

白玫, 吴鸿. 柑橘属植物分泌囊形态建成的研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(6): 130-135.

BAI Mei, WU Hong. Research progress in secretory cavity morphogenesis in *Citrus*[J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(6): 130-135.

特约综述

# 柑橘属植物分泌囊形态建成的研究进展

白玫, 吴鸿

(华南农业大学 生命科学院/华南农业大学 药用植物研究中心, 广东 广州 510642)

**摘要:** 分泌囊是柑橘属 *Citrus* 植物普遍存在的结构, 是药用成分合成、积累的主要场所。目前研究显示柑橘属植物分泌囊以裂溶生方式发生, 其分泌细胞的发育过程是细胞程序化死亡的过程。虽然如此, 但是分泌囊发生发育过程的研究已经有百年的历程。本文重点介绍了柑橘属植物分泌囊的起源、发生发育方式和细胞程序化死亡过程, 以为分泌囊形态建成的未来研究提供参考。

**关键词:** 柑橘属; 分泌囊; 裂溶生; 细胞程序化死亡; 发育

**中图分类号:** S666;Q942

**文献标志码:** A

**文章编号:** 1001-411X(2022)06-0130-06

## Research progress in secretory cavity morphogenesis in *Citrus*

BAI Mei, WU Hong

(College of Life Sciences, South China Agricultural University/Research Center of Medicinal Plants,  
South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

**Abstract:** The secretory cavity is a ubiquitous structure in *Citrus* plants, which is the main place for the synthesis and accumulation of medicinal components. Current studies have shown that the secretory cavity of citrus plants occurs in schizolysogenesis, and the development of secretory cells is a process of programmed cell death. However, the study of the development of secretory cavity has experienced a hundred years. This review focuses on the origin, development and programmed cell death of secretory cavity in *Citrus*, in order to provide a reference for future studies on secretory cavity morphogenesis.

**Key words:** *Citrus*; Secretory cavity; Schizolysigenous; PCD; Development

分泌囊是柑橘属 *Citrus* 植物普遍具有的结构特征, 除根之外, 它广泛分布于植物体的茎、叶、花和果实中<sup>[1-2]</sup>。它是柑橘属植物黄酮类和挥发油类等重要药用成分的合成和储存的主要场所<sup>[3-4]</sup>。同时其起源和发育方式也是研究植物分类和演化的重要形态学特征。百年以来, 研究者对柑橘属近 20 种(品种)植物的分泌囊进行了大量的研究, 积累了丰富的资料, 但在分泌囊起源和发生方式一直存在较

大的争议, 甚至存在彼此矛盾的研究报道, 矛盾焦点主要集中在分泌囊发生方式是溶生型<sup>[5-16]</sup>、裂生型<sup>[1, 17-24]</sup>还是裂溶生型<sup>[3, 6, 16, 25-29]</sup>。近 20 年来, 细胞学和细胞化学证据更加倾向于柑橘属分泌囊的发生方式属于裂溶生型<sup>[3, 28]</sup>, 并且支持分泌囊上皮细胞的破毁是典型的细胞程序化死亡 (Programed cell death, PCD) 过程<sup>[29-30]</sup>。近年来, 有关分泌囊细胞 PCD 分子调控机制的研究工作更清楚地揭示了柑

收稿日期: 2022-08-26 网络首发时间: 2022-09-28 16:09:29

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20220927.1802.002.html>

作者简介: 白玫, 副研究员, 博士, 主要从事植物结构发育和植物资源学方面研究, E-mail: [baimei924@scau.edu.cn](mailto:baimei924@scau.edu.cn);

通信作者: 吴鸿, 教授, 博士, 主要从事植物结构发育和植物资源学方面研究, E-mail: [wh@scau.edu.cn](mailto:wh@scau.edu.cn)

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31870172, 32270381); 广东省自然科学基金面上项目 (2022A1515011086)

