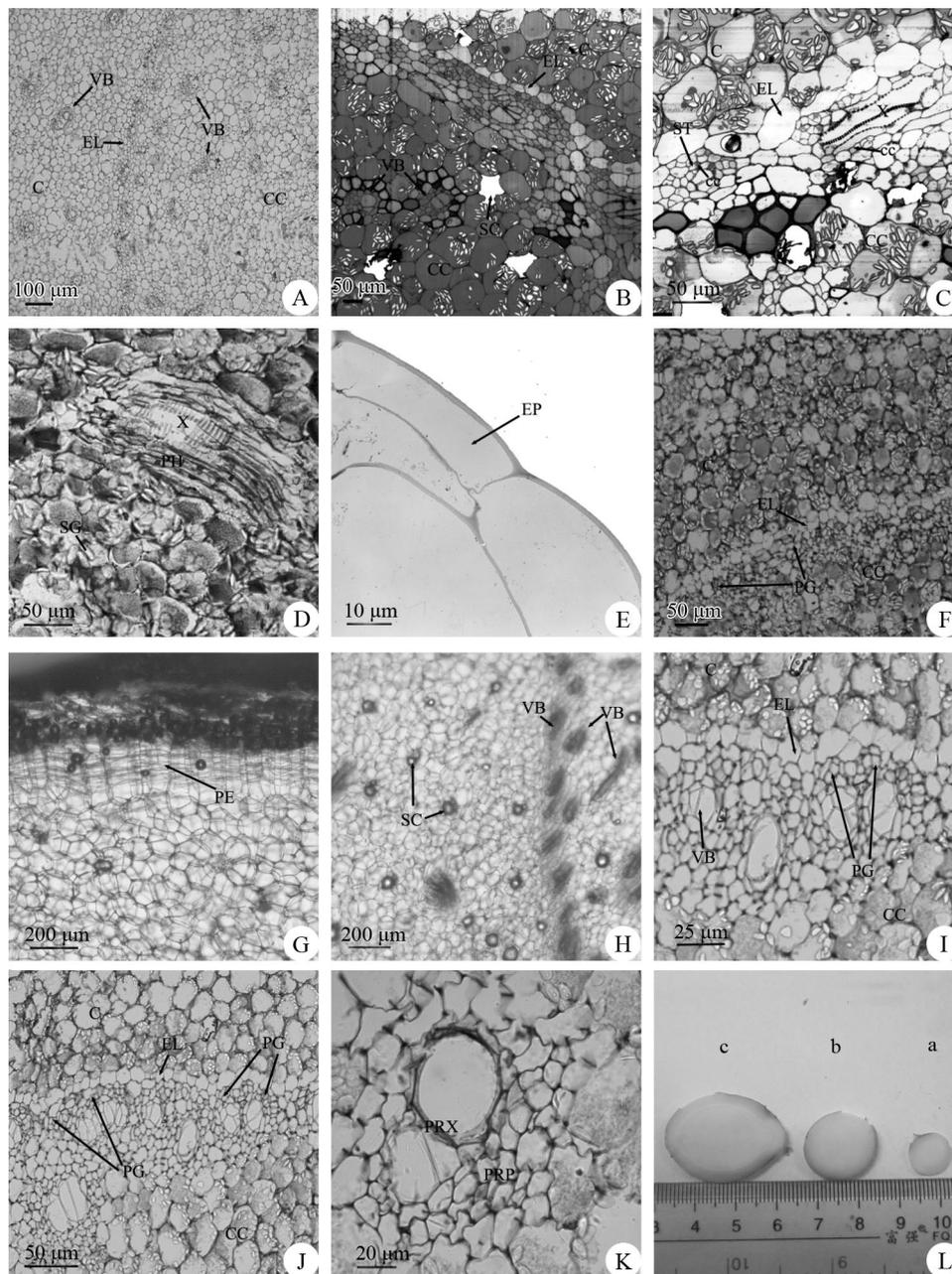


图 2 生姜次生增厚分生组织的起源和分化。A: 石蜡切片, 呈环状排列和散生的维管束; B: 半薄切片, 呈环状排列的拟内皮层细胞; C: 半薄切片, 与轴向垂直及平行排列的维管束; D: 石蜡切片, 具有梯纹增厚和梯形穿孔板的导管; E: 超薄切片, 表皮及其外侧细胞壁的栓质化; F: 石蜡切片, 分布在拟内皮层内侧的原始形成层组; G: 徒手切片, 成熟时期表皮下的周皮; H: 徒手切片, 成熟时期的基本组织, 示分泌腔和维管束; I: 石蜡切片, 次生分生组织起源的原始形成层组; J: 石蜡切片, 早期维管束; K: J图的放大; L: 不同时期的根茎横切面; a: 幼苗期; b: 旺盛生长期; c: 休眠期。cc: 伴胞; CW: 细胞壁; E: 上皮细胞; EP: 表皮; PE: 周皮; PH: 韧皮部; PRP: 原生韧皮部; PRX: 原生木质部; PH: 韧皮部; PG: 原始形成层组; PD: 胞间连丝; SG: 淀粉粒; SC: 分泌腔; ST: 筛管; VB: 维管束; X: 木质部。

Fig. 2 Origin and differentiation of secondary thickening meristem of *Zingiber officinale* rhizome. A: Paraffin section, vascular bundles with circular or scattered arranged; B: Semithin section, circular arranged endodermis cells; C: Semithin section, vascular bundles with vertical and parallel to the axle; D: Paraffin section, xylem vessel with scalariform perforation plate; E: Ultrathin section, epidermis and suberized cell wall in outside; F: Paraffin section, procambium groups distributed inside endodermis; G: Freehand section, periderm under epidermis at maturity; H: Freehand section, secretory cavities and vascular bundles at maturity; I: Paraffin section, procambium groups derived from secondary meristem; J: Paraffin section, vascular bundles at early stage; K: Amplification of Fig. J; L: Transection of rhizomes at different development stages; a: Seedling stage; b: Vigorous growth period; c: dormancy period. CW: Cell wall; E: Epithelial cell; EP: Epidermis; PE: Periderm; PH: Phloem; PRP: Primary phloem; PRX: Primary xylem; PG: Procambial group; PD: Plasmodesma; SG: Starch grain; SC: Secretory cavity; ST: Sieve tube; VB: Vascular bundle; X: Xylem.

