

[美] E. G. 卡特 著

植物解剖学

试验和解说

下 册

科学出版社

内 容 简 介

此书为上册的继续，集中讨论了植物各种器官的结构与其生长及代谢过程的关系。书中比较全面地概括了近年来在植物实验形态学领域中的一些重要问题。此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 II Organs

Edward Arnold (Publishers) Ltd., London

First Published 1971

植 物 解 剖 学

试验和解说

(下 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

*

1976 年 1 月第 一 版 开本: 787×1092 1/32

1976 年 1 月第一次印刷 印张: 11 3/8

印数: 0001—5,920 字数: 261,000

统一书号: 13031·264

本社书号: 425·13—8

定价: 1.15 元

序

此书为上册^[127]的继续；在上册中已描述并讨论了植物的组成细胞和组织。本册则描述和说明了组成植物各种器官的组织聚集。这和上册一样，试图将植物各种不同部分的结构与生长及代谢过程联系起来。不论此种企图是否实在和恰当，试验的工作和文中的比较正统的描述材料是完全结合的。

植物解剖学的研究是根据对材料的仔细观察，现在这种工作可以从不同的水平进行，可以用光学显微镜、电子显微镜的透射以及较近年的只限于观察表面特征的扫描电子显微镜作为工具。这也和其他学科一样，随着初创的观察，可能提出了各种假设。而这些假设往往可以用适当的试验加以验证。然后，初创的观察和这些试验的结果，按照近代科学的知识给以必要的解释。本册尽可能将植物解剖学中的试验研究和更多描述结合起来。由于题材的性质，各种图版说明在帮助材料的解说上也是非常重要的。

虽然常常认为植物的解剖学已经完全解决了，事实上，在这领域的各种问题很多需要重新加以严格的检定。几十年和甚至于几世纪以前的一些观察的解释，有时至今仍是毫无疑问地被接受。许多这些观察的确是正确的，事实反映了远比今天我们的设备差得很多的早期工作者的伟大成就，但是自从那时以来，他们的解释也必须按照其他学科或植物解剖学本身的进展予以重新考虑。在植物解剖学中并没有缺乏研究的问题。本书中常会指出我们对植物结构的知识或了解的空白地方，并且提出了一些新的研究方向。（下略）

E. G. 卡特

目 录

序	iii
第一章 引论	1
第二章 根	5
根端的组成	7
组织分化	19
侧根的起源	39
次生生长	43
第三章 茎：初生生长	49
顶端分生组织	52
顶端组成的理论	57
顶端分生组织的细微结构	65
环境的影响	66
侧生器官的起源	66
茎的伸长	70
初生组织	74
第四章 茎：次生生长	90
周皮	126
第五章 叶	130
形成、生长和发育	134
细胞分裂和扩展	153
成熟叶的结构	159
叶结构和环境	192
叶子形态的控制	197
衰老和脱离	211
第六章 花	218

成花的过渡	223
侧生器官的形成和发育	246
第七章 果实和种子	274
果实	274
种子	293
第八章 胚	303
胚状体	320
附录：课堂试验	325
补充读物	329
参考文献	330

第一章 引 论

植物体由若干**器官**——根、茎、叶和花组成。花本身还包括几种不同种类的侧生器官(萼片,花瓣,雄蕊,心皮,有时还有不育的分子)。每一个器官则由一些**组织**组成,而组织中则含有同一类的许多**细胞**。在上册中^[127]已讨论了细胞和组织的结构;本册则集中注意于器官。在每一器官中可能看到许多同样的组织,但是它们各个之间的排列是不同的。每一器官的各种组织之间有相互的作用。每一种组织成为器官中的一部分,一般扮演一种作用的角色,并且由各种不同的组成组织表现出不同程度的分工原则。从胚来的植物体各组成部分的发育已在上册第一章中扼要地说明。