橘属分泌囊发生方式的本质<sup>[31-33]</sup>。

1 柑橘属植物分泌囊的起源

最早 Martinet<sup>[5]</sup> 认为柑橘属分泌囊起源于表皮细胞的不断分裂。Fohn<sup>[7]</sup> 对柑橘属植物分泌囊的起源和发生的研究认为分泌囊是由表皮下的原始细胞团发育而来。而 Bosabalidis 等<sup>[15-16]</sup> 对红橘 *Citrus deliciosa* 果实分泌囊起源的研究却发现分泌囊起源于 1 个子房外表皮细胞和与其相对的 1 个表皮下细胞, 这 2 个细胞相继进行不同方向的分裂, 发育形成具有帽区和球区的分泌囊。同样, Bennici 等<sup>[28]</sup>、Liu 等<sup>[30]</sup> 发现甜橙 *Citrus sinensis*、柠檬 *Citrus limon*、广佛手 *Citrus medica* L. var. *sarcodactylis* Noot. Swingle 和化橘红 *Citrus grandis* ‘Tomentosa’ 果实分泌囊起源方式也相同于上述红橘的特征。Liang 等<sup>[3]</sup> 认为广佛手果实分泌囊起源于子房壁的 1 个果皮细胞和 1 个表皮下细胞。但 Knight 等<sup>[22]</sup> 认为甜橙果实分泌囊起源于子房外表皮下的 1 组细胞, Chen 等<sup>[29]</sup> 则认为这一组细胞是 4~5 个细胞。这些原始细胞随后也会进行各个方向的分裂分化形成分泌囊的球区和帽区, 帽区细胞小, 呈狭长形, 位于球区上方, 球区的中央细胞体积大, 是形成囊腔的主要区域<sup>[3,29,31,33-34]</sup>。最新研究表明, 化橘红分泌囊原始细胞团由果实外果皮表皮及表皮下的 7~10 个细胞组成, 细胞分裂频繁, 最终形成球区和帽区<sup>[33]</sup>。从研究报道来看, 柑橘属植物分泌囊的起源方式可能具有多样性, 且随植物的种类不同而有所差异。但分泌囊的起源本身是表皮细胞或者薄壁细胞反分化的过程, 似乎起源细胞数目越少越接近分泌囊发育的本质<sup>[35]</sup>。

2 柑橘属植物分泌囊发生方式

分泌囊的发生方式主要有 3 种, 溶生、裂生和裂溶生<sup>[13, 16, 36]</sup>。溶生型主要指分泌囊的腔隙是由细胞自溶产生的; 裂生型指分泌囊中央细胞壁分离形成细胞间隙, 且间隙不断扩大形成的囊腔; 而裂溶生型是裂生和溶生相互结合的过程<sup>[21]</sup>。长期以来, 关于柑橘属植物分泌囊腔隙的发生方式存在争议<sup>[37]</sup>。早在 1872 年, Martinet<sup>[5]</sup> 对柑橘属分泌囊研究发现分泌囊腔是其中心细胞的自溶产生的, 之后 1875 年 Chatin<sup>[38]</sup> 也支持这一结论。但是随后 10 年中, 柑橘属分泌囊发生方式的研究结论多以裂生型为主<sup>[17]</sup>。而 Haberlandt<sup>[16]</sup>、Tschirch 等<sup>[17]</sup>、Sieck<sup>[25]</sup>、Buvat<sup>[26]</sup>、Sprecher<sup>[27]</sup> 和 Peterson 等<sup>[39]</sup> 则认为分泌囊是由最初的细胞之间的壁溶解分离和随后的细胞溶解而产生腔隙的, 也就是裂溶生型分泌囊。关于对柑橘属分泌囊发生方式的不同认识, 研究者们也