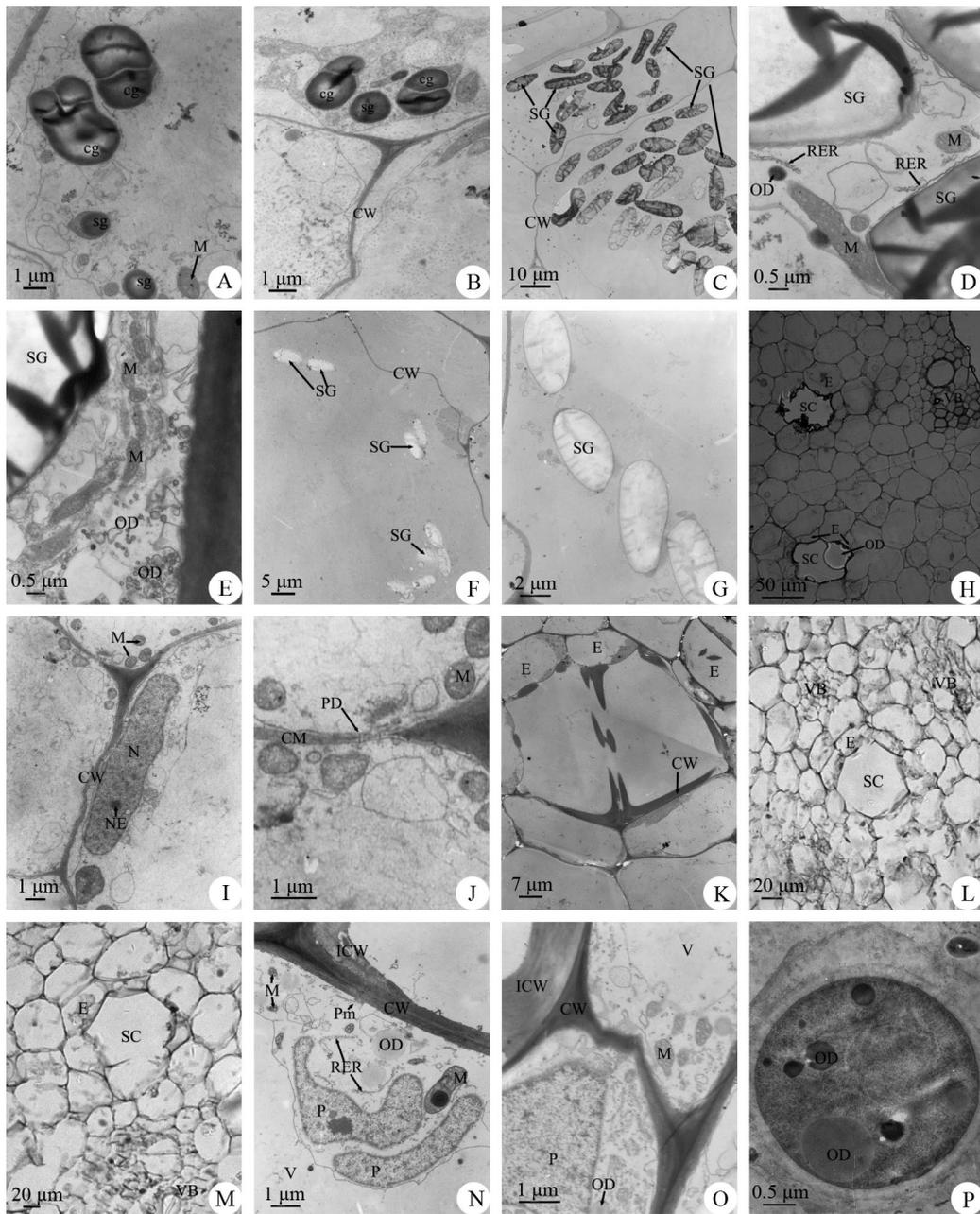


图3 淀粉粒和细胞器的超微结构。A,B: 超薄切片, 幼苗时期的淀粉粒; C: 超薄切片, 旺盛生长时期的淀粉粒; D,E: 超薄切片, 旺盛生长时期淀粉粒周围的细胞器; F: 超薄切片, 休眠期的淀粉粒; G: F的局部放大; H: 半薄切片, 维管束周围成熟期的分泌腔; I: 超薄切片, 分泌腔的中央原始细胞; J: 超薄切片, 分泌腔中央原始细胞上的初生纹孔场和胞间连丝; K: 超薄切片, 中央原始细胞的细胞壁发生降解; L: 石蜡切片, 单个中央原始细胞; M: 石蜡切片, 两个中央原始细胞; N,O: 超薄切片, 上皮细胞内的线粒体、质体和油滴; P: 超薄切片, 空腔和嗜锇滴。cg: 复粒淀粉; ERV: 内质网泡; ICW: 内纤维素壁层; M: 线粒体; N: 细胞核; Ne: 核仁; OD: 嗜锇滴; P: 质体; Pm: 质膜; sg: 单粒淀粉; SER: 光滑内质网; RER: 粗糙内质网; V: 液泡。

Fig. 3 Ultrastructure of starch grains and organelles. A,B: Ultrathin section, starch grains at seedling stage; C: Ultrathin section, starch grains at vigorous growth stage; D,E: Ultrathin section, organelle around starch grain at vigorous growth stage; F: Ultrathin section, starch grains at dormancy stage; G: Part amplification of Fig. F; H: Semithin section, mature secretory cavities around vascular bundle; I: Ultrathin section, central original cell of secretory cavities; J: Ultrathin section, primary pit field and plasmodesmata in central original cell; K: Ultrathin section, cell wall of central original cell degradation; L: Paraffin section, single central original cell; M: Paraffin section, two central original cells; N,O: Ultrathin section, mitochondria, plastid and oil drop in epithelial cells; P: Ultrathin section, cavity and osmiophilic droplet. cg: Compound starch grain; ERV: Endoplasmic reticulum vesicle; ICW: Inner cellulose wall layer; M: Mitochondrion; N: Nucleus; Ne: Nucleolus; OD: Osmiophilic droplet; P: Plastid; Pm: Plasmalemma; sg: Simple starch grain; SER: Smooth endoplasmic reticulum; RER: Rough endoplasmic reticulum; V: Vacuole.

