植物解剖学

上　册

细胞与组织

（第二版）

〔美〕E. G. 卡特 著

Q944.5
LZL

科学出版社

101373

需要全本请访问 www.ertongbook.com

植物解剖学

上册

细胞与组织

（第二版）

〔美〕E. G. 卡特 著

李正理 张新英
李荣敖 崔克明 译

科学出版社

1986

A1C00704150

内 容 简 介

本书是卡特著"植物解剖学"的第二版，全书综合了近年来有关植物结构的许多生理和生化的试验结果，分章论述了植物的细胞、组织和器官在生长发育过程中的各种代谢变化。全书分上、下两册，按一般植物的细胞、组织(上册)及器官(下册)的顺序，从描述入手，逐一介绍近年来这些方面的研究工作。此版除保持第一版原有特色外，更多地强调结构与生长的动态过程之间的关系。全书各章都作了较大的增订，并加入了传递细胞一章，仍不失为当前国际上植物实验解剖学方面的重要著作。

本书可作为植物实验形态学和植物生理解剖学的教学参考书，也可供植物解剖学领域的研究工作者参考。

Elizabeth G. Cutter
PLANT ANATOMY
Part I Cells and Tissues
Edward Arnold (publishers) Ltd., London, 2nd ed., 1978

植 物 解 剖 学
上 册
细 胞 与 组 织
(第二版)
〔美〕E. G. 卡特 著
李正理、张新英、李荣敖 崔克明 译
责任编辑：曹汝康
科 学 出 版 社 出 版
北京朝阳门内大街 137 号
中国科学院印刷厂印刷
新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售
*
1973 年 12 月第 一 版 开本：850×1168 1/32
1986 年 4 月第 二 版 印张：10 1/4
1986 年 4 月第二次印刷 字数：270,000
印数：10,301—14,800
统一书号：13031·3143
本社书号：4461·13—10
定价：2.90 元

第二版　序　　言

此书的一个目的是要强调植物解剖学在现代植物科学中的主要地位，指出结构与生长的动态过程之间的密切关系，以及植物解剖学的许多实际应用。近年，经典的描述研究，由于透射电子显微镜和扫描电子显微镜的发展，已有很大的增进。这两种电镜对解剖学学者，每种都已开辟出各自方式的新的结构前景。这类新技术，在许多方面，已增加了我们在细胞结构方面的知识，其中许多将在本书中描绘说明。不过，重要的要考虑到细胞是组织的部分，而实际上也是整个植物的部分，我们不应该忽视整个植物各种组成之间的内部关系和相互作用。本书是从组织水平来考虑其组成结构，它的下册，则考虑到这些组织在植物各种器官中的特有排列以及形成它们的分生组织。

全书企图将较近的一些植物的实验解剖学成果与比较解剖学家们的发现结合成为一体。试验工作者们在探索所注意的发育的科学说明时，特别是含天然植物生长物质在不同类型细胞分化的控制上，已得到成功。因此，在某一器官的生长和代谢（包括生长物质的产生）与它的组成组织的分化之间，有清楚而重要的关系。这些组织在结构与功能之间也表现出基本的关系。

与许多学者们所认为的相反，他们认为我们还没有发现关于植物解剖学所有该知道的，实际上恰好反过来。对于在八年前出版的本书第一版，就需要相当大的修改和增订，证明这是迅速进展的科目。此第二版已扩充了正文，增加了图例，并加入了全新一章。然而植物解剖学领域，显然仍需要进一步的工作，这在随后各章中已指出。特别是许多基本问题，例如分化的控制，以及组成作用的神秘中心，仍有待解决。（下略）

E. G. 卡特

于曼彻斯特 1977

目　　录

第二版序言
第一章　引论：植物解剖学和生长的植物…… 1
第二章　分化…… 7
第三章　植物细胞…… 20
第四章　细胞壁…… 45
第五章　薄壁组织和厚角组织…… 64
第六章　厚壁组织…… 72
第七章　表皮层…… 87
第八章　木质部…… 135
第九章　韧皮部…… 160
第十章　传递细胞…… 184
第十一章　分泌细胞和组织…… 202
第十二章　维管形成层和周皮…… 230
附录：课堂试验…… 247
补充读物…… 250
参考文献…… 251
汉英(拉)对照索引…… 287
英(拉)汉对照索引…… 305

