

高等学校试用教材

植物解剖学

李正理 张新英 编著

高等教育出版社

内 容 简 介

本书为普通植物解剖学,描述种子植物的细胞、组织和器官的一般结构和发生。全书共分 17 章,包括引论、植物细胞、植物细胞壁、薄壁组织和厚角组织、厚壁组织、传递细胞、表皮层和周皮、维管形成层、木质部、韧皮部、分泌结构、根、茎、叶、花、果实和种子。书中附有各种线图 300 余幅,并把其中有些采自国内外的照片亦仿绘成线图,以便阅读。

此书可作为各类大专院校开设植物解剖学课程的教材,也可供有关科研人员参考。

高等学校试用教材

植物解剖学

李正理 张新英 编著

*

高等教育出版社出版

新华书店北京发行所发行

北京印刷三厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 20.75 字数 470,000

1983 年 12 月第 1 版 1984 年 8 月第 1 次印刷

印数 00,001—11,250

书号 13010·0960 定价 2.75 元

前 言

本书是一本普通植物解剖学,主要描述种子植物的一般结构和发生,并介绍一些有关这方面的进展。为了更好地说明各种组织和器官的基本结构,每章相应地插入了各种线图。

本书主要分成细胞、组织和器官三部分。因为细胞是组成植物体的基本单位,由细胞组成组织,再由组织形成器官,所以将有关植物细胞形态和构造的描述,归为一章(第二章)篇幅显得较大,其余各章,也根据实际内容,有多有少,不一定强求一致。本书第九章以后,基本上按照伊稍(Esau)《种子植物解剖学》(第二版,1977年)作为蓝本而编写的。不过,书中用以说明的线图,很多是根据实物描绘或仿绘自其他作者的照片或线图。植物的构造往往具有不同程度的变异,所以读者观察实际材料,参考这些绘图时,难免有些差异。这种差异现象,原因非常复杂,也是研究植物解剖学时,一个需要注意的问题。至于植物超微结构的描绘,目前我国对这方面的研究还不很多,而这部分又是植物解剖学近年进展最为迅速的部分,因此本书尽量采用国外资料,仿原作照片绘成线图,以便于参考。

本书文字叙述,很多是参考国内外的有关书籍,新加入的原始研究材料,所占比例不大(传递细胞一章除外)。因此,每章末不再列参考文献,读者可从第一章末所列主要参考书籍中得到线索。

由于我们的业务水平所限,本书中一定有各种各样的错误和不妥之处,希望读者随时提出批评指正,以便作进一步修订。

编 者

1983年8月于北京大学生物系

目 录

第一章 引论1	第八章 维管形成层114
一、植物体的分化.....1	一、结构.....114
二、植物体的内部组成.....2	二、发育过程.....122
三、由胚胎到成长的植物.....3	第九章 木质部126
四、分生组织和初生生长及次生生长.....3	一、初生木质部.....126
五、植物体机体形成的表现——极性、 梯度现象和相关现象.....4	二、次生木质部.....129
六、植物体结构的研究方法——立体 的形象、平面的说明.....6	三、各种木材的结构.....133
主要参考书.....6	第十章 韧皮部141
第二章 植物细胞7	一、细胞类型.....141
一、植物细胞的形态.....7	二、初生韧皮部.....148
二、植物细胞的组成.....12	三、次生韧皮部.....149
三、后含物.....26	第十一章 分泌结构152
第三章 植物细胞壁34	一、外部的分泌结构.....152
一、细胞壁的微观结构.....34	二、内部的分泌结构.....161
二、细胞壁的化学组成.....41	第十二章 根166
三、细胞壁的超微结构.....43	一、根的类型.....166
四、细胞壁的形成和生长.....45	二、初生结构.....171
五、胞间连丝和胞间隙.....51	三、发育.....182
第四章 薄壁组织和厚角组织53	四、次生生长.....193
一、薄壁组织.....53	五、不定根.....197
二、厚角组织.....59	六、根的异常生长.....201
第五章 厚壁组织65	七、转变区.....202
一、石细胞.....65	第十三章 茎206
二、纤维.....69	一、初生结构.....206
第六章 传递细胞76	二、茎的发育和初生生长.....220
一、部位和形式.....77	三、次生长和构造类型.....230
二、发育.....93	第十四章 叶246
三、功能.....95	一、结构和发育.....246
四、控制分化的因素.....96	二、结构上的变异.....261
五、系统演化和分类应用.....97	第十五章 花280
第七章 表皮层和周皮99	一、结构.....281
一、表皮层.....99	二、发育.....293
二、周皮.....108	第十六章 果实296
	一、果实的分类.....296
	二、果实的类型.....299

三、果实的生长.....	312	一、一般形态结构.....	316
四、果实的脱落.....	314	二、种皮.....	317
第十七章 种子.....	315	三、营养贮藏组织.....	324

第一章 引 论

植物解剖学是阐述植物细胞、组织和器官的显微结构和超微结构及其发育规律的科学。不过,本书将只论述现存的种子植物,其中特别着重在被子植物,但对裸子植物营养体的一些特征也加以讨论。后面三章将简单地说明一些被子植物的花、果实和种子的形态构造。

种子植物具有较高度发展的植物体,它在结构和功能上的分化都非常显著,这些分化反映在植物体上的就是:内部发生了各种细胞、组织和组织系统;外面则表现出各种各样的器官形态。植物体上普遍可以看到根、茎和叶三种营养器官,而花序和花,一般多认为是几种器官的聚合,其中有的具有生殖作用,如雄蕊和雌蕊群,其余的则是不育的部分,如苞片、萼片和花瓣。