随着中央原始细胞体积的快速增大及细胞的分裂,周围上皮细胞体积也增大,同时进行平周或垂周分裂,最终形成球状结构(图 3: L, M)。有时可以看到两个并生的分泌腔原始细胞会互相连通(图 3: M)。此时位于原始细胞团中央的一个或多个原始细胞的细胞壁出现降解(图 3: K)。围绕着分泌腔原始细胞的细胞通常为—层明显液泡化的上皮细胞(图 3: K),上皮细胞的外围是基本组织且不存在明显的鞘细胞。上皮细胞内细胞器丰富,线粒体数量多,具有染色较深的基质和发达的嵴,在有些较大的线粒体内出现了黑色的嗜锇滴(图 3: N);细胞质基质中开始出现少量的内质网片层,多为粗糙型,有些内质网呈平行或散状排列于细胞边缘,有的与质膜相连,在内质网的周围有少量的呈浅灰色的油滴(图 3: N)。质体形状较不规则,其内无类囊体和淀粉粒(图 3: N, O)。

空腔的形成及扩大 此阶段,原始细胞周围的上皮细胞通过垂周分裂以及切向的延长来适应分泌腔原始细胞体积的增大。此时在原始细胞的内部逐渐开始形成圆形的空腔,早期的空腔体积较小,内有许多大小不一的黑色或灰色的嗜锇滴(图 3: P)。随着腔隙的扩大,中央细胞内的细胞器逐渐不明显,退化的细胞质基质中有中央明亮周围有灰色包被的嗜锇滴(图 4: A)。上皮细胞的细胞质内有较多的淀粉粒,多呈长椭圆形的灰色电子不透明状(图 4: B),且淀粉粒的周围分布大量的线粒体和内质网(图 3: D, E)。线粒体中开始出现大量的嗜锇滴,某些线粒体的外膜破裂开始分泌出其体内的嗜锇滴(图 4: C)。上皮细胞内质体的数量增加,体积增大,呈椭圆形或圆形,质体内部含有小的圆形淀粉粒和大量的油滴(图 4: D, E)。细胞质中不仅有糙面内质网,而且在靠近分泌腔原始细胞或者质体周围的细胞质中开始出现滑面内质网,周围还有线粒体和内质网小泡(图 4: F, G)。此时某些膨大的内质网槽库中也出现大量的内质网小泡(图 4: H)。这些含有嗜锇物质的小泡膜与质膜融合而将其内部的嗜锇滴排出质膜,质膜外的油滴通过细胞壁进入分泌腔原始细胞的质膜外,之后被质膜包被而进入到分泌腔原始细胞中(图 4: F, I)。

分泌腔成熟 当分泌腔成熟时,细胞溶解停止,中央细胞几乎完全溶解,分泌腔达到最大直径。分泌腔周围的少数上皮细胞呈强烈的切向延长状,分泌细胞中的淀粉粒数量较少,体积较小,且大多

呈电子透明的白色(图 4: J)。在有分泌物—侧的上皮细胞内含有大量的内质网和线粒体(图 4: K),这些内质网多为光滑内质网(图 4: L),且内质网槽库通常与细胞壁平行排列并靠近细胞膜(图 4: K),这些内质网槽库存在多个部位的扩大;线粒体多呈簇状紧密排列在一起(图 4: K)。细胞质中有较多的内质网小泡(图 4: K, M)。分泌物在内质网合成后,以小泡的方式接近质膜,并与质膜融合或者是以小泡破裂的方式(图 4: N, O),将分泌物释放于质膜和细胞壁之间或细胞质中,然后这些分泌物主要以扩散渗透形式运出细胞壁外,并在分泌腔中积累(图 4: P)。

3 讨论

姜是多年生草本植物,地上部分每年更新,而地下的根状茎可生活多年,根状茎在生长点下具有初生加厚分生组织,可增加根状茎薄壁组织的细胞数目,使根状茎早期迅速伸长和增粗。姜根茎的增粗生长与初生增厚的分生组织有关^[9],在单子叶植物中,初生增厚的分生组织起着决定性的作用。但还有一些单子叶植物的增粗生长是受次生加厚的分生组织作用的,如百合科(Liliaceae)的芦荟(*Aloe vera* var. *chinensis*)、朱蕉(*Cordyline fruticosa*)、凤尾兰(*Trichoglottis rosea* var. *breviracema*)、龙血树(*Dracaena angustifolia*)等^[11]。次生加厚的分生组织细胞进行切向分裂,向内和向外产生细胞,向内产生的细胞较多,向外产生的细胞较少。向内产生的一部分细胞发育成次生的维管束,一部分发育成次生的薄壁组织,这与龙血树的增粗生长相似^[11]。本研究结果表明,生姜在旺盛生长时期,拟内皮层细胞的内侧具有次生增厚的分生组织。这与李景原等^[12]对木立芦荟(*Aloe arborescens*)茎的发育研究结果相同。