需要全本请访问 www.ertongbook.com

第一章　引论：植物解剖学和生长的植物

绝大多数维管植物都具有一些不同的器官，即一般的根、茎、叶和花。每一个器官则又由一些不同的组织所组成。整个生长的植物这种复杂的结构都由单个细胞(受精卵或合子)所发育。当植物的个体发育时，发生了分化上的许多复杂过程(参看第二章)。

植物解剖学的研究

对于植物各个不同部分的内部结构的研究称为植物解剖学，早在300多年前 Grew 和 Malpighi 就开始了这方面的工作[88]。他们的工作细致，对植物材料给予了充分的描述，正如 Carlquist[88] 所指出，甚至于在那时 Grew 就提出植物解剖学应该是整个植物比较的、发育的和季节性的研究相结合。而这种思想在今日仍很少遵循。

遗憾的是一般认为对植物的结构已经相当了解了，已很少需要进一步的研究。在下文中试图来消除这种观点。最近已经指出，对比较少数种植物的解剖学，有一些详细的了解[88]，那就是在这个领域中有必要更大的国际交流和协作[450]。对植物任何深入的研究，都会遇到解剖学方面的问题[693]。这本身就为植物结构的坚实的基础知识提供了恰当的理由。然而，比较植物解剖学除了正统的植物科学范围之外，也已有相当多的应用，例如生药学、法医学和考古学或古人种植物学。一个有趣的例子是，从丹麦冰川期的 Tollund 人和 Grauballe 人的胃含物中，鉴定出大约60种植物[312]。从泥炭沼泽中，经1700年仍保存相当完好的遗体组织中，仍能鉴别出种皮、果皮和甚至于表皮毛的碎片。这种工作清楚地说明需要深入掌握植物解剖学。植物结构的知识，也被用在林德伯格绑票案；其用途的其他例子将在后面的章节中介绍。

对植物各种组织和器官的正确描述，无疑是必要的。为了更深入的了解所观察的结构的机理，常常需要进行试验和解释这些结果。就大部分而言，对解剖学进行试验的探讨，是比较近年来的事，但在应用方面却有很大增加。这里试图强调结构和功能之间的关系，并且将通过光学显微镜与电子显微镜仔细观察所得到的结果，与试验的结果相结合。在适当的地方，将提出应用试验方法研究各种问题的新途径，并指出我们在植物解剖学各方面知识上的贫乏。

植物体的发育

如已所说的，受精卵或合子产生了幼小的植物。合子分裂往往形成一种线状结构。首先，高等植物的合子不相等的分裂，形成了一个较大的细胞，由此产生胚柄和一个较小的细胞，继续分裂，变成胚本体。接着发生细胞的分化，其结果小胚中有些细胞发育和其他细胞不一样。在早期可能就明显地分化出子叶（双子叶植物具有两个，单子叶植物有一个，裸子植物有几个，这些偶有例外）（图1-1a）。后来由于中间细胞的不断液泡化，在胚的两端划分出分生组织区域，其中的细胞可长时期地不断活跃地分裂。这种分生组织区域就是根和茎的**顶端分生组织**，当生长时，这些植物的重要区域，由于它们本身的活动，在它们之间不断分化出其余部分，而逐渐互相隔开（图 1-1b，1-2）。在胚胎发育的早期，可能在合子时期，就已有极性，不久就在幼小的胚中划分出根端和茎端。极性的建立可认为是生理变化的结果。当然，一般说来，这是分化和发育的关键方面，这将在下一章中进一步讨论。

幼胚各端上所建立的根和茎的顶端分生组织是植物的非常重要的区域，它们保留着“长期的胚性”，并且由于它们的活动，产生出根和茎叶的所有组织。这种由一种顶端分生组织的“开放生长”类型是植物特有的，动物中就没有这种型式。分生组织细胞一般常常认为是薄壁的，往往有较丰富的细胞质，只有一些小的液泡和有不断的活跃的细胞分裂。它们常常比周围较广泛液泡化的细

