

中国大百科全书·生物学

# 植物形态·植物生理

中国大百科全书出版社

北京·上海

1988·4

中国大百科全书·生物学

植物形态·植物生理

中国大百科全书总编辑委员会《生物学》编辑委员会植物形态  
植物生理编写组

中国大百科全书出版社编辑部编

中国大百科全书出版社出版发行

(总社:北京阜成门北大街17号 分社:上海古北路 650 号)

新华书店上海发行所发行 常熟周行联营印刷厂印刷

开本 850×1156毫米 1/32 印张 8.75 插页 2 字数 325,000

1988 年 10 月第 1 版 1988 年 10 月第 1 次印刷

印数: 1-8,000

ISBN7-5000-(222-3/G·8 定价: 2.90 元

中国大百科全书·生物学

植物形态学编写组

主 编 李正理

编写组组员 高信曾 胡玉熹

植物生理学编写组

主 编 殷宏章

副主编 倪晋山 娄成后 王天铎

## 目 录

|                   |     |
|-------------------|-----|
| 条目分类目录.....       | 1   |
| 正文.....           | 1   |
| 内容索引 .....        | 249 |
| INDEX.....        | 260 |
| 附：外国人名译名对照表 ..... | 270 |

## 条 目 分 类 目 录

|              |     |                |     |
|--------------|-----|----------------|-----|
| 植物形态学 .....  | 230 | 分泌结构 .....     | 30  |
| 植物解剖学 .....  | 203 | 根 .....        | 36  |
| 维管植物 .....   | 164 | 茎 .....        | 100 |
| 初生结构 .....   | 6   | 芽 .....        | 171 |
| 次生结构 .....   | 11  | 叶 .....        | 174 |
| 分生组织 .....   | 34  | 花 .....        | 88  |
| 顶端分生组织 ..... | 21  | 花序 .....       | 95  |
| 居间分生组织 ..... | 110 | 果实 .....       | 44  |
| 植物组织 .....   | 237 | 种子 .....       | 239 |
| 机械组织 .....   | 99  | 变态学说 .....     | 4   |
| 保护组织 .....   | 3   | 顶枝学说 .....     | 27  |
| 输导组织 .....   | 146 | 中柱学说 .....     | 238 |
| 吸收组织 .....   | 166 | 植物肿瘤 .....     | 235 |
| 贮藏组织 .....   | 247 | 植物生理学 .....    | 210 |
| 薄壁组织 .....   | 1   | 植物水分生理 .....   | 220 |
| 厚角组织 .....   | 82  | 气孔(器) .....    | 126 |
| 植物纤维 .....   | 227 | 水势 .....       | 147 |
| 石细胞 .....    | 146 | 蒸腾作用 .....     | 190 |
| 传递细胞 .....   | 6   | 植物体内运输 .....   | 224 |
| 植物表皮 .....   | 195 | 初皮部运输 .....    | 136 |
| 维管束 .....    | 158 | 矿质营养(植物) ..... | 110 |
| 木质部 .....    | 119 | 微量元素(植物) ..... | 155 |
| 初皮部 .....    | 131 | 离子吸收(植物) ..... | 116 |
| 维管形成层 .....  | 160 | 无土栽培 .....     | 164 |
| 周皮 .....     | 245 | 植物氮同化 .....    | 198 |

|        |     |
|--------|-----|
| 光合作用   | 62  |
| 叶绿体    | 185 |
| 光合磷酸化  | 53  |
| 光合电子传递 | 52  |
| 光合碳循环  | 58  |
| 叶绿素    | 183 |
| 光合色素   | 57  |
| 光合效率   | 60  |
| 三碳植物   | 137 |
| 四碳植物   | 150 |
| 景天科酸代谢 | 108 |
| 光呼吸    | 70  |
| 代谢(植物) | 12  |
| 呼吸(植物) | 84  |
| 生长(植物) | 139 |
| 种子萌发   | 243 |
| 顶端优势   | 25  |
| 光形态发生  | 75  |
| 黄化现象   | 98  |

|          |     |
|----------|-----|
| 发育(植物)   | 28  |
| 春化作用     | 9   |
| 光周期现象    | 77  |
| 光敏素      | 72  |
| 性别(植物)   | 168 |
| 休眠(植物)   | 170 |
| 阶段发育学说   | 99  |
| 脱落(植物)   | 152 |
| 植物激素     | 200 |
| 生长素      | 143 |
| 赤霉素      | 4   |
| 细胞分裂素    | 166 |
| 脱落酸      | 154 |
| 乙烯       | 189 |
| 植物生长调节物质 | 215 |
| 植物运动     | 230 |
| 植物抗性     | 207 |
| 生物钟(植物)  | 137 |

# B

baobi zuzhi

**薄壁组织 (parenchyma)** 一群活的、初生壁较薄的细胞(薄壁细胞)组成的组织。薄壁组织细胞的形状一般为直径近乎相等的多面体(图),但也可以分化为星芒、分枝以及管状等。薄壁组织细胞具有潜在的细胞分裂能力,而且在细胞间多具发达的细胞间隙。在一定的外界因素刺激下,它们可再生,使植物的创伤愈合或形成不定根、不定芽等。在离体培养的条件下,分离的薄壁组织细胞团,甚至单个细胞,能经培养而长成一棵完整的植株,因而在发育上它们具有较大的可塑性。薄壁组织占植物体的大部分,如茎、根的皮肤和髓部,叶肉、花的各部分以及许多果实的果肉、种子的胚乳等。它具有同化、贮藏、通气和吸收等重要的生理功能。