本书将讨论组织的组成(或有秩序地排列成)植物器官,而将特别强调在每一场合,这种器官是如何发生的。本书所概括的通向植物解剖学的途径,重点将放在植物体或器官的生长和它的结构之间的复杂关系上。为了这个目的,将尽量利用不论何处研究植物结构的控制因素的试验成果。不过,由于有些领域缺乏试验工作,这种办法必然受到一些限制。即使已做的工作,大部分也都是发育生理学家而不是解剖学家做的,作者希望本书和上册^[127]可能促进更多的解剖学家从事这些方面的研究。在别处^[513]已经指出,植物解剖学有一个相当静止的、“已解决了”的学科的名声;如果要使这学科生存下去,成为生气勃勃的科学,它的基本概念必须不断地加以重新检查和讨论。因此读者对他所读的,应该不断地提出问题,并且应该试用新的方法去研究一些熟悉的问题。

本书并不企图全面地考察所有有关植物器官的结构方面的文献。但是将尽量包括有关试验方面的许多文献，这主要是因为这种文献并没有综合在其他地方。如果说是强调了近年的工作，以至于好象否定了一些较老的、古典的作者的工作，这倒不是基于对他们的工作缺乏尊重和佩服，而是认为这些参考资料是比较容易在别的地方得到。不过读者应该认识到由 Nehemiah Grew 及其他古典解剖学家以及较近的工作者所完成的描述解剖学，形成了所有以后的工作的重要基础。他们往往用原始的设备，而所得到的成就是非常值得钦佩的，也是令人鼓舞的。植物体或器官的基本结构的适当了解，对于解释以后任何有关它的试验工作是必不可少的。

植物的结构和代谢之间有许多相互作用，而且是交互影响的。例如，维管组织是从事于（而且大概是必须的）植物体内养分和激素的运输；另一方面，正是这些物质可以在不分化的组织中诱导形成维管组织。

在下面几章中，读者对于生长素在植物结构上的效应的多样化将会感到吃惊。因此生长素的这些可能不同的效应，必定和它种种不同的作用系统有关系，并且和其他可能也起作用的因素有关系。植物组织中生长素的效应和自动售货机中投入一枚硬币的效应确实相似。在这种场合，同样的一个硬币能够引出一包香烟、一块巧克力糖、几条口香糖、一杯苏打水、一纸盒牛奶、一些克卡取热用的煤气、一些电气等等，这要看硬币投入从而引起活动的机器是什么类型而定。这样，各种系统都可由生长素引起活动，但其最后结果则将不仅要看激素，而且要看它所作用的系统（可能特别是染色体组）。现在许多试验结果，因为我们还不知道试验系统的本身（特别是具有内生的生长物质的），所以还很难解释。解剖学家和生理学家们在了解影响植物结构的各种因素以前，还需要很多进