在内部结构方面,植物体内的细胞和组织都有各种不同的区别特征,并且在这些不同特征的基础上,我们可以将细胞和组织分成各种类型。一般可以将植物体的组成分别加以叙述,然后再将相互有关系的部分进行一些分析,这样,就有可能将植物体的各部分的结构和功能上的分化,合理地贯穿在一起,其中特别注意植物体内各种结构上的相互联系。

植物体内的各种结构和它们的分化,如果从个体发育的观点来研究,这就是根据植物体个体发育的程序,说明胚胎中原来比较不分化的植物体,如何逐步地现出了成长植物复杂的组织和器官。另一方面,从比较观察中,可以理解在种子植物的演化过程中,由较不分化的到更为分化的,从较不特化的到更为特化的各种变化。因此当我们讨论种子植物的个体发育时,会自然而然地连带想到根、茎、叶和花在系统演化上的各种相互关系。但是,这里将只着重讨论种子植物的个体的结构变化,也就是说从没有什么特化的分生组织,怎样衍生出各种不同的细胞和组织,以及说明它们的结构是什么样子。

一、植物体的分化

高等植物从卵受精后,在生长发育成为成长植物体的整个过程中,必定发生各种分化。

受精卵(形态学上称为合子)经过一系列的细胞分裂,组成了胚胎。胚胎的早期(有人称之为原胚),由于极性建立,活跃的细胞分裂,逐渐趋向两极,出现了根极和茎极,并在这两极上各形成分生组织(也有人将受精卵刚开始分裂成一团细胞时,就称这团细胞为“分生组织”),这就是平常所说的根端分生组织和茎端分生组织。植物胚胎的这样分化发育,和动物的胚胎很不一样。动物胚胎一开始发育就已组成了一个框架,胚胎以后的发育只是这个框架的增大和充实而已,但是植物则随着胚胎的成熟,一部分细胞仍旧保持原来的分生能力(分生组织),而另一部分细胞分化了,形成成熟胚的各个部分。

植物体的分化过程,包含有复杂的生物化学和生物物理学变化,对于这些变化所产生的现象,过去不仅有很多描述,并已成为实验形态学的主要部分,但是对于细胞或组织内的各种生物

化学的变化原因,现在还知道得很少。总之,这些看不到的生理和生化的变化,一般是发生在能看得到的形态变化之前,因此,各种解剖特征可以说也只是反映了后来所看到的形态。另外,植物的细胞和组织的分化,是按一定的规律发生的,目前对于这种规律性的了解也很少。

植物细胞具有许多不同分化方式的能力。这样,在植株内,一个细胞的正常命运,以后可以被改变。同时细胞的分化潜能有不同的表现方式,不过,它对刺激的反应能力可能长时期地保留而不表现出来。例如烟草(*Nicotiana tabacum*)的髓细胞,在正常情况下,看到的只是一些薄壁组织细胞,但是如果把它们分离出来,进行适当的人工培养,则能从一个薄壁细胞,分裂分化成一株完整的烟草。

二、植物体的内部组成

植物体基本上都是由形态上可以辨认的单位,即所谓“细胞”组成的。每个植物细胞的外面有细胞壁,许多细胞之间可由胞间物质互相粘结在一起。这些互相连结的一团细胞,其中某些细胞与另一些细胞在结构上和功能上都可以不同。这样一群群的细胞就称为“组织”。组织在结构上由于组成的细胞不同和相互依赖的方式不同而有很多变化。有些组织的形态结构比较简单,只由一类细胞组成,例如薄壁组织;也有较复杂的,可由许多形状和作用都不一样的多种细胞组成,例如维管组织。

大体上说,植物体内的各种组织和器官都有一定的结构和形式,而且和它们的作用有紧密的关系。例如维管组织是输导养料和水分的组织,它在植物体内形成了一种连结的系统,连续地贯穿着整个植物体中所有的器官。植物体内不属于维管组织的其它各种组织也是连续的,并且和维管系统组成了各种特殊的关系。我们为了强调组织的组成是一个整体,所以一般就常用“组织系统”这一名词表示各种组织,因此维管组织也叫做维管组织系统。

因为细胞与组织之间常有许多中间过渡的形式,所以要把它们清楚的分门别类相当困难,而且到现在也还没有一种合适的组织分类方法。然而为了要系统地描述植物的结构,又必须建立起各种分类的标准。不过,如果广泛地将组织加以比较研究,是可以看出它们之间的差异,和中间的一些渐变特征的。

按照 Sachs(1875)的意见。认为植物体中的主要组织,可以根据这些组织在植物体内的“部位的连续性”,归纳成为皮系统、维管组织系统和基本组织系统三种组织系统。

皮系统——包括表皮层和周皮。表皮层成为覆盖植物体的初生保护层;周皮是代替表皮层的一种次生的保护组织。

维管组织系统——主要包括两类输导组织,即输导养料的韧皮部和输导水分的木质部。

基本组织系统——植物体的基本组织,可表现出不同程度的特化,并形成各种组织。主要的基本组织有各种各样的薄壁组织、厚角组织和厚壁组织。现知还可包括一些其他特化的组织,如分泌组织。

植物体内的各种组织,依照植物的不同类群和不同的部位,分布成各种特殊的形式。但是这些形式,基本上有一个共同的规律,就是:各种基本组织包围着维管组织,而皮组织则形成了外面