从不同角度对其可能性进行了探讨。Carr 等<sup>[40]</sup> 认为分泌囊上皮细胞在切片过程中尤其是石蜡切片过程中容易被人为破坏, 不能呈现出更为真实的状态。Fohn<sup>[7]</sup> 用石蜡切片研究柑橘属的分泌囊发生方式为溶生型分泌囊。随着电子显微技术的应用, 人们对分泌囊有了更为深入地研究, Heinrich<sup>[10]</sup> 首次利用电子显微镜研究柑橘属分泌囊的发育, 他认为分泌囊以溶生型发生是一种自然模式。并且认为当分泌囊腔形成之后围绕囊腔的上皮细胞即无功能后发生自溶, 即使是裂生形成的分泌囊的上皮细胞在分泌囊成熟之后也会死亡并且自然溶解<sup>[8, 41]</sup>。然而, 随后 Thomson 等<sup>[18]</sup> 用电子显微镜描述了柑橘 *Citrus sinensis* 叶片分泌腔的裂生形成过程, 认为柑橘属分泌囊上皮细胞的破毁形成的腔隙的溶生式的发生方式不排除是在制片过程中造成的细胞破毁。这与 Heinrich<sup>[10-12]</sup> 对于柑橘的分泌囊溶生型形成的报道相矛盾。然而, Thomson 等<sup>[18]</sup> 发现在较老的分泌囊中, 围绕囊腔的上皮细胞会发生明显的自然降解, 这被认为是上皮细胞在分泌囊发育的后期发生的自溶。Bosabalidis 等<sup>[15-16]</sup> 对红橘的研究结果支持柑橘属分泌囊以溶生型方式发生, 并且发现是分泌囊中央细胞开始发生自溶。胡正海等<sup>[42]</sup> 通过比较石蜡包埋和树脂包埋的分泌囊, 他们得出与 Carr 等<sup>[40]</sup> 一样的结论, 石蜡法导致了对分泌囊溶生型发生方式的误判, 而柑橘属分泌囊是以裂生方式发生的。此外, Turner 等<sup>[20-21]</sup> 在比较了几种试验方法后认为溶生型发生方式的判断可能是一个错误的结论, 这或许是人为制样导致的。这一观点也得到了 Knight 等<sup>[22-23]</sup> 的支持。Bennici 等<sup>[28]</sup> 通过研究甜橙和柠檬的分泌囊发育, 表明 2 种柑橘属植物分泌囊囊腔的发生和扩大都是通过裂生和溶生共同发生的, 并且这 2 个过程是相互重叠的, 分泌囊细胞壁分离的时候伴随着细胞的自溶即细胞质结构的紊乱、细胞核的缺失、质壁分离等。随后, Liang 等<sup>[3]</sup> 通过对广佛手的分泌囊研究揭示出广佛手果实分泌囊是裂溶生型发生方式, 且裂生和溶生是依次发生的, 首先在分泌囊发育早期分泌囊中央的几个细胞先出现细胞壁之间的开裂形成裂隙, 随后围绕着裂隙的上皮细胞开始发生溶解, 随着上皮细胞的切向延长囊腔逐渐扩大, 最终形成成熟的分泌囊。在此基础上 Liang 等<sup>[43]</sup> 进一步运用纤维素酶和果胶酶细胞化学定位方法研究表明, 果胶酶反应产物首先出现在分泌囊原始细胞的中间层, 在分泌囊间隙形成期达到高峰, 后期逐渐减少; 纤维素酶反应产物在分泌囊空腔扩大早期在上皮细胞的细胞壁初生壁中积累, 在上皮细胞开始破毁的时候达

到高峰。该研究首次从酶细胞化学层面提供了柑橘属果实分泌囊的裂生与溶生重叠的裂溶生发生方式的证据。

3 细胞程序化死亡参与柑橘属植物分泌囊的发育过程

经过一个多世纪对柑橘属分泌囊发生发育的研究,逐渐确定柑橘属分泌囊以裂溶生的方式发生。其中细胞的溶解过程是否属于程序化死亡?这个问题吸引了广泛的关注。在植物中,植物发育过程中的细胞死亡通常涉及 PCD<sup>[44-46]</sup>,而植物细胞分化中发生的细胞死亡是发育性 PCD<sup>[46-52]</sup>。

3.1 柑橘属植物分泌囊分泌细胞发育呈现典型的程序化死亡特征

Chen 等<sup>[29]</sup>对甜橙果实分泌囊发育过程中的显微结构和超微结构研究发现,分泌囊形成过程中细胞的破毁表现出典型的程序化死亡特征如细胞核中染色质的凝集、边缘化,细胞核仁和核膜的降解等,脱氧核糖核苷酸末端转移酶介导的缺口末端标记法 (Terminal deoxynucleotidyl transferasemediated biotinylated dUTP nick end-labeling, TUNEL) 检测的信号出现于分泌囊原始细胞阶段,在上皮细胞核降解的空腔扩大阶段最为明显。

Caspase-3 是哺乳动物细胞凋亡的关键执行者,对染色质凝集和 DNA 断裂至关重要<sup>[53-54]</sup>。随后,在以柑橘属植物化橘红为材料的研究显示 Caspase-3-like 参与了分泌囊分泌细胞的 PCD 过程, Caspase-3-like 可能只在一定程度上影响核膜结构的完整性,从而间接促进凋亡细胞中染色质的凝集和核膜的降解<sup>[27]</sup>。虽然植物没有 Caspase-3 同源物,但 PBA1 在植物 PCD 过程中扮演植物 Caspase-3 样酶的角色<sup>[32, 54-58]</sup>。最新的研究显示,在化橘红果实分泌囊发育过程中, CgPBA1 参与了分泌囊 PCD 过程中细胞的核降解<sup>[32]</sup>。