一步的努力。虽然如此,植物解剖学的试验研究已有丰硕的成果,并且有相当大的未来潜力。

专门名词

某些在本书中常用的名词,在此略加说明(参看图1-1)。

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。

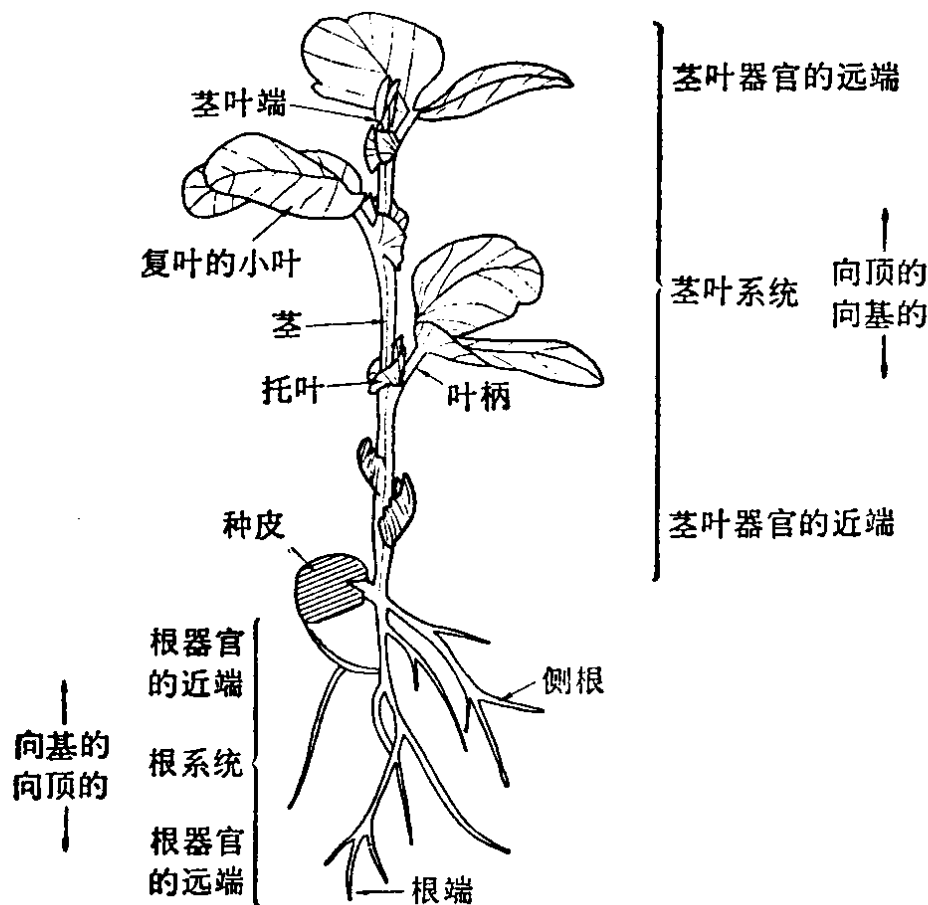


图 1-1 蚕豆(*Vicia faba*)的幼小植物,表示各种器官和说明某些名词的意义。× $\frac{1}{3}$ 。

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。

间隔期——形成一个叶原基和下一叶原基之间的时间。

全书中常常用了下列一些缩写：

DNA——去氧核糖核酸

RNA——核糖核酸

IAA——吲哚乙酸

GA——赤霉素

TIBA——三碘苯酸

细胞的大小可方便地用微米(μ , 即 1/1000 毫米) 作为测量的单位。由于逐渐采用了 SI 单位(国际系统单位), 微米现在写成 μm (或 10^{-6} 米), 此处也采用这种办法。