的覆盖部分。因此研究植物体内结构上的主要变化,可以说就是看维管组织和基本组织的相对分布。例如普通的双子叶植物茎内,维管组织形成一个空柱状(中柱)结构,中央包裹着一些基本组织(髓),而外面又为一些基本组织(皮层)所包围。最外面则是覆盖的皮系统。在叶子中,维管组织形成一种网状系统,包埋在叶肉的基本组织内。而在根中,维管柱可能并不包裹着髓,但是外面则仍具有皮层。

三、由胚胎到成长的植物

植物的细胞和组织都由卵受精以后的合子(有时就只是卵本身),经过胚胎的各个时期所分化衍生。不过,植物在胚胎发育成为成长的植物以后,某些部分并没有完全丧失胚性的状态。因此,植物多具有一种特殊的、无限生长的能力。许多地方可以长期地保留着胚性的组织——这种组织就是前面已提到的“分生组织”。当其他部分达到成熟时,这些分生组织常常可以不断地产生新的细胞。位在根端和茎端的分生组织,特别称为顶端分生组织,由此可以衍生分化出根和茎的新的部分。

种子萌发以后,茎干的顶端分生组织有规律地形成了叶子,并分化出节与节间。同时,叶腋的芽的顶端分生组织可以产生出腋生枝。植物体中由于这些顶端分生组织不断活动的结果,在主茎上就形成了分枝系统。

根中的顶端分生组织是在下胚轴的基部或胚根的端部,种子萌发后由此形成了主根(或初生根)。许多植物的主根上,由内起源(内生源)的方式,在离顶端分生组织一定距离处产生出支根(侧根)。支根上再发生小支根,如此形成了分支很多的根系。

但是有些植物,特别是单子叶植物,植物体成长以后的根系,主要由茎上以后产生的不定根所组成,而初生根数目很少,但有的可以深扎地下,例如小麦的种子根(初生根)。

上面所说的生长轮廓,就是一般种子植物的营养生长阶段。植物体生长到某些时候,可由于内在的生长节奏性,和环境条件(特别是光和温度)的影响,使茎干的营养顶端分生组织转变成成为生殖的顶端分生组织。这在被子植物中,就是从营养茎端转变到形成花的花端分生组织,由此产生花和花序。如此,在植物的整个生活周期中,平常可看到营养时期以后,接着就是生殖时期。

四、分生组织和初生生长及次生生长

植物经过顶端分生组织细胞的不断分裂,形成了新的细胞、组织和器官。分生组织的某些细胞在重复分裂时,有些细胞变成了新的体细胞,而另有一些细胞则仍保留着分生的能力。换言之,分生组织中的某些细胞,一般具有双重的作用:它们可以继续不断地永远生活下去,同时又可不断地形成新的体细胞。这些最初自我永生的细胞,特称为原始细胞。

由此经过分裂,产生出许多衍生细胞。不过原始细胞与衍生细胞生来并没有什么不同,而且原始细胞后来多不断地为衍生细胞所替代。

普遍认为分生组织中的某些细胞所以称为原始细胞,主要是由于活动上的特殊位置。高等维管植物的根和茎干的顶端分生组织中都含有一群群的原始细胞。

原始细胞和它们刚衍生的细胞组成了顶端分生组织，这些衍生细胞往往在细胞的分化成熟之前，再分裂一次或几次。后来，在靠近根或茎干的顶端表现出细胞和组织的特殊分化类型。顶端衍生细胞继续分化，结果就形成了各种可以分辨的组织。因此，如果从细胞的分裂上来看生长，那就不只限于根或茎干的最顶端部分，细胞的分裂可以一直延续到顶端分生组织的区域以外。事实上，离开顶端某些距离的细胞分裂是远比顶端的。平常在茎干的顶端上，开始发生新叶(叶原基)的地方，就比最顶端的地方有更多的分生组织活动。而且在茎伸长的时候，细胞分裂常常一直延续到顶端分生组织下面的几个节间。

在分生组织的活动过程中，除了细胞分裂以外，还有细胞的增大。一般从幼小组织(分生组织)的成熟变老，经常出现细胞的增大。以后根和茎干某些区域的加大，主要也是由于细胞的增大，在细胞停止分裂以后，仍常常接着就有细胞的增大，植物体中逐渐地分化出茎干或根中的某些特殊的细胞。

顶端分生组织是逐渐地转变成成熟的组织的。在这种分化成熟过程中，有连续的细胞分裂、细胞增大和细胞分化的各种中间过渡现象，因此我们不能将分生组织这一名词，认为只指茎或根的顶端部分。植物体中，有些组织和器官的将来命运已部分地决定了以后，但是其中仍有细胞的分裂和细胞的增大时，这些部分仍旧应该认为是分生组织。

从幼苗发育成为成长的植物，是由于顶端分生组织的活动与衍生细胞的生长和分化的结果。顶端分生组织直接衍生的细胞的发育成熟过程，一般称为初生生长。完整植物体的根、茎、叶、花、果实和种子中的皮系统(表皮层)，基本组织系统和维管系统，都是由初生生长产生的，称为初生组织系统。小的一年生双子叶植物和大多数单子叶植物，整个生命的活动过程中，都只有初生生长。

不过，大多数双子叶植物和裸子植物，可以产生一种特殊的分生组织——维管形成层。由于这种维管形成层细胞活动的结果，表现出次生阶段的生长，称为次生生长。由维管形成层产生的组织为次生组织。它们增加了植物体中维管组织的数量，使茎和根加粗。后来替代表皮层的周皮，也是次生生长的一部分。它是由于木栓形成层活动的结果。维管形成层和木栓形成层因为都在茎和根的周围侧面，所以又称为侧生分生组织。