生姜的维管束由 1~2 层维管束鞘细胞包围,无束中形成层。在成熟结构中维管束鞘细胞的细胞壁木质化加厚,由薄壁组织转变为厚壁的机械组织。这些特点都与单子叶植物茎中维管束的特点—致^[13]。在维管束的排列上,大部分的维管束分布在根状茎的内部区域,方向与根状茎轴的方向—致,形成垂直系统;另外,还有一部分维管束与轴的方向垂直,横向排列,与轴向的维管束相互连接,构成水平系统。因此,生姜中的维管束能够相互连接形成维管束系统,这样可使物质的运输加快,迅速

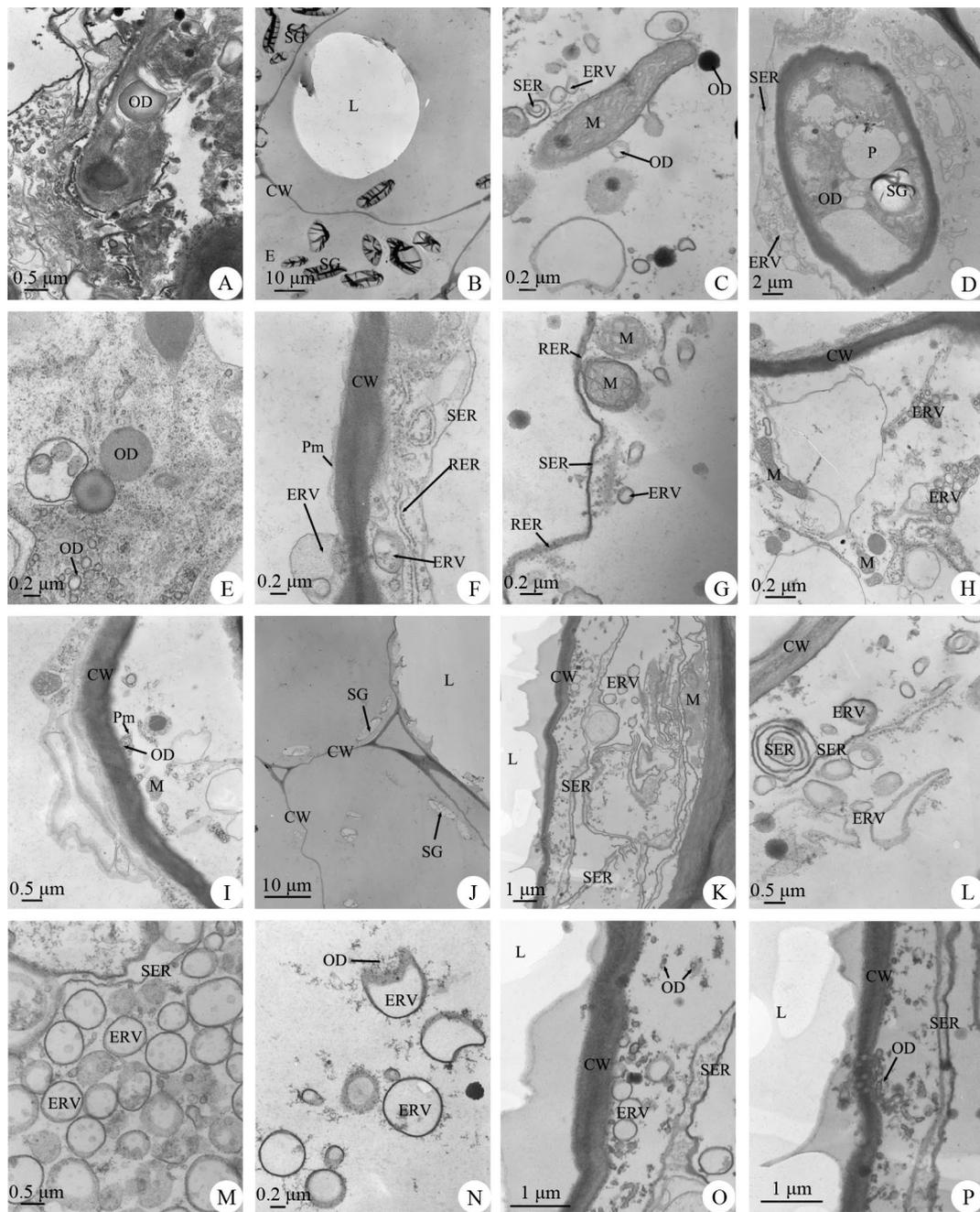


图4 生姜分泌腔的发育。A~P: 超薄切片; A: 退化的细胞质和嗜铁滴; B: 空腔周围的上皮细胞和淀粉粒; C: 旺盛生长时期, 线粒体外膜破裂将嗜铁滴释放到细胞质中; D: 上皮细胞内的质体; E: 嗜铁滴; F: 内质网小泡与质膜融合释放出嗜铁滴; G: 光滑内质网产生内质网小泡; H: 内质网小泡; I: 含有嗜铁物质的内质网小泡与质膜融合; J: 成熟分泌腔和上皮细胞; K: 分泌腔, 旁边的上皮细胞内丰富的细胞器; L: 与细胞壁平行的光滑内质网及其周围的内质网小泡; M: 上皮细胞内大量的内质网小泡; N: 内质网小泡破裂释放出嗜铁物质; O: 内质网小泡与质膜融合; P: 嗜铁滴穿过细胞壁。

Fig. 4 Development of the secretory cavity of *Zingiber officinale* rhizome. A~P: Ultrathin section; A: Degradation of cytoplasm and osmiophilic droplet; B: Epithelial cell and starch grain around cavity; C: Vigorous growth period, mitochondrial outer membrane rupture, osmiophilic droplet released into cytoplasm; D: Plastid in epithelial cell; E: Osmiophilic droplet; F: Osmiophilic droplet released by endoplasmic reticulum vesicle fused with plasma membrane; G: Smooth endoplasmic reticulum produce endoplasmic reticulum vesicle; H: Endoplasmic reticulum vesicles; I: Endoplasmic reticulum vesicle containing