植物 PCD 发生过程中,细胞核的降解是一个由多种核酸酶协同参与的过程, Sugiyama 等<sup>[59]</sup>基于生化研究推测,在植物细胞 PCD 中,  $Ca^{2+}$  或  $Mg^{2+}$  依赖的中性核酸酶先靶向到核中,随后  $Zn^{2+}$  依赖的酸性核酸酶在液泡膜裂解后被激活发挥作用。的确, Zheng 等<sup>[60]</sup>通过细胞化学定位技术证实了  $Ca^{2+}$  参与了甜橙果实分泌囊细胞凋亡过程,  $Ca^{2+}$  的时空定位与细胞核在 PCD 过程中的形态变化密切相关,在分泌囊细胞凋亡过程中参与了细胞核染色质和核仁降解的调控。随后, Bai 等<sup>[31]</sup>在免疫细胞化学技术基础上进一步证实  $Ca^{2+}$  依赖的核酸酶

CgCaN 直接参与了化橘红果实分泌细胞凋亡过程中细胞核 DNA 的降解。最新的研究也证实化橘红果实分泌囊发育过程中  $Zn^{2+}$  及  $Zn^{2+}$  依赖的核酸酶 CgENDO1 在分泌囊细胞内的动态变化与细胞核的降解具有密切的时空相关性,  $Zn^{2+}$  与 CgENDO1 协同参与了分泌细胞 PCD 中的细胞核降解的后期过程,其参与的方式是在细胞核降解后期到基本完全降解的阶段,通过在核区域  $Zn^{2+}$  的异常募集来激活 CgENDO1 发挥作用<sup>[33]</sup>。上述工作为 Sugiyama 等<sup>[59]</sup>的前瞻性推测提供了重要的细胞学支撑资料,也为研究植物细胞 PCD 过程中核酸酶的作用提供了模板。

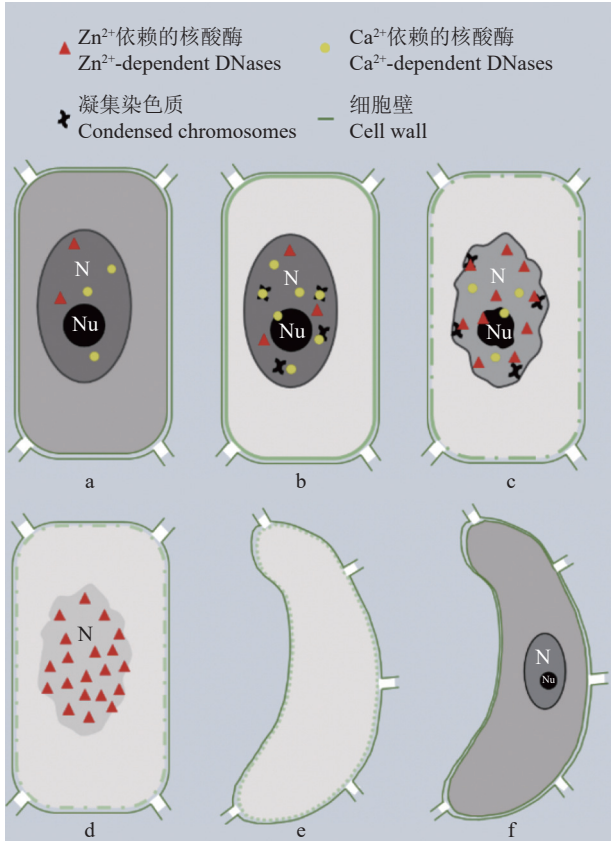
植物细胞存在细胞壁,发生 PCD 的细胞分为 2 类:一类是仅需要降解原生质体形成特殊功能的结构,如导管;另一类是细胞壁和原生质体同时降解消失,如助细胞。而分泌囊分泌细胞的降解就属于后者,需要发生细胞壁的降解。Liang 等<sup>[43]</sup>证实纤维素酶和果胶酶参与了柑橘属果实分泌腔细胞壁的降解。近来, Tong 等<sup>[34]</sup>在以甜橙为研究对象的最新研究中发现果胶酶基因 *CisPG2I* 和纤维素酶基因 *CisCEL16* 参与调控柑橘属果实分泌腔 PCD 过程中细胞壁的降解。