五、植物体机体形成的表现——极性、 梯度现象和相关现象

植物体中细胞的不断分裂和分化的结果，在某些部分就表现出某种结构形式。近代的形态学，很大一部分就是在讨论植物体内这种复杂的，但有规则的结构形式，并且探讨它们发生的各种原因。这就是平常所说“形态发生学”的研究领域。也可以说，这是目前整个植物形态解剖学研究的总的发展趋势。这些研究工作大致有下列一些方面：

1. 细胞、组织、器官或整体的发育研究；
2. 不正常的生长发育的观察；
3. 细胞、组织或较大部分的离体培养；

4. 植物体对于理化刺激或手术处理后的反应;

5. 遗传因素对于植物体发育的影响。

由这些研究结果, 得出了一个共同的结论, 就是, 植物是一个有机的整体, 遵循着一定的程序发育, 因而发展出个别的结构。

极性:

植物的机体形成中最突出的表现, 就是极性。极性一般认为是生命活动在空间上的特殊序列现象。极性在卵受精以后就已存在, 而在胚胎刚开始发育就可看到, 并且不断地支配着植物体的分化。极性现象很容易用实验形态的方法证明。近年在高等植物体的单细胞的培养试验方面, 已充分说明了细胞群体形成不久即可表现出显著的极性现象。

正常幼苗的维管结构也可以很好地用极性来分析。当胚胎发育, 组成将来的植物体时, 就有部分分化的分生组织形成了原表皮层, 原形成层和基本分生组织。幼苗中的这种组成作用, 在初生根增大和下胚轴伸长以后, 显得更加清楚。当然, 整个植物体很早就已表现出向两极的分化(即向上、下两头分化)。

另外, 有些细胞和组织开始特化时, 先分裂形成两个不相等的细胞, 一个细胞与周围的细胞形状和大小一样, 而另一个则形状往往较小, 细胞原生质特别浓厚, 明显地表现出这两个细胞的不相等性。例如以后将形成根毛的生毛细胞和产生气孔的气孔母细胞, 以及其他一些生毛细胞, 特别在进行分化时, 常常可从薄壁组织细胞中形成不相等的细胞分化, 有的细胞转变成具有很大分生能力的胚性细胞, 一些胚性细胞在某种条件下进一步表现出向两极的分化, 从而形成了根端和茎端, 建立起新的植株。

梯度现象:

植物有机体形成中的另一种现象为梯度现象。幼苗的根系统和茎干系统连接的地方, 在不同的水平, 结构上有不同的变化。这个改变的区域, 通常称为过渡区。

过渡区中组织形式的特征, 在连续的不同水平上是逐渐改变的。因此可以认为从根极到茎极是梯度影响而形成的特殊发育。实验形态学的研究, 已充分证明了植物体的许多其他形式的分化上的梯度影响。甚至于在单个细胞中都可看到这种梯度现象, 由此影响到分化。

相关现象

植物体发育和分化的另一个重要方面, 就是体内的每个细胞的发育, 在很大程度上也由它在总体内的位置所决定的。也就是说每一个细胞在发育的时候, 不断地受到所在地方的其它细胞的约束。这种约束力可以不同程度地受环境所影响或受人工处理而发生变化。最明显的例子, 就是近年所提出的“位置效应”的影响。例如表皮层上着生一个表皮毛, 其周围要有一定距离, 才能再生长表皮毛。

气孔和根毛也是如此, 很少看到几个气孔聚生在一起, 一般都成间隔地分布。影响这种“位置”的原因, 目前已提出不少的解释, 有的认为是已形成的器官(如气孔)吸收了周围的营养, 使周围细胞没有足够的物质作进一步分化; 有的则假设已建成的某一器官可放散出某种抑制物质(如生长抑制剂)抑制周围细胞的分化等等。

六、植物体结构的研究方法——立体的形象、平面的说明

研究植物体内部的详细结构时，最基本的方法是将植物材料制成可以在显微镜下观察的切片。这样，所看到的虽只是植物体某一部分的平面形象，但是可以应用连续切片的方法，综合了同一器官中的几个不同切面的这些形象，从而了解到某一组织或器官的立体结构。一般的切面方向有横切面、径向纵切面(简称径切面)和弦向纵切面(简称弦切面)三种(图 1-1)。

另外，也可将植物体的某一部分用透明或离析的办法进行研究。还可以应用分段切片的方法，综合出某些器官(如生长锥和叶原基)在发展过程中的各种组织分化。

植物的生长是一个连续不断的发展过程，应用这些制片法来研究植物体的内部结构时，都只能得到某一特定时期的结构状态。因此，在研究植物体的各种组织和器官时，还必须根据这些割裂的、静止的形象，有系统地建立起一个立体的和动态的概念。