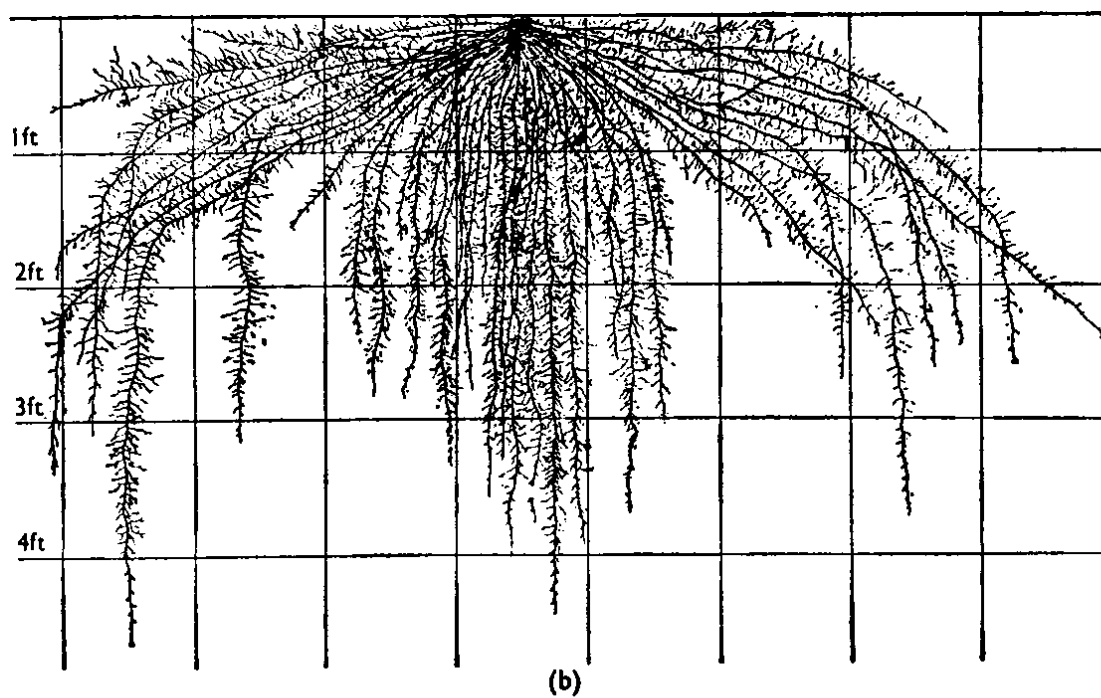
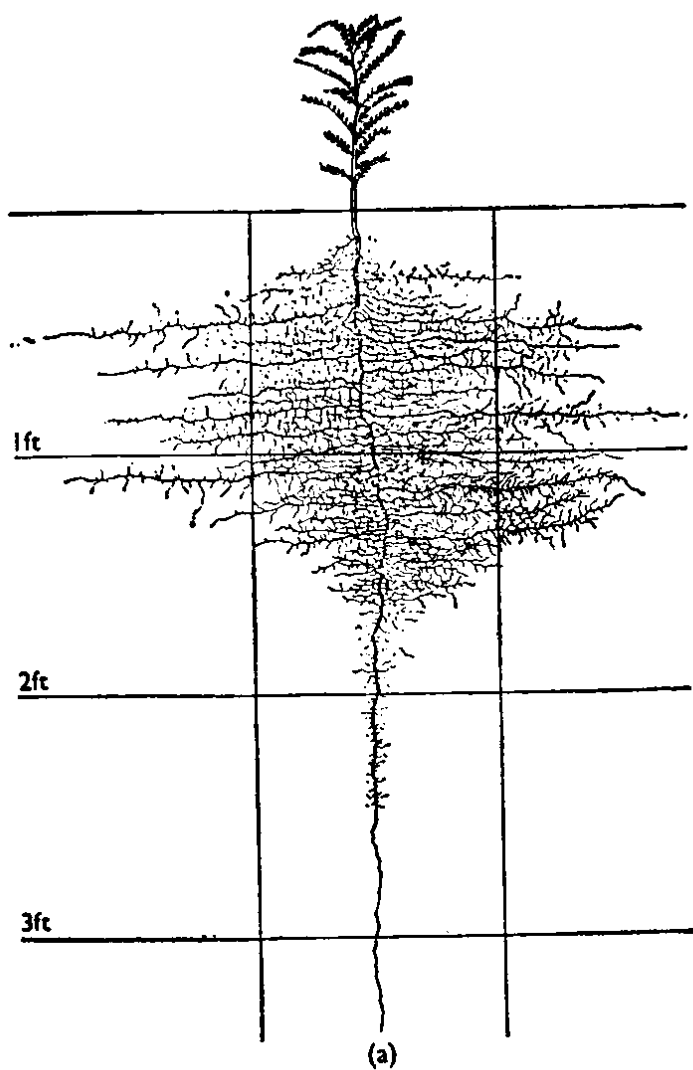
第二章 根

差不多所有维管植物都具有根；虽然它们在形状上有相当大的变化，但是它们都有吸收水分和溶质以及使植物固着在基质上的共同作用。它们也可作为贮藏食物的器官和作为全年生长的结构。

许多双子叶植物的幼苗有一主根(图 2-1 a)，由胚的胚根发育形成，后来可生出侧根。但是在有些双子叶植物和许多单子叶植物，主根不久就由含有许多不定根的须根系统所代替(图 2-1 b)。不定根一般从茎或叶的组织中形成，就是说，它们可在主根或侧根以外的其他任何部位上发生。近年报道，同一种植物中的“长根”和“短根”，具有不同的生长和发育的潜能^[420,425]。根中还有更特化的类型，例如，许多附生植物的气生根，红树及其他植物作为支持器官的支持根和许多鳞茎植物及其他植物的典型收缩根，由于它们的收缩，将茎叶拉入土壤中。有些红树还有“呼吸根”，这些支根从植物繁茂生长的沼泽地垂直向上生长，一直伸到空中。

根有时和真菌有共生的关系。这种真菌和根的结合称为菌根，认为二者都有好处。这种问题已在本丛书的另一著作中较全面地加以讨论^[495]。真菌的菌丝可在根的外面形成经纬(外生菌根)，或者可以生活在根的细胞内(内生菌根)。某些固氮微生物也可和根共生，例如一些细菌在豆科和其他科的一些属中引起形成了根瘤。