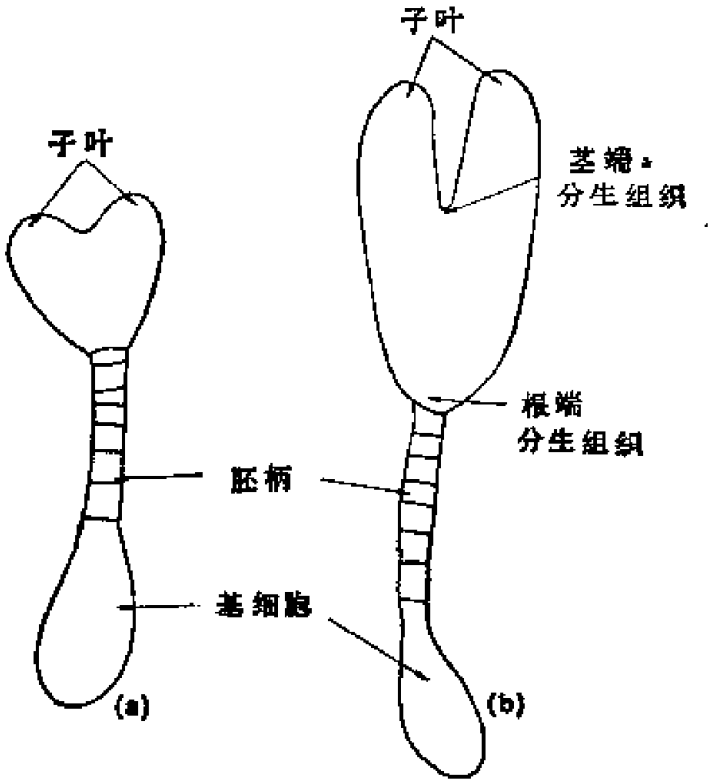


图 1-1 荠菜 (*Capsella*) 发育的胚。(a) 已形成两子叶。(b) 已可区别茎叶和根的顶端分生组织。×150。

胞染色较深。

从这些顶端分生组织的活动所形成的器官和组织，组成了初生植物体(参看 Esau[187])，这就是说由初生组织组成的。这些组织由植物体的单位——细胞组成，而每一组织则是由有限的一些细胞类型组成；有许多组织则只有一种细胞类型。植物中组织的三个主要系统可以称为皮系统、维管系统和基本系统[187]。皮系统包括初生生长时，覆盖在外面的表皮层。维管系统由植物的输导分子——韧皮部和木质部组成，这些在初生生长时，由原形成层发育。基本组织包括那些和皮系统与维管系统不同的组织。基本组织往往具有薄壁的薄壁组织细胞，和可能有较厚壁的强力分子——厚角组织和厚壁组织。这些不同的组织在下面各章将有较详细的描述。

组成植物体的各种器官上的组织排列不同。器官结构将在本书的下册详细讨论[136]。维管分子往往形成一种杆状或圆柱状，周围围着基本组织，有时柱的中央也有基本组织，在周围则为皮组

织。在皮和维管组成之间的基本组织，通常叫做皮层，在维管柱里面的叫做髓。根里一般没有髓。茎的维管组织大多数含有许多分开的束——维管束，但是并不都是如此，它亦可形成一个柱或排列成其他一些形式。叶子内的维管系统往往在基本组织里形成一种束网。叶子里的基本组织叫做叶肉组织，常由薄壁细胞组成。这种细胞含有叶绿体，可进行光合作用。