植物解剖学中除了上述的一些基本方法以外，还有很多为了观察某些特殊的结构而发展出来的许多特殊的制片方法，其中有些方法在有关《植物制片学》的书书中都有介绍。

当然，五十年代发展起来的透射电子显微镜与扫描电子显微镜的应用，更扩大了植物解剖学的领域，这些方法一般都有专门书籍介绍。

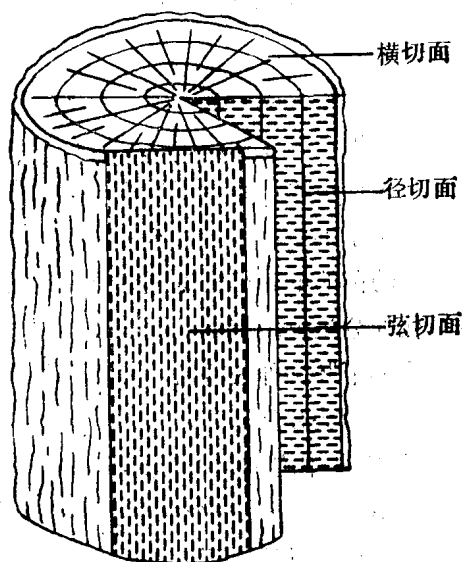


图 1-1 一段树干图解，表示三种切面

主要参考书

1. 李正理, 1978: 植物制片技术。科学出版社, 北京。
2. 李正理, 1979: 棉花形态学。科学出版社, 北京。
3. 李扬汉, 1979: 禾本科作物的形态与解剖。科学技术出版社, 上海。
4. Cutter, E. G., 1969: Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part. I. Cells and Tissues. Edward Arnold, London. (李正理译, 1973: 植物解剖学, 上册。科学出版社, 北京)
5. Cutter, E. G., 1971: Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part. II. Organs. Edward Arnold, London.
(李正理译, 1976: 植物解剖学, 下册。科学出版社, 北京)
6. Esau, K., 1965: Plant Anatomy. (2nd. ed.) John Wiley and Sons, New York. [第一版中译本(1963): 李正理等, 植物解剖学。科学出版社, 北京]
7. Esau, K., 1977: Anatomy of Seed Plants. (2nd. ed.) John Wiley and Sons, New York.
[第二版中译本(1982): 李正理译, 种子植物解剖学。科学出版社, 北京]
8. Fahne, A., 1974: Plant Anatomy. (2nd. ed.) Pergamon Press, Oxford, England.

第二章 植物细胞

植物象动物一样是由细胞组成的。细胞是植物体组成的单位。有些低等植物只有一个细胞,而种子植物则由许多细胞组成。不过,多细胞的植物体发生时,也是由一个细胞(受精卵或单个生殖细胞或体细胞)开始,后来经过细胞的不断分裂和分化,才形成了各种各样的结构。

对于植物细胞的认识,可以追溯到 17 世纪,对于它的了解是与显微镜的发展紧密联系在一起。先是随着光学显微镜的改进而发展,而到了本世纪 50 年代以后,则由于电子显微镜(透射电子显微镜和扫描电子显微镜)的应用,迅速扩大了观察的领域。更因为所依赖的其他学科,如物理学、化学和生物化学等的发展,极大地促进了细胞学的研究。

细胞这一名词是 1665 年 Robert Hooke 用显微镜,在一块软木塞的薄片上,看到蜂窝状的结构时提出的,他把蜂窝状的小室称为细胞。其后经过许多人相继研究,到 19 世纪前期由 Schleiden(1838)和 Schwann(1839)差不多同时提出了细胞学说,从理论上概括出:一切生物有机体都是由细胞组成,细胞是生物有机体构造的基本单位。恩格斯给予细胞的发现以高度的评价,指出细胞是差不多一切生物发展的基本形态,细胞是一种单位,整个植物体和动物体都是从这一单位的繁殖和分化而发展起来的。

一、植物细胞的形态

1. 细胞的形状

生物有机体形态的一种最简单的表现,就是个体细胞的形状。这些细胞形状的决定,显然是受到很多因素的影响:例如细胞分裂面、细胞的大小、细胞的极性、细胞壁的细微结构、遗传上的组成以及其他一些因素。

通常认为细胞的自然形状应该是一种近乎圆球状的结构,因为这样,在与体积比上来说,其表面积最小。但是,许多细胞都是组织中的分子,互相紧密地排列在一起。如此,势必改变了那种基本上是圆球状的样子,而形成一种多面体。每面都成为比较平直的与其他相邻的细胞紧靠在一起。

这样一个细胞究竟该是几个面的多面体? 19 世纪以来,就已有许多的研究。最初大家都相信,这些细胞是成为一个十二面的多面体。好象许多圆的铅弹放在一起压挤后的样子。但是到了 19 世纪后期,有人反复用数学的方法推导,求出了细胞的多面体应该有十四面,特别称之为“14 面体”。其中包括 8 个 6 角面和 6 个 4 角面(图 2-1, A, B),并认为植物的髓细胞(薄壁组织细胞)与这种理论上推算出来的图形比较相近。

后来经过很多人的重复观察,肯定了许多植物的薄壁组织细胞,平均起来,是近似一种 14 面体。不过,事实上植物体中很难看到这种理论上的细胞(8 个 6 角面和 6 个 4 角面)。但如石刁