根可特化成为储藏根，例如胡萝卜(*Daucus*) (图 2-1 c)，和萝卜(*Raphanus*)往往现出有些异常结构，它们可能不仅包



含了胚根，而且还含有幼小植物的下胚轴部分。有些热带植物的块根是某些国家的重要食品，例如木薯(*Manihot*)、薯蓣(*Dioscorea*)和甘薯(*Ipomoea*)。木薯淀粉是将根经过特别处理制成。

绝大多数的根生长在地下，并且缺乏叶绿素。根系可能比同一植物的气生部分发育得远为广泛。大多数的根具有单细胞而常常是短命的根毛。土壤中的环境条件可以影响到整个根系的形态。一般说来，在潮湿、通气不良的土壤中，发育出相当浅的根系，而在较干燥的土壤中，则有较深的、分支较广泛的根系。某些仙人掌的浅而分支众多的根系，使它们能够更好地从落到干旱地面上的小阵雨中得到好处。有些沙漠植物具有大的直根，能够储藏相当多的水分。一个这种根重有159磅^[146]。

根的这种有时非常大的生长和分化是由顶端分生组织的活动所控制。根的顶端分生组织不是位在顶端的分生组织区域，而是覆盖有保护的组织——根冠。根上的主要伸展区域是在顶端的稍后地方，靠近伸展区的是根毛区。一般在离开顶端分生组织的一些距离地方形成了侧根。某些植物可从根上形成不定的芽，这些芽可从产生侧根原基的同样组织中发生^[52,149]，这可以作为研究根和茎叶分生组织组成的控制因素的好材料。

根端的组成

在胚的发育后期，根极的细胞排列成各种植物的特殊形

图 2-1 根系的类型。(a) 美国皂荚 (*Gleditsia triacanthos*), 约已有三个月的幼苗, 表示具有许多侧根的直根。(b) 八个星期的玉米 (*Zea mays*) 根系, 表示许多不定须根。(c) 胡萝卜的储藏根。

式。这种细胞群组成了初生根的**顶端分生组织**；这些细胞都是比较不分化和分生的，这就是说，有浓厚的原生质和具有大的细胞核，并且，至少在开始时，它们都能进行活跃的细胞分裂。根的顶端分生组织细胞可作为电子显微镜研究的方便对象，我们早期对植物细胞细微结构的许多知识是从这种组织区域得到的。这种用电子显微镜的研究，可看到顶端分生组织均匀的细胞中有一些液泡，但是这些液泡一般并不大。如下面描述的，在生长和分化的各种过程中，成熟根的组织是从一些顶端分生组织的细胞所衍生，这种细胞叫做**原始细胞**。控制这种组成生长的因素则还不了解。

一般地说，根端没有茎端那么复杂（至少绝大多数植物是如此），因为在它的顶端分生组织上并不形成侧生器官，而是在顶端后面一些距离上的分化组织中发生侧生器官。根端和茎端之间的另一个较大的区别就是顶端分生组的位置；在茎上，这是顶生的，不过可能由叶原基在上形成穹窿，而在根中，这是近顶生的，有实在的、较高度液泡化的根冠组织覆盖。因为根端缺乏侧生的原基，它们在大小和形状上显然没有象大多数茎端那样地有规则的和有节奏的变化（参看第三章）。所以，估量到根端的生长是比较均匀一致，发育的根已广泛地应用在近年细胞生长和分化的研究以及酶的分布和活动的研究。用离体根培养的技术^[72]已广泛地用来研究根对营养物质和生长因素的要求。这些研究也已揭露了离体根的顶端分生组织的变老现象；有些证据说明，整个植物生长在光照下，这种变老和茎叶的影响有斗争^[584]。