osmiophilic droplet fused with plasma membrane; J: Mature secretory cavity and epithelial cell; K: A lot of organelle in epithelial cell near secretory cavity; L: Endoplasmic reticulum vesicles around smooth endoplasmic reticulum paralleled to cell wall; M: A lot of endoplasmic reticulum vesicle in epithelial cell; N: Endoplasmic reticulum vesicle rupture, releasing osmiophilic droplet; O: Endoplasmic reticulum vesicle fused with plasma membrane; P: Osmiophilic droplet across cell wall.

达到生姜的各个部位。

3.1 精油的积累和分泌及淀粉粒的变化

生姜产生的精油属于脂类物质^[14],可以被碘酸固定为嗜碘滴。本研究结果表明,发育过程中,淀粉粒和嗜碘滴的数量、大小和分布都在不断变化,且两者密切相关。在分泌腔原始细胞内基本无淀粉粒和脂类,到原始细胞团时期,有少量的淀粉粒出现且体积较小。随着分泌腔的发育,分泌腔原始细胞的周围及其上皮细胞内开始出现大量的淀粉粒,体积也明显增大,且淀粉粒的周围开始出现大量的线粒体和片层状的内质网。同时,嗜碘滴的数量也增加,体积增大,这些电子透明程度不同的黑色或灰色的嗜碘滴逐步累积在原始细胞内部新产生的分泌腔或原始细胞的细胞质基质中。分泌腔成熟后,其周围细胞内淀粉粒的体积和数量明显变小,嗜碘滴的数量减少,但分泌腔的体积和分泌腔内脂类物质的含量增多。这与吴鸿等^[14]、李爱民等^[15]报道的油松(*Pinus tabulaeformis*)树脂道发育过程中树脂滴和淀粉粒的变化规律基本一致。淀粉粒能够提供合成脂类物质的前提物质和能量。在分泌腔发育的早期,生姜首先积累淀粉;随着分泌腔的发育,淀粉粒分解,其中间产物参与脂类物质的合成。此时由于淀粉粒的合成速度大于分解速度,而使淀粉粒和脂类物质在数量和体积均呈上升的趋势。随着淀粉粒分解速度的加快,脂类物质的数量逐渐增多。当分泌细胞内脂类物质即嗜碘滴的数量达到一定程度后,细胞开始分泌这些脂类物质。当分泌腔成熟后,淀粉粒体积明显减少,由于嗜碘滴的合成能力降低,加之挥发油不断分泌至分泌腔中储藏,导致分泌细胞中的嗜碘滴的数量也不断减少。这也从解剖学和形态学上证明了“姜是老的辣”。