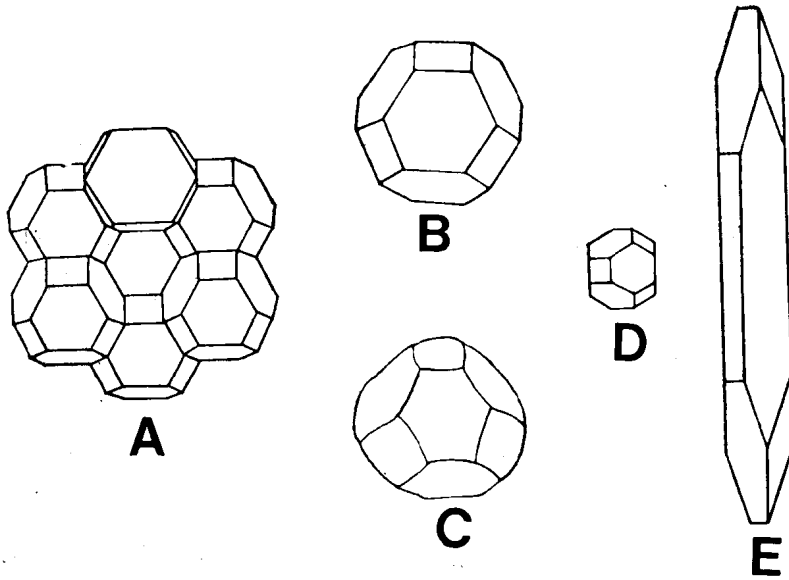


图 2-1 种子植物体细胞的典型形状图解。A. 一团 14 面体细胞；B. 一单个 14 面体细胞；C. 一个石刁柏的薄壁细胞；D. 等径的 14-面体细胞；E. D 图细胞伸长后的样子 (仿Boureaux, 1954, 改绘)

柏 (*Asparagus officinalis*) 的髓细胞, 经过离析后, 可以看到近似 14 面的细胞轮廓 (图 2-1, C)。

到本世纪五十年代, 还有很多人继续在此理论的细胞形状上进行研究, 并一再肯定了以前的结论。但是同时也看到, 细胞的形状是由许多因素所影响。所以, 除了数学的推导说明以外, 还必须考虑到其他的很多因素, 例如压力、表面张力、细胞的大小、细胞分裂的方向、不相等的生长、以及遗传的因素等等。

近年更从分生组织的细胞形态发展上来分析, 发现细胞的形状是随细胞的成熟程度而有很大的变化。最初分裂的细胞, 其面数可以多到 17 面, 但到成为子细胞时, 又将原来的面数减少到 12—13 面左右。不过, 从整个组织细胞的平均值来看, 大致是有 14 面。而且在细胞分化成熟过程中, 往往可由一个比较等径的细胞, 变成长形的细胞 (图 2-1, D, E)。

以往谈到细胞的形状, 常常十分强调某种机械的力量。事实上, 近年细胞学的研究, 更进一步地说明了生物有机体中细胞的形状, 主要是由它本身的遗传性, 和它的机能来决定的。植物由于长期适应不同的环境, 发生了相应的形态分化。例如气孔和根毛, 又如荨麻属 (*Urtica*) 叶子上的螫毛细胞, 以及其他的分泌腺毛。因此, 在比较特化的组织中, 细胞的形态大都有很大的变化, 例如平常叶子中的栅栏组织细胞, 多成为长形的, 与叶面成直角排列, 而作为输导的维管组织细胞则多与轴成平行的排列。有的细胞可以向各面平均的伸长, 而有的, 例如石细胞, 更可以有許多生长的样子和方式 (参考第五章, 石细胞)。

细胞的这些形状上的差异, 在发生过程中, 也很受外界环境的影响, 例如可用化学药剂来影响, 已知用苯并咪唑 (benzimidazole) 处理豌豆 (*Pisum sativum*) 上胚轴中的皮层细胞, 可促进

皮层细胞的横分裂,因而改变了长形细胞的形状。

植物体的许多器官之间,虽然可能有外形上的不同,但是它们的细胞形状,大多仍很相似。例如不同形状叶子,其中的细胞形状与大小,则大致相似。不过,一般在四倍体的植物中,叶子、下胚轴和其他器官的表皮下细胞,都比二倍体的大。

2. 细胞的大小

普通的植物细胞都很小,大部分无法用肉眼观察,而有一些植物细胞,即使在高倍的光学显微镜下,也只能看到一个轮廓(例如有些细菌)。一般的高等植物细胞的大小,大约从0.01毫米(10微米)到0.1毫米(100微米)。植物细胞这样细小,因此可以想象到一棵大树中所含有的细胞数目应该非常非常巨大。单是树上的每一个小枝,或每一片叶子所包含的细胞数目就已十分惊人。有人测量了苹果树上正常生活的一片叶子,就可以含有五千万个大小不等的各种细胞。一个直径六厘米的苹果,则可含有大约四亿个细胞。

当然,有些植物中的单个体细胞可以很大,例如瓜类的一个果肉细胞,直径往往可以超过一毫米。而且增大的倍率也十分惊人。西瓜(*Citrullus vulgaris*)的一个分生组织细胞体积不到1,000立方微米(以 $10 \times 10 \times 10$ 计算),但是形成西瓜瓤中的细胞以后,体积就可比分生组织细胞时,增大约近一百万倍。有人还曾观察到单个苧麻(*Boehmeria nivea*)的纤维细胞可以长达550毫米。

1) 决定大小的因素

近年的研究已说明了细胞的大小与细胞的分裂有关系,并认为保持细胞的大小和形状,是由遗传因素所控制,其中主要是由于细胞核的作用,不过,在很大的程度上,也为环境因素所影响。一般说来,具有同样功能的细胞。决定它们的大小,似可由下述三种因素所控制:

(1) 细胞核控制能力的限制

细胞核与细胞质一起,进行着细胞中的生长、发育和继续保持细胞的正常代谢活动。虽然一个细胞没有细胞核时,仍可以生活一个时期,但是不久,细胞质的活动就逐渐衰退而死亡。现在更知道,细胞核对于细胞质的影响,在数量上有一定的限制,也就是说,细胞质不能无限的加大。因为细胞核与细胞质之间的物质交换,必须通过细胞核表面的膜的作用。细胞体积的增加远比细胞核的表面积的增加要大。