3.2 柑橘属植物分泌囊发育过程的细胞学特征

目前,柑橘属分泌囊发生发育过程分为原始细胞早期、原始细胞中期、原始细胞晚期、腔隙形成期、空腔扩大期和成熟期。柑橘属分泌囊起源于子房壁表皮及表皮下几个细胞<sup>[3, 29, 33]</sup>,细胞大小不等,排列紧密,进行各个方向的分裂形成分泌囊原始细胞团,此时为原始细胞早期,分泌细胞细胞核位于细胞中央,核膜、核仁清晰,核质浓厚,仅具有小液泡,个别细胞的细胞壁发生膨胀,开始积累果胶酶,该时期有少量的  $Ca^{2+}$  依赖的核酸酶和极少量的  $Zn^{2+}$  依赖的核酸酶聚集在细胞内<sup>[31, 33-34]</sup>。随着原始细胞团的进一步分化,形成由帽区和球区组成的分泌囊的典型结构,即为分泌囊原始细胞中期<sup>[31, 33-34]</sup>。帽区近外表皮,细胞狭长且较小,球区是形成囊腔的区域,中央几个细胞体积较大且为多角形,细胞排列紧密,细胞壁膨胀加剧,细胞质浓厚,细胞核清晰,但出现染色质凝集,该时期有大量的  $Ca^{2+}$  依赖的核酸酶和少量的  $Zn^{2+}$  依赖的核酸酶聚集在细胞内,尤其是凝集的染色质和核仁上<sup>[31, 33-34]</sup>。随着分泌囊的继续发育,帽区和球区结构分化更为明显,但组成细胞的结构并没有可见的变化,此时分泌囊进入原始细胞后期。分泌囊球区中央细胞的细胞核边界模糊不清,核仁模糊、形状不规则,核膜出现部分区域模糊不清甚至降解状,染色质凝集边缘化加



剧, 细胞核中  $\text{Ca}^{2+}$  依赖的核酸酶急剧减少, 但是却聚集了大量的  $\text{Zn}^{2+}$  依赖的核酸酶<sup>[31, 33-34]</sup>。到腔隙形成期, 此时最大的特征是分泌囊球区中央的几个细胞相邻的角隅处出现小腔隙, 围绕囊腔的最内层上皮细胞的核已基本呈降解状态, 染色体、核仁、核膜消失, 残留的细胞核区域内无  $\text{Ca}^{2+}$  依赖的核酸酶, 而积累大量的  $\text{Zn}^{2+}$  依赖的核酸酶<sup>[31, 33-34]</sup>。该时细胞壁中层沉积大量的果胶酶, 纤维素酶物质也开始出现在上皮细胞的细胞壁中<sup>[41]</sup>。随着分泌囊腔不断变大, 分泌囊发育进入到空腔扩大期。该时腔隙周围上皮细胞形成明显的大液泡, 其细胞形态也变得不规则, 在围绕囊腔的最内层上皮细胞中, 细胞核已完全降解, 胞内有大量小泡, 细胞壁膨大形成泡状结构, 细胞内外及细胞壁处均无  $\text{Ca}^{2+}$  依赖的核酸酶和  $\text{Zn}^{2+}$  依赖的核酸酶<sup>[31, 33-34]</sup>。果胶酶继续积累于细胞壁中层以降解中层, 同时纤维素酶开始大量地聚集于细胞壁中降解细胞壁<sup>[41]</sup>, 最终细胞发生破毁, 腔隙进一步扩大形成 20~30 个细胞围绕的腔, 进而发育为成熟的分泌囊 (图 1)。



a: 原始细胞早期; b: 原始细胞中期; c: 原始细胞晚期; d: 腔隙形成期; e: 空腔扩大期; f: 成熟期  
a: The early stage of initial cell; b: The middle stage of initial cell; c: The late stage of initial cell; d: The lumen formation stage; e: The lumen expansion stage; f: The mature stage

图 1 柑橘属分泌囊发育过程模式图

Fig. 1 Secretory cavity development model in *Citrus*

上述研究清楚表明, 在分泌囊细胞凋亡的过程中, DNA 断裂与细胞壁降解都是 PCD 过程中的重要事件。两者精细协调的生物学机制值得深入研究。

4 结论与展望

目前的研究表明, 柑橘属分泌囊以裂溶生方式发生, 其中球区中央细胞以及形成囊腔后的上皮细胞的降解属于典型的 PCD 过程。目前研究显示许多植物蛋白酶参与了细胞凋亡过程, 但是由于体内的具体作用位点并不清楚, 真正的作用机制难于掌握<sup>[44]</sup>, 植物发育性 PCD 研究的机制还不完全清楚。由此看来分泌囊发育过程中的 PCD 研究或许可以作为研究植物发育性 PCD 的模板, 如多种核酸酶如何在时空上相互协同参与植物发育 PCD, 有何调控转录因子参与其中; PCD 过程中类 Caspase 蛋白酶如何发挥作用参与细胞核的降解和核膜的破毁; 分别参与细胞质降解和细胞壁降解的水解酶在分泌囊 PCD 过程中如何协调发挥作用的等等。相信随着技术和方法的发展, 人们将逐渐完善植物分泌囊发育的 PCD 过程的分子调控网络, 也将为全面解析植物发育性 PCD 机制提供更丰富的科学试验数据。