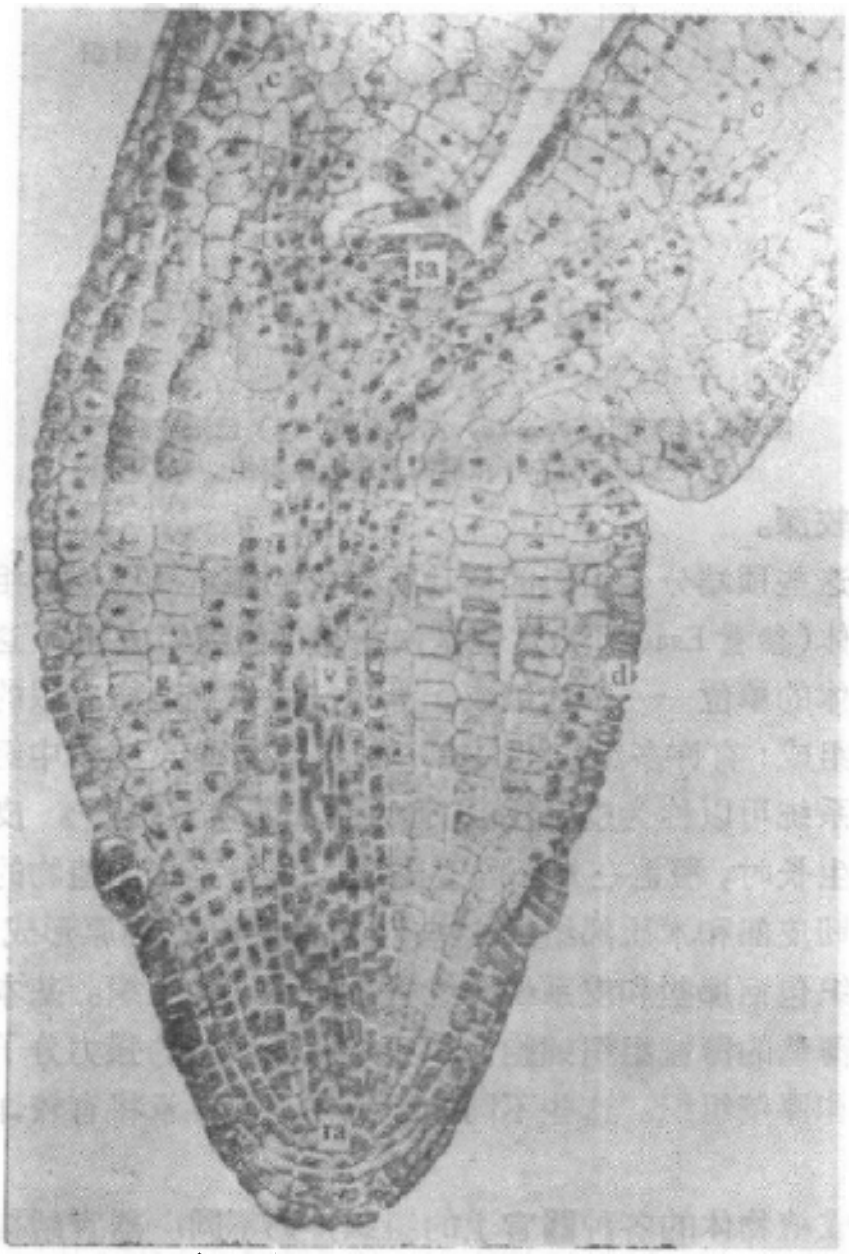


图 1-2　克拉花（*Clarkia rubicunda* 亚种 *rubicunda*）完全发育的胚的纵切面，表示两个子叶（c）和茎端（sa）与根端（ra）之间的体轴，以及早期的皮组织（d），维管组织（v）及基本组织系统（g）。×180。

在大多数双子叶植物和裸子植物以及少数单子叶植物的个体发育中有次生生长。通过特殊分生组织的活动，形成了次生组织，使初生植物体加粗。这些分生组织就是维管形成层，它们产生了次生木质部和次生韧皮部(次生输导组织)与木栓形成层。木栓形成层产生周皮，当次生生长植物体加粗，原来表皮层被撕裂后，就成了外面的覆盖层。维管形成层和木栓形成层有时由于它们的位置，称之为**侧生分生组织**，以和顶端分生组织相区别。顶端分生组织将和它们发生的器官一起，在本书的下册详细讨论[136]。

由顶端分生组织形成了茎叶的侧生器官。这产生了叶原基，即在分生组织丘上发生出叶子。一般在叶腋的芽原基也是由茎端形成，但是有时也可能由已经多少已成熟的组织中脱分化(dedifferentiate) 后形成。