3.2 精油的合成场所和分泌途径

Fahn 等^[16]认为根据细胞中嗜碘滴的分布,可以说明脂类合成的场所和从细胞转运到分泌腔的情况。Thomson 等^[17]指出在柑桔属甜橙(*Citrus sinensis*)的分泌细胞中都含有光滑内质网和粗糙内质网,聚集核糖体和内质网片层可能是精油合成的最初场所。Bosabalidis 等^[18]指出红桔(*Citrus reticulata*)分泌囊发育早期的不同阶段,质体的数量和体积不断增大。刘文哲等^[19]报道花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)果实上皮细胞和鞘细胞有许多含嗜碘物质的质体,

指出质体是精油的合成场所,内质网参与精油的合成和转运,线粒体为上述活动提供能量。刘文哲等^[20]根据吴茱萸(*Evodia rutaecarpa*)果实分泌囊发育过程中上皮细胞各细胞器的变化规律,指出质体是精油的合成场所。本研究表明,精油合成后通过质体转移到周围的光滑内质网或液泡中,然后由内质网或液泡膜包被,最后这些含有油滴的小泡与质膜融合,将精油释放到油腔中。随着分泌腔的发育,嗜碘物质也不断发生变化。根据嗜碘滴的分布和变化,可以推测精油在细胞质和细胞器中普遍存在,其中线粒体和质体是精油的主要合成部位,内质网参与精油的合成和转运。在分泌腔发育过程中,高尔基体的数量极少,因此不能确定高尔基体是否参与精油的合成。Heinrich 等^[21]曾指出由于高尔基体的数量极少,其参与精油的合成和转运的能力可以被忽略。所以对于高尔基体是否参与精油合成,还需要进一步的研究和探讨。

3.3 脂类物质通过细胞膜的方式

脂类物质通过细胞膜的方式一般认为有3种:反向的胞饮作用、细胞膜内陷包裹油滴、内质网靠近细胞膜并与细胞膜融合将油滴释放到细胞质外^[20]。根据生姜分泌腔上皮细胞超微结构和嗜碘滴的分布特点,我们认为生姜精油主要在线粒体、质体和细胞质中合成,然后通过内质网转运至质膜,转运的方式有2种:一是通过靠近质膜的内质网与质膜的融合将嗜碘滴排出质膜;二是含嗜碘物质的小泡通过包被的膜与质膜的融合将嗜碘滴排出质膜。最后质膜外的油滴通过细胞壁进入到分泌腔中。

参考文献

- [1] Chinese Pharmacopoeia Commission. Chinese Pharmacopoeia, Vol. 1 [M]. Beijing: China Medical Science Press, 2010: 7780-7782.
中国药典委员会. 中华人民共和国药典, 第一部 [M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2010: 7780-7782.
- [2] Cao S S. The analysis of area about ginger growth well in the mid temperate zone [J]. Hebei Agri Sci Techn, 2008(2): 52-54.
曹守山. 适宜生姜生长的中温带区域范围分析 [J]. 河北农业科技, 2008(2): 52-54.
- [3] Chen Y Q, Xu K, Liu S Q. Present situation and prospect on industry of green onion, ginger and garlic in China [J]. Shandong Veget, 2009(1): 5-7.
陈运起, 徐坤, 刘世琦. 中国葱姜蒜产业现状与展望 [J]. 山东蔬