当然,细胞核可以通过改变形状来增大它的表面积,或者通过增加染色体倍数的方法来增大它自己的体积,或者增加核中所有的核物质,但是这些都有其一定的限度。至于这些变化的机制,现在还很不了解。

(2) 细胞表面积的限制

生活的细胞中,整团原生质都不断地进行着一切代谢活动。但是,代谢物质则必须通过质膜的作用,而代谢中所需的气体、水分和养料的交换,在某种程度上都受到细胞“外界面”的影响。由几何图形说明,细胞表面积的增加是半径的平方($4\pi R^2$),而体积则成立方的增加($4/3\pi R^3$)。并由实验证明,体积受表面能提供给内部代谢所需要的物质的多少所控制。这样,如果内体积太大,中央部分就无法进行正常的代谢。

这种细胞表面与体积不断产生的矛盾, 在细胞的生长活动中, 可以通过各种方式解决, 在形态上也就分化出各种各样的细胞形状。例如细胞可以不形成球状, 而变成扁平的、分叉的或伸长等方法来增加表面积。并且, 在不严重影响细胞核与细胞质的比例下, 体积也可以有一些相应的其他变化。高等植物中特别明显地表现在叶子表面与根的根毛上。

在植物细胞中还可有一种特别解决表面和体积矛盾的办法: 就是在各种细胞中发育出液泡。尤其在成熟细胞中, 巨大的液泡往往将细胞质推挤向细胞壁。因此, 也有可能加快了细胞与细胞之间物质的交换。

(3) 细胞内代谢速率的影响

虽然细胞的大小, 并不绝对的与代谢相关, 但是在自然界中, 却可看到代谢速率快的植物细胞, 一般都比较小, 而较大的细胞, 大都比较不活动。例如迅速分裂的分生组织细胞就比储藏的薄壁组织细胞要小得多。这与细胞表面与体积的比例有着密切的关系。

2) 细胞大小与器官大小的关系

植物体或器官的大小与细胞的大小的关系, 19 世纪以来, 就已有很多的讨论。特别是较大的植物体或器官是由于具有较大的细胞? 还是由于具有较多的细胞? 这是一直成为争论的问题。早期很多人认为细胞的大小与它的生理活动有密切的关系, 因此某一特殊组织中的细胞大小, 基本上应该是一样的, 而植物器官的大小是决定于数目的多少, 而不决定于其中细胞的大小。

到了后来, 也看到细胞的大小有很大的变异。事实上并不如早期工作者所想象的那样简单。固然, 大多数植物之间的大小差别, 特别是那些无限生长的轴性结构, 都是由于有不同数目的细胞的缘故。但是另一方面, 在许多有限生长的器官, 例如块茎和果实等粗大结构, 其体积的增大是由于细胞的数目与大小共同增加的结果。例如马铃薯 (*Solanum tuberosum*) 的块茎的大小与其组织的细胞之间, 就有正相关的关系, 较大的块茎都是由细胞的体积与数目同时增加的结果, 这在番茄 (*Lycopersicum esculentum*) 果实中也有同样的情况。

至于茎上一系列生长的叶子的大小与表皮细胞的大小的关系, 在有些植物中并不密切。但是在不良的环境下, 叶子和细胞会全部变小。在小麦 (*Triticum aestivum*) 中可以看到这种细胞的大小和器官的大小之间的相关变异的情况。

3) 遗传因素的影响

许多在遗传上显出较大的植物体, 普通都是由于有较多的细胞数目, 而不是由于有较大的细胞。例如番茄和百日草 (*Zinnia elegans*) 的一些高大的品种, 比矮小的品种, 除了细胞的体积稍大以外, 主要的是因为细胞的数目较多。但是, 也有的是由于细胞大小上的差别。如果将大叶的糖用甜菜 (*Beta vulgaris*) 和小叶的食用甜菜加以比较, 可以看到较大的叶子的品种, 主要是由于细胞的体积较大的缘故。这无疑是一种遗传的性质。在当初, 分生组织细胞的大小大致一样, 只是在细胞分裂后扩展程度不一样。不过, 象在黄瓜 (*Cucumis sativus*) 的大品种和小品种中, 其营养体结构上的差别, 则与细胞的大小与数目都有关系。

有些“巨型”品种中, 都是具有较大的细胞。这种情况很早就有在报春花 (*Primula sinensis*) 的变种中看到。芦苇 (*Phragmites communis*) 上也有同样的情况, 其中不仅细胞较大, 而且染

染色体也比正常的大。

这些较大细胞的产生,一般认为是由于多倍体的缘故。但是四倍体的植物,有时不一定显得比正常二倍体的巨大。在自然界中许多多倍体系列,在植物体和细胞的大小上,并没有显出什么不同。例如四倍体的葫芦(*Lagenaria vulgaris*) 在开花前,子房和细胞都表现出巨大的样子,但是到后来,生长减慢。因此到了成熟以后,四倍体和二倍体的葫芦,在大小上没有什么差别。

植物体中由于多倍性而细胞的体积增大时,各部分也不是平均一致的,有些组织可以十分地增大,有的则较小。一般地说,具有多倍体的植物中,器官大小的增加是远不及细胞大小的增加,在这种植物中,细胞的数目似有减少的趋势。细胞的大小,由于染色体数目的增加或染色体的加大而增大时,可能不一定是由于多倍体的关系,而是由于额外的或辅助的染色体的影响。当然,目前多数人还是相信,体细胞染色体的多倍性可以是细胞的大小和分化的重要因素。至于杂种优势则常常与细胞体积的增大没有什么直接的关系。