参考文献:

[1] VAN TIEQHEM P. Deuxieme memoire sur les canaux secreteurs[J]. Annales des Sciences Naturelles Botanique, 1885: 1-96.  
[2] SCHULZE H, BLATTANAT B. Rutaceae[M]. Heidelberg: Diss, 1902: 50.  
[3] LIANG S J, WU H, LUN X, et al. Secretory cavity development and its relationship with the accumulation of essential oil in fruits of *Citrus medica* L. var. *sarcodactylis* (Noot. ) Swingle[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(5): 573-583.  
[4] WU Z, LI H, YANG Y, et al. Variation in the components and antioxidant activity of *Citrus medica* L. var. *sarcodactylis* essential oils at different stages of maturity[J]. *Industrial Crops and Products*, 2013, 46: 311-316.  
[5] MARTINET J. Organes de secretion des vegetaux[J]. Annales Des Sciences Naturelles Botanique, 1872, 14(5): 91-232.  
[6] HABERLANDT G. Physiological plant anotomy[M]. London: Macmillan Press, 1914: 777.  
[7] FOHN M. Zurentstehung und weiterbildung der exkreträume von *Citrus medica* L. und *Eucalyptus globulus* Lab[J]. *Ö sterreichische Botanische Zeitschrift*, 1935, 84(3): 198-209.  
[8] KISSER J G. Die Ausscheidung von atherischen glen und harzen[J]. *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, 1958, 10:

