



[美] E. G. 卡特 著

# 植物解剖学

试验和解说

上册

科学出版社

# 植物解剖学

## 试验和解说

(上册)

[美] E. G. 卡特著

李正理译

科学出版社

153

## 内 容 简 介

本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，然后逐一介绍近年来有关这些方面的试验工作，力图将植物的结构和生长与代谢紧密结合。

上册的编排是先从“植物的分化”开始，接着说明近年来对于植物细胞的各种研究，随后论述了各种组织。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，也可供希望全面地了解实验形态学近年来进展情况的植物学、植物生理学和农、林方面各专科研究工作者参考。

Elizabeth G. Cutter  
PLANT ANATOMY: EXPERIMENT AND  
INTERPRETATION

Part 1 Cells and Tissues  
Edward Arnold (Publishers) Ltd., London

1 9 7 0

## 植 物 解 剖 学

试验和解说

（上册）

[美] E. G. 卡特著

李 正 理 译

\*

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：787×1092 1/32

1973年12月第一次印刷 印张：5 9/16

印数：0001—10,300 字数：125,000

统一书号：13031·165

本社书号：291·13-8

定价：0.60 元

## 序

本书试图说明植物的结构及其生长和代谢过程之间的联系。植物解剖学有时被认为是静态的学科，和比较动态的生理学及生物化学没有关系。不过，植物解剖学家或形态学家肯定不仅仅只是对他所观察的器官和组织给以正确的描述（固然这本身就是很好的任务），而且也试图对于它们如何会变成这种样子给予科学的说明。为此，解剖学家必须探索发现控制各种器官和组织的分化和发育的因素；他必须将植物的结构和它生长时的各种活动过程联系起来。植物的解剖结构最好看作是一种它的遗传全组和生理过程的可见的表现——植物和它的各种组织中已经进行的生长和发育的动态过程的一种半永久性的记录。不幸的是，从这些要求看来，我们解说植物结构的能力还很有限，很多工作仍有待于完成。

过去植物解剖学的研究已对不同的植物的各种器官和组织进行了仔细的观察，接着对所观察的也试图加以解释。这种经典的比较方法，自从最初用原始的显微镜时期，一直到现在的电子显微镜和其他复杂的仪器时代，变化很少，但它对植物的知识作了很多的贡献。较近时期，较大的注意集中到了发育解剖学方面，并且也不只限于成熟材料的观察。根据这些比较的和发育的观察，特别是对于植物各部分的结构和功能之间的关系上，已提出了各种假设。但是直到最近，科学方法的第二部分，即用来检定根据观察所提出的假设的正确性的试验方法，以及最后这些试验的解释，则还只是很少地应用到植物解剖学的研究。

现在开始逐渐流行的这种试验研究是有成果的;并且加强了结构和代谢之间的环节。不过,并不是植物解剖学的所有各方面都已有试验研究。在下述的各章中,我尝试对有花植物的组织,结合其中有关的试验结果,提供一个基本的说明;我也尽可能做到将植物的结构和生长过程联系起来。在稍后将出版的本书的下册,将以同样方式讨论植物中这些组织聚集形成的器官。有关范围较广而正统规划的植物解剖学教课书,可参考其他著作(参看“补充读物”),著名的如 Esau 的和 Foster 的植物解剖学,其中有基本概括和许多基本知识。本书和其他著作的主要区别是特别强调近代试验研究的成果,这是和目前植物结构方面已有的知识的一个整体。本书也指出我们现在知识上的许多缺陷,并提出进一步可能做的新的观察,尽量促进对植物学这一生动而迅速发展的领域的兴趣。当然,这将清楚,不仅这类工作有许多进一步研究的余地,而且有些经典的植物解剖学的基本教条,还将经受分析和近代试验技术的重新详细的考查。(下略)