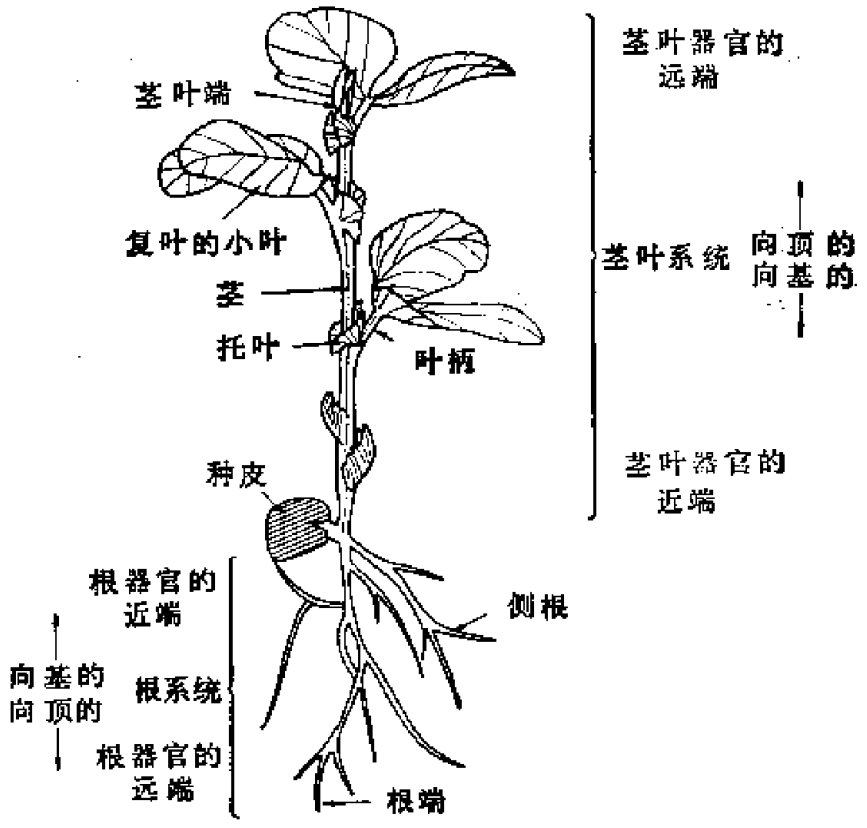


图 1-3 蚕豆 (*Vicia faba*) 的幼小植物，表示各种器官，并说明某些名词的意义。×1/3。

侧根不是在根的顶端形成，而是在离开顶端一些距离的地方

发生。它们往往在维管柱最外面一层的中柱鞘上形成原基而发育产生。

花或花序是由茎的顶端或侧生茎端形成，在这些区域由于某些因素的作用，例如日照长度而发生变化的结果。

专有名词

某些有关细胞分裂面，组织分化的方向和植物体的组成的名词将应用在下面几章。这些名词中的有一些是在图 1-3 中说明的，如下：

近基的——位在靠近或向着一个器官的着生点。

远基的——位在离开着生点。

向基的——从顶端向着基部；例如，分化可能就是向基的。

向顶的——从基部向着顶端。

垂周的——用来描述细胞壁形成和器官表面成直角的。这是垂周壁。

平周的——用来描述细胞壁形成和器官表面平行的。

离质体——植物的无生命组成，包括细胞壁和细胞间隙。

共质体——有生命的组成，或原生质，被质膜包围，由细胞间的胞间联丝通过细胞壁上的管道形成一个连续的系统。在植物体中通过离质体和共质体输导物质。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

第二章 分 化

当一整株植物从单个细胞（受精卵或合子）发育时，必定发生各种分化过程。由于合子的重复分裂，随即开始形成一团相当均匀的分生组织细胞。随着细胞的分化过程，有的细胞分化了，和同一来源的相邻细胞发生了明显的差异。所有这些都包含着复杂的生物化学和生物物理学的过程，这方面我们刚刚开始了解。的确，常常说分化是最复杂而未解决的生物学问题之一。分化的表现是比较容易描述的，但要说明细胞里面的生物化学的变化原因那就非常困难了。必须记住，看不见的生物化学的变化常常是发生在能看得到的形态变化之前；解剖特征可以说是反映了所看得到的形态，而较不明显的生理变化则在先前一些时候就已发生了。