- 91-131.
- [9] AMELUNXEN F, ARBEITER H. Untersuchungen an den Spritzdrüsen von *Dictamnus albus* L.[J]. Zeitschrift Pflanzenphysiologie, 1967, 58: 49-69.
  - [10] HEINRICH G. Licht- und elektronenmikroskopische untersuchungen zur genese der exkrete in den lysigenen exkretumen von *Citrus medica*[J]. *Flora Oder Allgemeine Botanische Zeitung. Abt. A, Physiologie und Biochemie*, 1966, 156(5): 451-460.
  - [11] HEINRICH G. Elektronenmikroskopische beobachtungen zur entstehungsweise der exkretbehlter von *Ruta graveolens*, *Citrus limon* und *Poncirus trifoliata*[J]. Ö sterreichische Botanische Zeitschrift, 1969, 117(4): 397-403.
  - [12] HEINRICH G. Elektronenmikroskopische beobachtungen an den drüsenzellen von *Poncirus trifoliata*; zugleich ein beitrage zur wirkung ätherischeröle auf pflanzenzellen und eine method zur unterscheidung flüchtiger von nichtflüchtigen lipophilen komponenten[J]. *Protoplasma*, 1970, 69(1): 15-36.
  - [13] ESAU K. Plant anatomy[M]. 2nd ed. New York: Wiley, 1965.
  - [14] ESAU K. Anatomy of seed plants[M]. 2nd ed. New York: Wiley, 1977.
  - [15] 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: 55-62.
  - [16] BOSABALIDIS A, TSEKOS I. Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* ten. II. Early stages of the gland cells differentiation[J]. *Protoplasma*, 1982, 112: 63-70.
  - [17] TSCHIRCH A, STOCK E. Die harze und die harzbehälter[M]. Beilin: Gebrüder Borntraeger, 1933.
  - [18] THOMSON W W, PLATT-ALOIA K A, ENDRESS A G. Ultrastructure of oil gland development in the leaf of *Citrus sinensis* L.[J]. *Botanical Gazette*, 1976, 137: 330-340.
  - [19] FAHN A. Secretory tissues in plants[M]. London: Academic Press, 1979: 176-209.
  - [20] TURNER G W, BERRY A M, GIFFORD E M. Schizogenous secretory cavities of *Citrus limon* (L.) Burm. F. and a reevaluation of the lysigenous gland concept[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 1998, 159: 75-88.
  - [21] TURNER G W. A brief history of the lysigenous gland hypothesis[J]. *The Botanical Review*, 1999, 65(1): 76-88.
  - [22] KNIGHT T G, KLIEBER A, SEDGLEY M. The relationship between oil gland and fruit development in Washington navel orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck)[J]. *Annals of Botany*, 2001, 88(6): 1039-1047.
  - [23] KNIGHT T G, KLIEBER A, SEDGLEY M. Structural basis of the rind disorder oleocellosis in Washington navel orange (*Citrus sinensis* L. Osbeck)[J]. *Annals of Botany*, 2002, 90(6): 765-773.
  - [24] BROCHERIOU J, BELIN-DEPOUX M. Contribution a l'etude ontogenique des poches des feuilles de quelques Myrtaceae[J]. *Phytumorphology*, 1974, 24: 321-338.
  - [25] SIECK W. Die schizolysigenen secretbehalter[J]. *Jahrb Wiss Botanik*, 1895, 27: 197-242.
  - [26] BUVAT R. Ontogeny, cell differentiation and structure of vascular plants[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1989.
  - [27] SPRECHER E. BeitrRge zur frage der biogenese sekundirer pflanzenstoffe der weinraute (*Ruta graveolens* L.)[J]. *Planta*, 1956, 47(4): 323-358.
  - [28] BENNICI A, TANI C. Anatomical and ultrastructural study of the secretory cavity development of *Citrus sinensis* and *Citrus limon*: Evaluation of schizolysigenous ontogeny[J]. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, 199(6): 464-475.
  - [29] CHEN Y, WU H. Programmed cell death involved in the schizolysigenous formation of the secretory cavity in *Citrus sinensis* L. (Osbeck)[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2010, 55(20): 2160-2168.
  - [30] LIU P, LIANG S, YAO N, et al. Programmed cell death of secretory cavity cells in fruits of *Citrus grandis* cv. Tomentosa is associated with activation of caspase 3-like protease[J]. *Trees*, 2012, 26(6): 1821-1835.
  - [31] BAI M, LIANG M, HUAI B, et al. Ca<sup>2+</sup>-dependent nuclease is involved in DNA degradation during the formation of the secretory cavity by programmed cell death in fruit of *Citrus grandis* 'Tomentosa' [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(16): 4812-4827.
  - [32] HUAI B, BAI M, TONG P P, et al. CgPBA1 may be involved in nuclear degradation during secretory cavity formation by programmed cell death in *Citrus grandis* 'Tomentosa' fruits[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 160: 306-314.
  - [33] LIANG M, BAI M, WU H. Zn<sup>2+</sup>-dependent nuclease is involved in nuclear degradation during the programmed cell death of secretory cavity formation in *Citrus grandis* 'Tomentosa' fruits[J]. *Cells*, 2021, 10(11): 3222.
  - [34] TONG P, HUAI B, CHEN Y, et al. CisPG21 and CisCEL16 are involved in the regulation of the degradation of cell walls during secretory cavity cell programmed cell death in the fruits of *Citrus sinensis* (L.) Osbeck[J]. *Plant Science*, 2020, 297: 110540.
  - [35] 全盼盼. 化橘红和甜橙果实分泌囊发育过程中细胞壁降解的细胞和分子特性研究[D]. 广州: 华南农业大学, 2020.
  - [36] CUTTER E G. Plant anatomy: Experiment and interpretation part I: Cells and tissues[M]. London: Addison Wesley, 1978: 106-143.
  - [37] FAHN A, RACHMILEVITZ T. Ultrastructure and nectar secretion in *Lonicera japonica*[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1970, 63: 51-56.
  - [38] CHATIN J. Etudes histologiques et histogeniques sur les glandes foliairesinterieures et quelques productions analogues[J]. *Annales Des Sciences Naturelles. Botanique*, 1875, 2(6): 199-221.
  - [39] PETERSON R L, SCOTT M G, ELLS B E. Structure of astem-derived callus of *Rutagravelens*; meristems, leaves, and secretory structures[J]. *Canadian Journal of Botany- Revue Cannadiennede Botanique*, 1978, 56: 271-283.