E. G. 卡特

# 目 录

|                    |     |
|--------------------|-----|
| 序.....             | i   |
| 第一章 引论：生长的植物.....  | 1   |
| 第二章 分化.....        | 7   |
| 第三章 植物细胞.....      | 19  |
| 第四章 细胞壁.....       | 41  |
| 第五章 薄壁组织和厚角组织..... | 55  |
| 第六章 厚壁组织.....      | 62  |
| 第七章 表皮层.....       | 74  |
| 第八章 木质部.....       | 97  |
| 第九章 韧皮部.....       | 114 |
| 第十章 分泌细胞和组织.....   | 132 |
| 第十一章 维管形成层和周皮..... | 146 |
| 附录：课堂试验.....       | 155 |
| 补充读物.....          | 158 |
| 参考文献.....          | 159 |

## 第一章 引论：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）。

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（双子叶植物具有二个，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叶的**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叶端。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叶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。

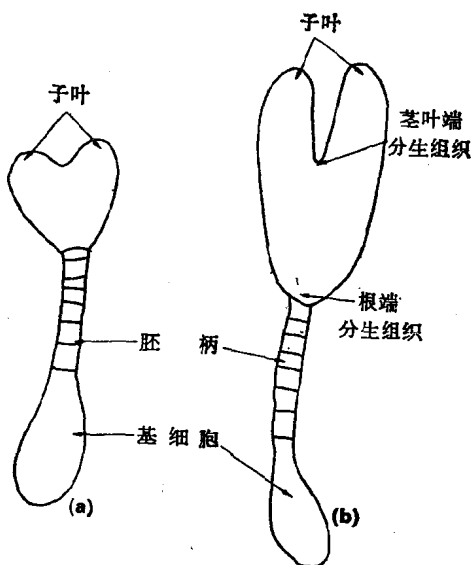


图 1-1 荠菜(*Capsella*)发育的胚。(a)已形成二子叶。  
(b)已可区别茎叶和根的顶端分生组织。×150。

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<sup>[91]</sup>),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<sup>[91]</sup>。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

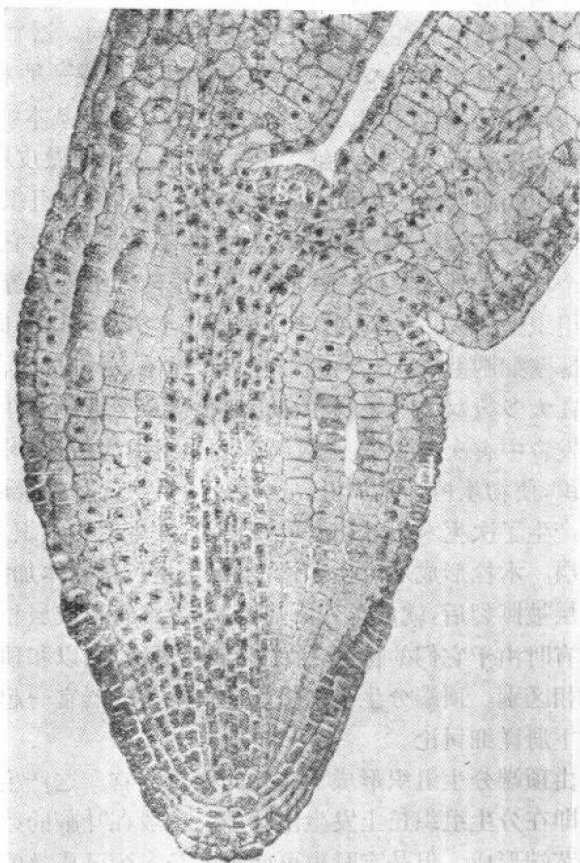


图 1-2 克拉花 (*Clarkia rubicunda* 亚种 *rubicunda*) 完全发育的胚的纵切面, 表示两个子叶(c)和茎叶端(sa)与根端(ra)之间的体轴, 以及早期的皮组织(d), 维管组织(v)及基本组织系统(g)。× 180。

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<sup>[71]</sup>。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,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。

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。木栓形成层产生木栓,当次生长植物体加粗,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,称之为侧生形成层,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。