顶端组成的理论

仔细地研究根端纵切面上的细胞分布，可以将某些行列的细胞追溯到顶端分生组织中的一个或一群原始细胞所衍

生。在维管隐花植物的根中,例如鳞毛蕨(*Dryopteris*),可见一单个四面形的**顶端细胞**(图 2-2 a);通常认为是由于它的分裂,产生了根的所有组织。这种观点是 Nägeli 的**顶端细胞学说**的基础。对于阐明有花植物根的细胞式样中,并没有单个的顶端细胞,而另提出了二种学说。在 1868 年, Hanstein^[240]提出了**组织原学说**,主张顶端分生组织存在于三个原始细胞区(或叫组织原区)。这三区是表皮原、皮层原和中柱原,它们各自产生成熟根的表皮层、皮层和维管柱。这种学说,以前还应用到茎端,认为三个区域的衍生细胞各有特殊的命运。根的分生组织的许多研究,已按照原始细胞或组织原的分层给以描述,并且在这基础上,已将根分成若干类型^[273](参看 Popham^[410])。这种分类有描述的价值,不过象顶端分生组织这样多变化的结构,太僵硬地归并为有限的几种类型,肯定是不恰当的。除了单个顶端细胞的类型以外,三个这样的类型在图 2-2 中加以图解说明。在图 2-2 b 中,一层细胞产生出维管柱,另一层细胞产生出皮层、表皮层和根冠,例如许多裸子植物就是这样,在图 2-2 c 中,可能是双子叶植物中最普通的类型,皮层由分开的一层原始细胞形成,但是根冠原始细胞和表皮层的合在一起;在图 2-2 d 中,普遍地存在于单子叶植物,例如玉米(*Zea mays*),根冠有独立的起源。这些根中,根冠由第四种组织原——**根冠原**形成。在 Guttenberg 的专门名词中^[228],图 2-2 中的 c 和 d 现出“封闭”的组成类型;而其他植物,所有的组织,或者除了维管柱以外的所有其他组织,都由共同的一群细胞发生,现出所谓“开放”的组成类型。第二种学说是在 1917 年 Schüepp^[454]所提出的**体帽学说**(Körper-Kappe theory)。根生长时有直径的变化,各点上单纵列的细胞可由于细胞分裂的结果变成了双纵列。在这些点上,一个细胞必须先有横向的分裂,然后它的一个子细胞必须有纵

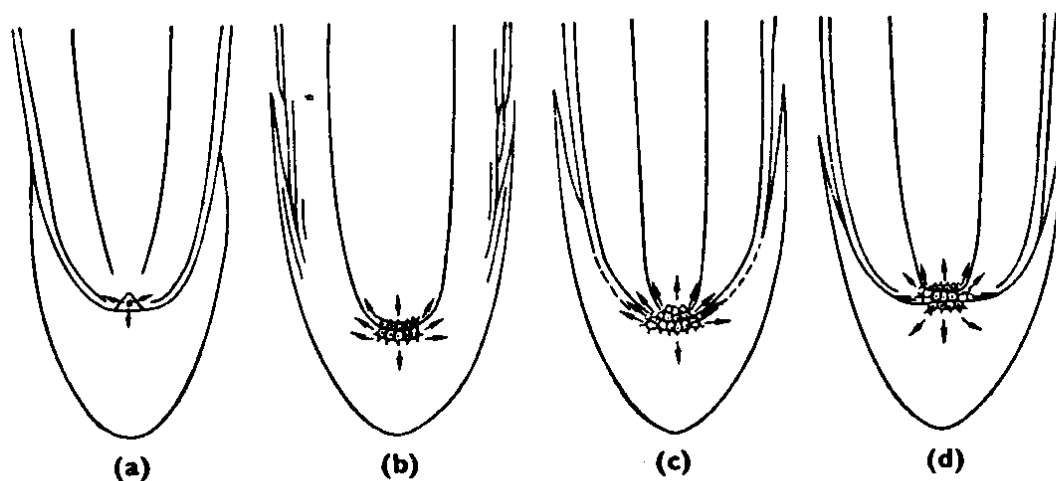


图 2-2 根端的类型。(a)单个顶端细胞；根冠清楚，但是和其他组织有共同起源。(b)二群原始细胞，产生维管柱和皮层、表皮层及根冠。(c)三群原始细胞，各产生维管柱、皮层、表皮层与根冠。(d)三群原始细胞，各产生维管柱、皮层和表皮层、根冠。