- [40] CARR D J, CARR S G M. Oil glands and ducts in *Eucalyptus* L'Herit. II: Development and structure of oil glands in the embryo[J]. *Australian Journal of Botany*, 1970, 18(2): 191-212.
- [41] FREY-WYSSLING, A. Elimination processes in higher plants[J]. *Saussurea*, 1972, 3: 79-90.
- [42] 胡正海, 余刚. 分泌囊的结构与发育的研究[J]. *植物学报*, 1993, 35(6): 447-452.
- [43] LIANG S J, WANG H Y, YANG M, et al. Sequential actions of pectinases and cellulases during secretory cavity formation in *Citrus* fruits[J]. *Trees*, 2009, 23(1): 19-27.
- [44] BOZHKO V P, LAM E. Green death: Revealing programmed cell death in plants[J]. *Cell Death & Differentiation*, 2011, 18(8): 1239-1240.
- [45] VAN HAUTE GEM T, WATERS A J, GOODRICH J, et al. Only in dying, life: Programmed cell death during plant development[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(2): 102-113.
- [46] SPERRY J S. Evolution of water transport and xylem structure[J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S115-S127.
- [47] ESCAMEZ S, TUOMINEN H. Programmes of cell death and autolysis in tracheary elements: When a suicidal cell arranges its own corpse removal[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(5): 1313-1321.
- [48] YAMAUCHI T, SHIMAMURA S, NAKAZONO M, et al. Aerenchyma formation in crop species: A review[J]. *Field Crops Research*, 2013, 152: 8-16.
- [49] GUNAWARDENA A H L A N. Programmed cell death and tissue remodelling in plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(3): 445-451.
- [50] GUNAWARDENA A H L A N, GREENWOOD J S, DENGLER N G. Programmed cell death remodels lace plant leaf shape during development[J]. *Plant Cell*, 2004, 16(1): 60-73.
- [51] LORD C E N, DAUPHINEE A N, WATTS R L, et al. Unveiling interactions among mitochondria, caspase-like proteases, and the actin cytoskeleton during plant programmed cell death (PCD)[J]. *PLoS One*, 2013, 8(3): e57110.
- [52] PENNELL R I, LAMB C. Programmed cell death in plants[J]. *The Plant Cell*, 1997, 9(7): 1157-1168.
- [53] LOMBARDI L, CASANI S, CECCARELLI N, et al. Programmed cell death of the nucellus during *Securidaca* Sw. seed development is associated with activation of caspase-like proteases[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(11): 2949-2958.
- [54] CARLILE G W, SMITH D H, WIEDMANN M. Caspase-3 has a nonapoptotic function in erythroid maturation[J]. *Blood*, 2004, 103: 4310-4316.
- [55] HATSUGAI N, IWASAKI S, TAMURA K, et al. A novel membrane fusion-mediated plant immunity against bacterial pathogens[J]. *Genes and Development*, 2009, 23(21): 2496-2506.
- [56] ZHANG L R, XU Q, XING D, et al. Real-time detection of caspase-3-like proteases activation in vivo using fluorescence resonance energy transfer during plant programmed cell death induced by ultraviolet-C overexposure[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(4): 1773-1783.
- [57] CASANI S, FONTANINI D, CAPOCCHI A, et al. Investigation on cell death in the megagametophyte of *Araucaria bidwillii* Hook. post-germinated seeds[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2009, 47(7): 599-607.
- [58] HAN J J, LIN W, ODA Y, et al. The proteasome is responsible for caspase-3-like activity during xylem development[J]. *The Plant Journal*, 2012, 72(1): 129-141.
- [59] SUGIYAMA M, ITO J, AOYAGI S, et al. Endonucleases[J]. *Plant Molecular Biology*, 2000, 44(3): 387-397.
- [60] ZHENG P, BAI M, CHEN Y, et al. Programmed cell death of secretory cavity cells of *Citrus* fruits is associated with  $\text{Ca}^{2+}$  accumulation in the nucleus[J]. *Trees*, 2014, 28(4): 1137-1144.



吴 鸿, 博士, 教授。担任中国植物学会常务理事、广东省植物学会副理事长、华大农业基因组学国家重点实验室学术委员会副主任、广东省中药材种植行业协会专家委员会主任委员、国家南药科技

创新联盟专家指导委员会主任、新会陈皮国家现代农业产业园智库首席科学家等。长期从事植物细胞结构、药用植物资源保护与开发利用研究工作。在药用植物和岭南特色农作物南药新品种选育、道地性评价、活性成分与药效、中兽药研发等方面开展了引领性的工作。先后主持国家自然科学基金面上项目 5 项, “十四五”广东省农业科技创新十大主攻方向“揭榜挂帅”项目, 广东省重点领域研发计划和广东省现代农业产业技术体系创新团队建设专项资金, 以及其他科技和企业项目近 20 项。发表 SCI 论文 100 余篇, 单篇最高引用 334 次, F1000 推荐为必读论文 2 篇, 2 篇药用植物研究论文分别被 ESI 推为高被引论文和热点论文。授权国家发明专利 18 项, 其中 5 项已转化。制定农业农村部行业标准 1 个和广东省林业地方标准 1 个, 获批国家新兽药证书 2 个, 农业农村部植物新品种权 2 个。获省部级科技奖 7 项。

【责任编辑 庄 延】