4) 外界环境因素的影响

环境因素对于细胞的分裂和增大,有十分重大的关系,例如光、温度、水分和重力等等都可影响细胞的大小。

(1) 光——光对细胞的大小,有很大的影响,例如黄化植物的过度伸长,主要是由于细胞长度过分增大的结果。

(2) 温度——温度对细胞的代谢活动有很大的影响。在高温下,根中的最后分化的细胞长度较小,这是因为细胞的延展时期变得较短。

(3) 水分——水分对于细胞的大小,有决定性作用。水分的多寡,往往决定了细胞所能扩展的程度。很多人观察到在植物体上连续的不同高度水平上,叶子的细胞逐渐变小,认为这是由于它们在扩展时不能达到完全紧张的缘故。水分可能尚有其他效应,例如将有些水生植物放在深水里时,可以看到叶柄由于细胞的扩展而伸长得很快,有时候在两天内竟可延长十倍。

(4) 重力——如果将羽扇豆(*Lupinus perennis*)的幼苗,放在回转器上生长,可以看到下胚轴中的皮层、内皮层和髓的细胞,比较直立生长的幼苗中的大,但是幼根中的这些细胞,则比直立的小。

(5) 化学物质的影响——特别是生长激素的作用。

5) 细胞大小与在植物体上位置的关系

同一植物中,细胞大小的变异是非常巨大的。不过,这种变异并不是杂乱的,而是形成一定的型式。这种规律性的大小变化(主要是在长度上的变化),在木本植物的木质部细胞中已有大量的研究。例如在松属(*Pinus*)中,可以看到管胞的长度,自茎干或支干的髓部向外逐渐增加,并随外界条件的影响而有变化。另外,管胞大小是自茎干的基部向上逐渐增大。及到某种高度,达到最大,然后又变小。

在木本的单子叶植物,例如各种竹子(*Bambusa* spp.)中,我们发现其中的纤维也有同样的变化。由三十多种国产竹材分段研究的结果,看到基部、中部及梢部上的纤维长度,都成有规律的变化。一般以中部与基部的较长,梢部逐渐变短。同时中部的纤维的长度变异也较稳定。

另外,从竹秆中部的一段上来看,外面的纤维要比中间的较短,直径也较小。这些资料,对于利用竹材造纸的取材上,有一定的参考价值。

二、植物细胞的组成

植物细胞的形状和大小的变化很大,已如前述。一个植物细胞,在光学显微镜下所能看到的,大致包括下列三个部分:

细胞壁——植物细胞的最外面部分,里面包裹着生活的原生质体——细胞中生活的物质和后含物——原生质体中无生命的物质。

本世纪五十年代以后,由于电子显微镜的广泛应用,并结合生物化学的研究,从大分子水平上观察细胞的组成和活动,有了很大的发展。植物细胞结构的一般概念,也发生了很多的变化。

过去从光学显微镜下的观察,将细胞内的原生质体分成细胞质和细胞核。近年由于电子显微镜术的不断改进(鉴别率已增进到可分辨 $1\text{\AA}$),这样,已可直接看到有些大分子的结构。加上生物化学的分析研究,也有可能将机能与结构统一起来。现在认为整个细胞壁里面的原生质体,是非常复杂的结构,但都由细胞质膜系统(简称膜系统)组成,其中可形成各种细胞器。

1. 细胞质的基本结构

细胞质的结构,过去已有很多理论,例如,早期曾有胶体学说,认为细胞质是一种胶体溶液,在溶胶状态和凝胶状态之间能够互相转变。近年风行分子构架学说,这学说认为细胞质是由蛋白质形成了疏松而形状不整齐的构架,并由分子间的蛋白质键疏松地结合在一起。脂肪和磷脂也可能是这种构架的一部分。这些物质不断地破坏,不断地重新形成。这种概念现已和生物膜联系在一起。

在电子显微镜发明以前,三十年代初期,就已有人提出了膜结构的一些理论(特别有关细胞的表面膜或质膜),那时就认为膜的结构,主要是由脂肪和蛋白质组成。这种基本的观点,至今仍被应用。

脂肪和蛋白质组成了膜的两个部分,这两部分的基团,互相吸引在一起。将生物膜的单位结构设想如图 2-2。

脂肪分子由两个主要部分组成:亲水头(或称甘油端),为羟基物质(如醇)所吸引,但与碳氢

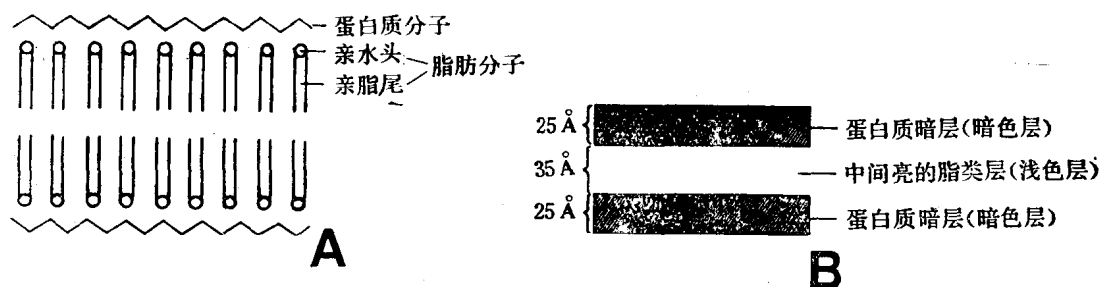


图 2-2 生物膜的单位结构图解

A. 生物膜的分子组成;

B. 生物膜在电子显微镜下的各层反应