- 菜, 2009(1): 5-7.
- [4] Xu K. The influence of mulching with straw on the field microclimate and ginger growth [J]. *China Veget*, 1999(2): 15-17.
徐坤. 地面覆草对姜田小气候及生姜生长的影响 [J]. *中国蔬菜*, 1999(2): 15-17.
- [5] Hu J J, Guo Z, Glasius M. Pressurized liquid extraction of ginger (*Zingiber officinale* Roscoe) with bioethanol: An efficient and sustainable approach [J]. *J Chromatogr*, 2011, 1218(34): 5765-5773.
- [6] Zancan K C, Marques M O M, Petenate A J. Extraction of ginger (*Zingiber officinale* Roscoe) oleoresin with CO₂ and co-solvents: A study of the antioxidant action of the extracts [J]. *J Supercrit Fluids*, 2002, 24(1): 57-76.
- [7] Pino J A, Marbot R, Rosado A. Chemical composition of the essential oil of *Zingiber officinale* Roscoe from Cuba [J]. *J Essent Oil Res*, 2004, 16(3): 186-188.
- [8] Zhan K Y, Yin H Z, Zhang X Z, et al. Chemical composition analysis on SEF-CO₂ extracts of seed ginger and fresh ginger [J]. *Food Science*, 2009, 30(7): 33-35.
战琨友, 尹洪宗, 张显忠, 等. 老姜与鲜姜超临界提取物的化学成分分析 [J]. *食品科学*, 2009, 30(7): 33-35.
- [9] Yan C G, Cao R F. Studied on characters of internal structure of rhizoma of *Zingiber officinale* Roscoe and its growth and development law [J]. *J Anhui Agri Sci*, 2009, 37(17): 7938-7939.
晏春耕, 曹瑞芳. 生姜根茎的内部结构特征与生长发育规律研究 [J]. *安徽农业科学*, 2009, 37(17): 7938-7939.
- [10] Liu M. The Introduction of Seed Plant Anatomy [M]. 4th ed. Beijing: Science Press, 2008: 206-209.
刘穆. 种子植物形态解剖学导论 [M]. 第四版. 北京: 科学出版社, 2008: 206-209.
- [11] Li J Y, Wang T X, Hu Z H. Developmental anatomy and the anomalous structure of the stem in *Aloe arborescens* [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 2003, 23(1): 96-100.
李景原, 王太霞, 胡正海. 木立芦荟茎的发育解剖及其异常结构的研究 [J]. *西北植物学报*, 2003, 23(1): 96-100.
- [12] Li Y H. *Phytology* [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1999: 52-55, 135-139.
李扬汉. *植物学* [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1999: 52-55, 135-139.
- [13] Chen Y, Ni Y Y, Cai T Y. The research progress of ginger extraction: Essential oil and oleoresin [J]. *Food Sci*, 2000, 21(8): 6-8.
陈燕, 倪元颖, 蔡同一. 生姜提取物——精油与油树脂的研究进展 [J]. *食品科学*, 2000, 21(8): 6-8.
- [14] Wu H, Hu Z H. Development and histochemistry of resin ducts of *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. *Sci Silv Sin*, 1995, 31(1): 51-55.
吴鸿, 胡正海. 油松树脂道的发育过程和组织化学研究 [J]. *林业科学*, 1995, 31(1): 51-55.
- [15] Li A M, Wu H. Development and histochemistry of resin ducts of secondary xylem in the stem of *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. *J Wuhan Bot Res*, 2003, 21(1): 18-21.
李爱民, 吴鸿. 油松茎次生木质部中树脂道的发育过程和组织化学研究 [J]. *武汉植物学研究*, 2003, 21(1): 18-21.
- [16] Fahn A, Benayoun J. Ultrastructure of resin ducts in *Pinus halepensis*: Development, possible sites of resin synthesis, and mode of its elimination from the protoplast [J]. *Ann Bot*, 1976, 40(4): 857-863.
- [17] Thomson W W, Platt-Aloia K A, Endress A G. Ultrastructure of oil gland development in the leaf of *Citrus sinensis* L. [J]. *Bot Gaz*, 1976, 137(4): 330-340.
- [18] Bosabalidis A, Tsekos I. Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten.: I. Early stages of the gland cells differentiation [J]. *Protoplasma*, 1982, 112(1/2): 55-62.
- [19] Liu W Z, Hu Z H. Ultrastructure of the secretory cavity in the fruit of *Zanthoxylum bungeanum* [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 1994, 14(5): 1-3.
刘文哲, 胡正海. 花椒果实分泌囊超微结构的研究 [J]. *西北植物学报*, 1994, 14(5): 1-3.
- [20] Liu W Z, Zhang H, Hu Z H. Ultrastructure studies on the secretory cavity development and essential oil accumulation in the fruits of *Evodia rutaecarpa* [J]. *Acta Bot Sin*, 1998, 40(5): 401-404.
刘文哲, 张泓, 胡正海. 吴茱萸果实分泌囊发育和精油产生过程的超微结构研究 [J]. *植物学报*, 1998, 40(5): 401-404.
- [21] Heinrich G, Schultze W. Composition and site of biosynthesis of the essential oil in fruits of *Phellodendron amurense* Rupr. (Rutaceae) [J]. *Israel J Bot*, 1985, 34(2/3/4): 205-217.