植物的器官和组织的分化并不是杂乱无章的，事实上是依照各种植物很有规律地发生的。植物中机体形成的控制或有顺序的发育都还很少了解，出现了许多迷惑人的困难的问题。以前认为细胞分裂的分裂面，在控制发育器官的位置和形状上是非常重要的，但是最近从辐射小麦幼苗的研究表明，例如叶子，即使种子经过辐射，细胞核已被抑制，但是仍可能发育出它们特具的形状[291,292]。辐射小麦种子，虽然抑制了 DNA 的合成和停止了有丝分裂，但并不能抑制萌发和幼苗的生长。这种幼苗称为“珈玛小植株”，可提供材料说明有些发育可以在没有细胞分裂下发生。不过，有趣的是这种生长仅仅是原来在胚中已存在的原基的展开，并且这似乎在胚胎发育时发生的有丝分裂，可能已经决定了它的形状和器官的极性。这并不否认细胞的增大，在决定器官的形状或器官形状的发育上，可能比迄今所认识到的还有更大的作用。这些同一工作者最近指出，照射幼苗，根内的中柱鞘细胞增大，但是并不分裂，其开始发生的结构形式和发生的位置都象侧根原基一样[244]。

Foard[242] 也认为山茶（*Camellia*）叶中潜在的光合细胞在没有分裂前能分化成石细胞，因此，细胞分裂和分化之间只有间接的关系。

在照射过的小麦幼苗中也发生组织的分化和成熟。这样至少可以在没有有丝分裂的情况下继续进行后期的分化，但是诚如作者们自己所指出的，在照射以前，胚中已有早期的分化[243]。这一工作强调了非常早期的发育和分化对决定和控制以后各时期的重要性。所有分化的细胞都是从先前已经过分裂的细胞发生[666]。然而，胞质分裂和分化之间的确切关系尚须进一步研究。

植物体的有些体细胞常常是多倍体，过去曾认为细胞的这种倍性水平可能控制着分化。不过就一般来说，多倍性只是细胞分化的一种表现，而不是必须的前身或控制因素[493]。对向日葵属（*Helianthus*）的三个种的各种组织的细胞核中 DNA 的相对含量的测定，显示出向日葵属的任何组织都没有多倍体细胞。这样，看来多倍性对于组织或器官的分化不是必要的条件[210]。因此我们必须研究细胞和组织分化的最后主宰，这不能只看染色体，而要研究基因本身或细胞质中的一些因素，同时还得注意有益的启发，就是染色体组本身对外界的控制也是有反应的[279]。

分化的遗传的控制

在现阶段，我们将要考虑分化是否受遗传的控制。当然，在高等植物的结构中，有很多的例子，例如毛或石细胞的特殊类型，这是多种植物的特性。然而最好的证明是来自较简单的有机体——一种有点象伞菌状的单细胞绿藻——伞藻（*Acetabularia*）。这类不同种的伞藻，在基部的假根中，具有一个大的细胞核，伞形各有不同。假如将这种藻切成碎块，只在含有细胞核的部分可以再生出一个完整的细胞，而顶端可形成伞形。假如推迟切割中间部分，在去核以前可从细胞核获得形成伞的能力。无核时，能分化出伞，但是这取决于细胞核释放的物质[302]。如将细胞核从一种移植到另一种，这可看出伞的形状是受遗传的控制。假如分化是受遗传控制，基本问题显然是细胞的群体，它们是由一个细胞（合子）衍生出