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反分化(dedifferentiate)后形成。

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。

为了更深入地了解结构所常需要进行的试验和解释这些结果的原因，无疑的不可缺少地要对植物的各种组织和器官作一番正确的描述。虽然自从 Nehemiah Grew<sup>[125]</sup> 和其他十七世纪的植物学家们（那时起他们也已用了许多现代的改进方法）已进行了植物结构的描述，但是解剖学中用试验的方法来研究，绝大部分是比较近年的事。这里试图将所能收集到的光学显微镜和电子显微镜下仔细观察到的试验结果加以综合，并提出了应用试验方法对各种问题进行适当的新研究。

## 专门名词

某些有关细胞分裂面和组织分化方面的名词将用在下面

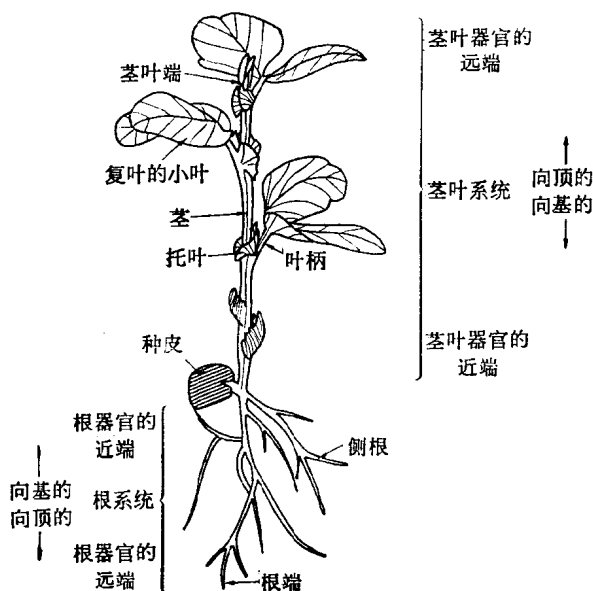


图 1-3 蚕豆 (*Vicia faba*) 的幼少植物, 表示各种器官, 并说明某些名词的意义。× 1/3。

几章。这些名词(其中有的在图 1-3 中说明了)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。

## 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,和同一起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,常常说分化是一个最复杂而未解决的生物学问题。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<sup>[127,128]</sup>。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<sup>[113]</sup>。

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<sup>[112]</sup>。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。

植物的许多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<sup>[199]</sup>。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，同时还得注意最近的有益启发，就是染色体组本身对外界的控制也是有反应的<sup>[126]</sup>。

### 发育的交错途径

从植物和动物的许多试验中，我们知道细胞具有许多不同分化方式的能力，这样在有机体内一个细胞的正常命运可以被改变。动物学家们已经发展出来的某些概念，看起来在植物的细胞分化上也是有用的。我们可以说，为了对可能影响它的分化的刺激产生反应，一个细胞（或器官）对反应必须具有某种反应能力。这可能沿着若干不同的发育途径；有些机制或刺激选择这些途径中的一个参加工作，并决定了细胞的命运。反应能力可能是完成信息的合成作用，随后依靠细胞质中的调节机制，对诱导的刺激发生反应<sup>[137]</sup>。动物学家

们已发现了若干**启发物**，这些物质在有反应能力的细胞中将激发某一类型的分化。有的这种物质可能也存在于植物，但是更有可能是几种在分化上重要的物质之间的平衡。例如，生长素和糖的浓度之间的平衡，在控制产生木质部或韧皮部组织的分化上是重要的(参看第八章)。

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。仙影拳 (*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<sup>[170]</sup>，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<sup>[201]</sup>。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<sup>[252]</sup>，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棉花胚<sup>[148]</sup>，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