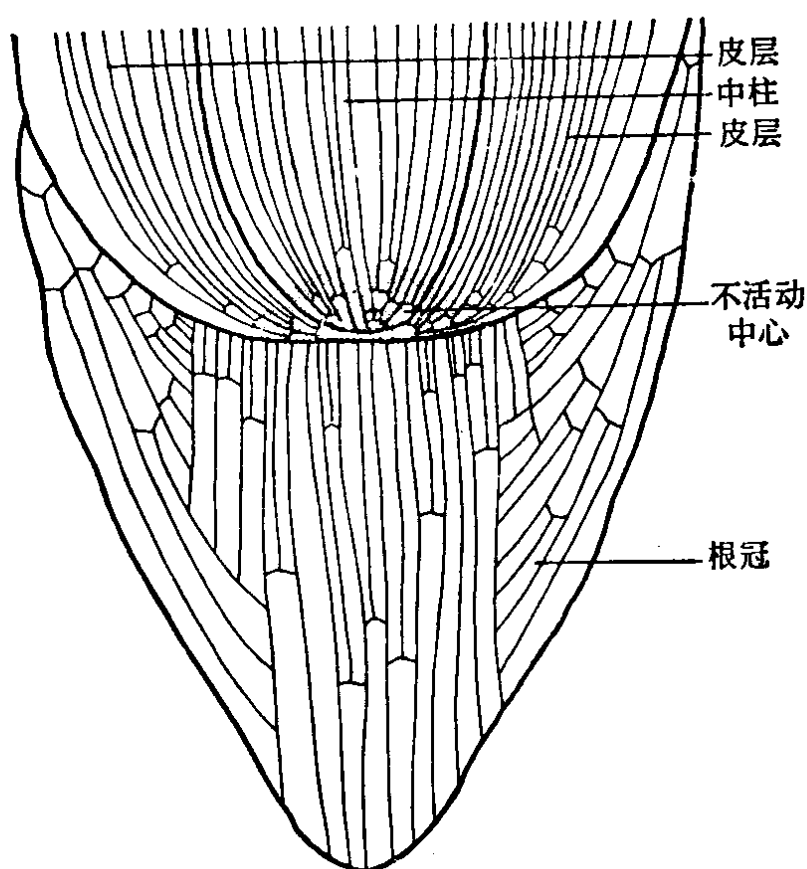


图 2-3 玉米(*Zea mays*)根端细胞排列的式样。示出皮层、维管柱(中柱)和根冠。并说明了 T 字状分裂的程序，T 字的横杠面向或背向根端(参阅正文)。

向的分裂。这种分裂的程序称为 T-分裂,其细胞壁形成的样子很象字母 T。在根的有些部分或区域(主要在中央),T 字的横杠面向根端,而在其他部分,T 字的横杠则背向顶端(图 2-3)。根由细胞分裂面分界的这些区域,各分成体 (Körper) 和帽 (Kappe),而根可依照它们之间分界的位置分类。因此,这种学说可与茎端的原套-原体学说相比较(参看第三章),这完全根据细胞分裂面,并且也象在茎上的,这二个区域之间的分界并不恒定,甚至在同一种植物的根上还可以有变异。

按照这些学说,根端可以根据细胞分裂面加以正确的描述,可提供一些关于已发生生长的情况,但是没有或很少告诉我们在顶端分生组织生长时新近的动态,也没有能告诉我们的关于顶端各个区域细胞分裂的速率。这种资料往往最好可从试验的方法上获得。事实上,细胞横分裂(有丝分裂)的速率一般已经测量,大概也跟着发生了细胞的分裂(胞质分裂)。近年来根端的研究,已很好地结合了古典植物解剖学的正统方法和各种近代的生理学的和生物化学的技术。

原分生组织

原分生组织可以下定义说是根端能够发生根的所有组织的部分^[96]。例如,在维管隐花植物的根中,原分生组织只由顶端细胞组成,而在有花植物,则由组织原的原始细胞组成。所以,一般趋势认为原分生组织位在根的顶端分生组织的顶端和根冠下面的相当小的区域。不过,现代逐渐增多的研究工作指出,在许多根中,原分生组织是宽的,由在中央不活动的区域周围有点象杯状的一群细胞组成。Glows^[85]根据在欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)根端的正统解剖学的研究,提出了原分生组织的这种成群的原始细胞(图 2-4)。但是,其他工作者相信这只是由 3 个细胞或 3 个成 3 列的细胞组成的一小