来，大概遗传上是相同的，但分化出许多不同的组织。这就说明分化并不受遗传的直接控制。不过，有几种可能性可能被认为可以改变这种观点。首先，事实上所有的细胞在遗传上可能不是完全相同的。例如，分化可能是某些基因的选择丧失的结果；然而，有人认为这可能不是一般的情况[650]，因为从一单个体细胞能够再生出整个植物(参看下面)。或者，染色体组的增加可能发生。假如染色体组完全复制，核的 DNA 值将形成加倍并发生多倍性。我们已经看到，虽然多倍性可能伴随着分化，但并不是先决条件。如果看到 DNA 值的非加倍系列，染色体组可能分化复制，某些基因在一些特殊的细胞中可能增强，即一个基因可以独立于其它基因而加强。这已经知道可在某些动物的卵母细胞中发生。在植物中对于较大量的基因增强尚无报道，不过，有些证据说明，一些植物细胞中的染色体组的分化复制[339,604]。显然从各方面看，基因的强化不能概括说明细胞的分化[288]。核酸杂交试验所得的结果，特别提供了反对这种解释的证据[345]。

如果生物有机体的所有细胞真是遗传上相同，那么它们之间的差异必定是由于细胞质的差别，或者由于特殊基因的选择活化和抑制。支持后一种观点的，可从单细胞或细胞核的全能性证明，这种证据将在下面讨论。

全　能　性

近年已报道，从胚胎或成长植物的各种组织中的一些分离细胞或一团细胞，能够成功地培养成整个植株。现在证明，应用许多植物的各种组织中衍生的细胞和生长在不同条件下，都有可能性。有些例子将扼要地予以讨论。

Steward 和他的同事们[643,646] 设计出了一种培养胡萝卜组织的方法，在无菌条件下，从胡萝卜根的次生韧皮部区域切下小圆片，并将这种小块放在液体培养基里培养。在有椰子乳（椰子营养胚的液体胚乳)时，韧皮部组织开始活跃地生长，它在正常的环境下就不可能这样地生长。当离体的胡萝卜组织培养在具有椰子乳的

液体培养基的特制培养锥形瓶中，并加震荡和旋转，有些单个细胞和细胞的小群会松散在表面。当这些分离的细胞分开培养时，可以看到只有相当小的比例的单个细胞继续发育。不过，有些细胞有若干生长和发育的方式。有些分裂产生线状细胞，这在某些方面很象正常的胡萝卜胚。这些细胞群后来形成小根；如果转移到琼脂固体培养基上，则可在长根的相反方向上形成了茎叶。这些"试管"植物可能生长到成熟；当然，它们会开花，并结出有生活力的种子。

如果不用一小片韧皮部，而用野胡萝卜的胚，则可以引起多育现象，并可分离出游离的细胞，这些细胞如果培养在含有椰子乳的培养基中，就可诱导发育成象胚状的结构——**胚状体**[645]。这样，从一个幼胚的每个细胞，如果提供适当的营养条件，显然能够象一个正常的合子一样发育。Halperin[299] 也已经清楚地表明，培养基的化学组成，对于控制胡萝卜叶柄中来的愈伤组织块上发育出具根的结构或胚状体是重要的。这种胚状体和正常胚胎发生的胚非常相似。

这些实验指出，不仅从胚里来的细胞行为能够象合子，而且完全分化成熟的细胞或它们的衍生细胞也能够象合子。其必须条件似乎是：(1) 将细胞从它的正常环境移开，(2) 给它以适当的化学环境。然而，细胞的物理分离显然是不需要的[300]，因为正要产生胚状体的细胞可能仍然通过胞间连丝与邻近细胞相连在一起[649,685]。在后期，幼小的胚状体是要分开。椰乳也不是必不可少的，的确，胚状体在它们的个体发育的各个时期，对营养的要求可能不同。事实上，在很多组织培养中，培养基的这样顺序变化可能是重要的[666]。Steward[644] 曾指出，因为分化正常地包含一系列的变化，特别是从成长的细胞诱导发育成胚时，在脱分化的反转过程中需要一种特殊的顺序。例如，胚状体形成所需的生长素水平，必须减少以促进胚状体的进一步发育[649]。

胚状体也能够从单倍体细胞——某个发育时期的花粉粒发育形成(参看下册[136]，第六章)，也可从分离的原生质体发育。现在

包括胡萝卜在内至少有6种植物，已经从原生质体形成完整植株[112,260]，还可以从原生质体融合而成的杂交体细胞形成[446]。

因此，完全分化的细胞保持着只有由合子正常显示的那种生长和分化的潜力，但是在植物体内的正常环境下，只有很少的这些潜能显示出来。对它发育能力的限制，必定是由它的环境所左右——就是由它在生物有机体内的位置所决定[643]。这些细胞有时被称为**全能性**，这不是新的概念[685]。然而，这已指出，发育成胚状体并表现出全能性的细胞，常常是薄壁组织细胞，但并不能证明植物的所有细胞都有全能性[271,290,359]。特别是在各种不同植物中，许多诱导胚状体的发育没有成功的[649]，其失败原因仍不清楚。