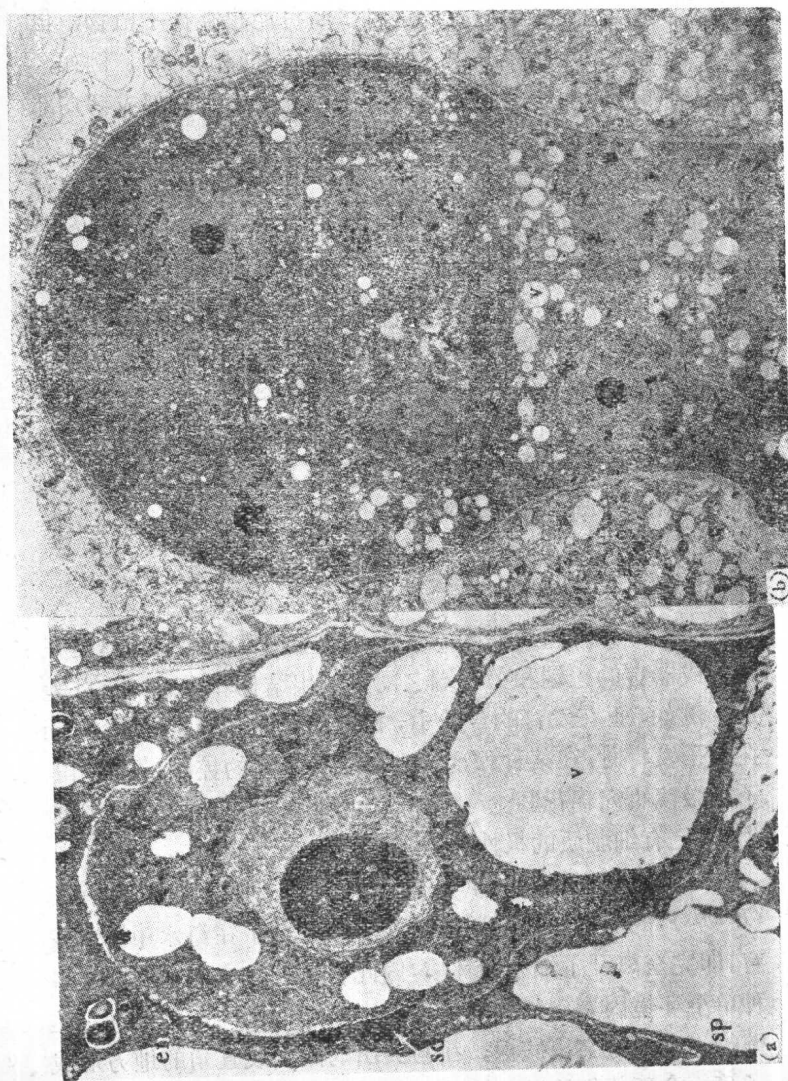


图 2-1 胚的发育时期, 表示细胞质的极性现象。(a) 荠菜(*Capsella bursa-pastoris*) 受精后不久的合子。细胞已极化, 一端具有大液泡(v), 另一端细胞质浓厚。en, 胚乳; p, 核内囊状结构——卵核和精核融合的暂时结果; sd, 退化的助细胞部分; sp, 持久的助细胞。× 4000。(b) 受精后第五天的棉花(*Gossypium hirsutum*) 胚。顶上的细胞(顶部)比基部的细胞, 细胞质较浓厚和较少液泡化, v, 液泡。× 2250。

了发育的合子极性的因素。Whitaker<sup>[277, 278]</sup>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<sup>[277]</sup>。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。高等植物中, 外部因素的影响看起来比较小, 这由于那些有极性的细胞组织可能不是直接和环境接触。不过, 植物的内环境因素显然是重要的, 但是极性的基础可能是在许多结构特征, 如细胞质外层的蛋白质排列等上面<sup>[40]</sup>。

最近已提出设想, 极性真正是细胞分裂的一种自然而然的结果<sup>[38]</sup>。据认为一新形成的细胞是由于核纺锤体引起了细胞质一端扰动的结果, 它两端上的代谢条件, 从一开始就不一样。因此, 细胞分裂的结果, 建立起了代谢梯度, 而这可能是极性的基础。不过, 在有些场合, 细胞的极化, 似乎发生在细胞分裂的前头。这已提出“细胞的分化可能是单个亲本细胞内特殊的生化系统分离的结果, 而这种分离到了最后, 在二个姊妹细胞之间形成了细胞壁”<sup>[58]</sup>。要区别极性的建立和它的