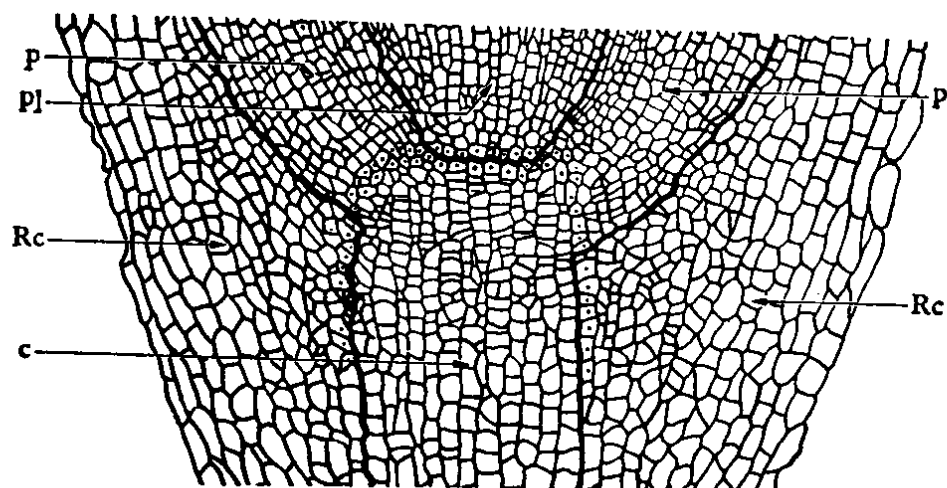


图 2-4 欧洲山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 直根顶端纵切面构成的图解。中柱原 (pl)、皮层原 (p)、根冠 (Rc) 及根冠柱 (c) 之间的大致分界用粗线表示。原分生组织中的原始细胞用点示出。

群原始细胞,或者只是一单个中央细胞,由此衍生出组织原的原始细胞^[69,227]。

Glownes^[86]为了研究他所提出的在欧洲山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 的宽大的原分生组织的真实性,他在这种植物和蚕豆 (*Vicia faba*) 幼苗的直根上进行了各种手术试验。用各种

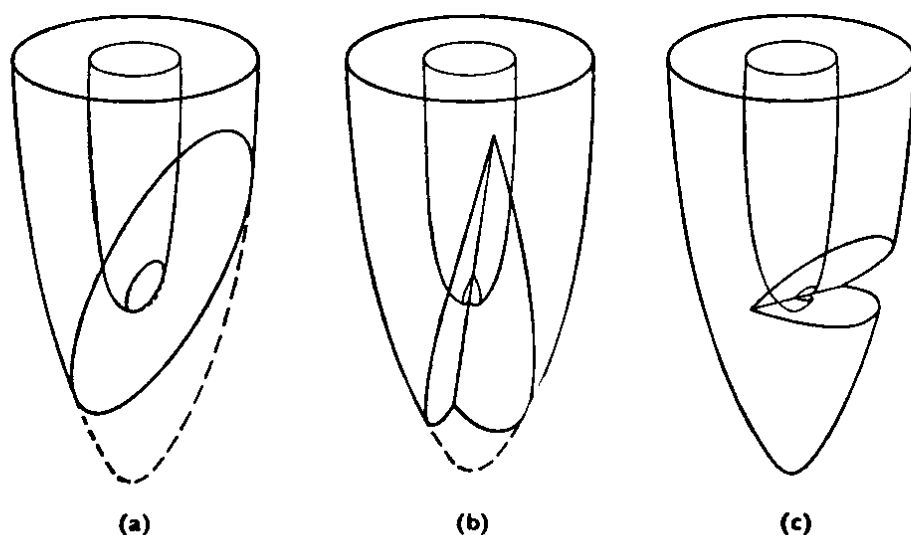


图 2-5 图解表示山毛榉 (*Fagus*) 和蚕豆 (*Vicia*) 根上手术试验的三种方式。(a)根端一次斜向地切去一块。(b)纵向地切去扇形一块。(c)水平地切去楔形的一块。