从动物，显著的如两栖类，细胞核的移植试验结果，证明当分化发生的时候，没有基因的丧失或者染色体组不可逆的改变。无核的没有受精的卵细胞没有进一步发育的能力，但是，假若将一个已分化的细胞，例如皮肤细胞的细胞核移植到这样的卵中，就能够发育成正常的青蛙[288,289]。显然，在这种情况下，其中有核质的合作，而细胞核则接受了细胞质的某些指令或信号[288,639]。标记试验表明，一种可能的因果关系，细胞质诱导了细胞核的活动与蛋白质从细胞质移动到细胞核之间有一种相关关系[289]。现在认为，分化是选择基因活化的结果，而这又依赖于细胞核与细胞质之间，以及细胞和它们密切的环境之间的相互作用。

早在1878年 Vöchting[687] 就强调细胞在生物有机体中位置的重要性，后来 Driesch[167] 将它概括到动物的发育上，述说一个细胞的命运是由于它的位置所决定。现在许多试验结果可以使人信服地证明，一个细胞的正常命运，有时可为改变了的环境因素所改变。这可在许多日常园艺实践上得到说明。例如许多种植物中，除去一片叶子，往往可在叶子的基部组织形成根和芽，而在正常的环境下，永远不会表现出这些潜能的任何迹象。

细胞的分化潜能有不同的方式，它对刺激的反应能力可能长时期地保留而不表现出来。巨型山影掌（*Cereus giganteus*）髓的薄壁细胞在植物生活的100或150年中仍可保持着一种活动的状

态[428]，而且，如果将髓部切割，其细胞就能活跃地分裂，形成一种形成层状的组织，其中产生出木栓[521]。这样，显示出了在正常时并不表现出来的一种分化潜能。有人曾已适当地指出[515]，在植物内必定有一种限制系统正常地在起作用，当细胞在原来地方未受干扰时，只允许它们真正一小部分的分化和发育的潜能表现出来。

极　　性

早期分化的最重要因素之一，就是极性的建立。这是在细胞或器官的一端和另一端之间显示出结构和生理上的差别。例如，正在发育的合子中，极性的建立是非常的重要，而在合子发育时，在某种程度上则可能受环境的控制。近年用电子显微镜研究胚[356]，非常清楚地说明在合子的早期分裂时，已有细胞质的极性分布（图 2-1）。

环境对建立极性的重要性，已用一种褐藻，墨角藻（*Fucus*）的受精卵作了试验研究。这些合子在海水中游离发育，即完全离开了细胞的环境，因此有可能在它们上面加上各种单个环境因素。墨角藻受精卵上最初看到的分化是在细胞壁的一个地方突出假根。在与突出的假根成直角的地方形成了第一个新的细胞壁。因此决定了假根位置的因素也就决定了发育的合子极性的因素。Whitaker[714,715] 及其他一些人已经用墨角藻作了许多试验。例如，如果墨角藻受精卵成群地聚集在一起，即使这些卵是属于不同的种，其形成的假根也都指向这群的中央。这认为是由于形成了代谢产物弥散梯度的缘故。温度和 pH 的梯度，在决定极性上，也起了作用，较酸的一边发育出假根。如果墨角藻的合子在海水中离心，发生细胞质的分层，假根就在离心极上发育[714]。不过，如果合子内可看到的内容物，在假根形成以前，结合先前离心后的分层，再使重新均匀地分布时，这些假根就会胡乱地发生。因此细胞内细胞质的分布显然是重要的。外部的环境因素，在相当大的范围内可以明显地决定极性。

这些效应可由于反馈机制而增强。假如将墨角藻卵放成一系

需要全本请访问 www.ertongbook.com