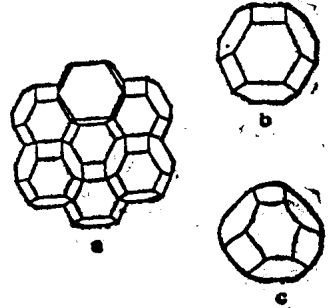


图 种子植物薄壁组织细胞的典型形状

a 一团14面体细胞 b 一个14面体细胞 c 一个石刁柏的薄壁细胞

依据薄壁组织生理机能的不同,可将其分为6种类型:

**基本薄壁组织** 多位于根、茎等器官的内部如皮层、髓等,其细胞无色,横切面呈圆球或多角状,长与宽的差异不明显,几乎等径。胞内具生活的细胞质和细胞核,是营养性的生活细胞。在植物体中,基本薄壁组织起填充的作用,因而也称其为填充薄壁组织。

**同化薄壁组织** 因与光合作用关系密切而得名,多存在于植物体表的易受光部位。其特点是细胞内含有叶绿体,所以又称绿色薄壁组织。例如植物叶上、下表皮之间的叶肉中都含有叶绿体,尤其是靠近上表皮的栅栏组织细胞中,叶绿体更多。叶绿体也存在于皮层中或茎的较内部甚至髓部。在植物幼嫩的部位如绿色的茎、枝条和果实的外部也常具一些同化薄壁组织。在个别具退化叶的植物(如麻黄、天冬的茎中,其表皮下有数层含叶绿体的薄壁组织细胞代替叶子的同化薄壁组织细胞,常出现明显的液泡化并形成高度的腔室结构,从而有利于进行气体交换。

**贮藏薄壁组织** 积存植物特殊后含物,如淀粉粒、蛋白质颗粒、拟晶体、脂肪球、油滴以及其它有机物质等的一种组织。主要分布在根、根茎、种子和果实等器官中。上述后含物一般以溶解状态存在于贮藏薄壁组织细胞的细胞液内,有的

以液体或固体状态分布于细胞质中,少数后含物还可以细胞壁增厚的状态存在,如马钱子、咖啡和柿子等种子的胚乳细胞,其增厚的细胞壁就是由半纤维素形成的。后含物的贮藏部位和组分随植物生理类型的不同而各异,甜菜的肉质根及葱的球茎鳞片细胞液内溶有酰胺、蛋白质和糖;马铃薯块茎和许多其他根状茎的薄壁组织细胞液内溶有酰胺和蛋白质,而在细胞质内则含有淀粉;其它如菜豆、豌豆子叶的薄壁组织细胞或细胞质内则存有蛋白质和淀粉等。贮藏薄壁组织中的物质积累状况随植物生理活动的变化而改变,木本植物的茎和根中,淀粉的沉积随季节而变化,但在块茎、球茎和根状茎等贮藏器官中,当贮藏物质转移到生长的器官以后,它们的原生质体就死亡。

贮藏的后含物中,淀粉的分布最普遍,它广泛存在于皮层、髓、输导组织、肉质叶(鳞茎的鳞片)、根状茎、果实、子叶以及种子胚乳的薄壁组织细胞中。除有机物质外,贮藏薄壁组织细胞也贮藏无机的矿物质,如草酸钙、碳酸钙、二氧化硅等各种不同种类的结晶体。有些薄壁细胞产生晶体后原生质体仍然保存,有的则在晶体发育后即死亡。

贮藏的营养物质主要作为植物本身进一步发育或繁殖后代时的能源,这在种子、块根以及块茎植物的发育中,表现尤为明显。常常是幼苗产生后,这些器官中所贮藏的物质也随之转化与分解。

**贮水薄壁组织** 主要功能是贮藏水分。它的细胞具有一个富含水分或粘性汁液的大液泡,因而迫使细胞质、细胞核仅呈一薄层紧贴着细胞壁。粘性汁液遇水膨胀,有增加细胞吸收与保水的能力。贮水薄壁组织细胞还可存在于原生质体中和细胞壁上。许多旱生的肉质植物,如仙人掌、芦荟、龙舌兰等的光合器官中,都有这种缺乏叶绿素而充满水分的贮水薄壁组织细胞,它们排列成行,也能象栅栏状细胞那样延长。具有这种贮水薄壁组织的肉质植物,可以适应沙漠、石滩等少水地区的干旱环境。

植物的地下贮藏器官里,一般没有单独的贮水薄壁组织,但在含淀粉及其它营养物质的薄壁组织细胞中,含水量也可达很高。例如马铃薯的块茎就贮有供其在空气中发芽,以及块茎开始生长时所需的水分。高度含水不仅是地下贮藏器官的特点,也是气生茎及气生芽肉质膨大部分的特点。

**通气薄壁组织** 薄壁细胞间隙很发达以保证空气流通的一类薄壁组织。叶肉中的海绵组织与水生植物(如菖蒲、灯心草等)根、茎的皮层内的通气薄壁组织最为典型。叶肉通气薄壁组织的细胞间隙中,其空气所占的体积约为叶肉体积的7.7~71.3%。水生被子植物的通气薄壁组织尤其发达,在体内形成一个相互贯通的通气系统。使叶营光合作用而产生的氧气能通过通气系统进入根中。因为细胞间隙中充满了空气,也可增强水生植物的浮力和支持力。通气薄壁组织的这种结构与功能的统一,是植物长期适应、进化的结果。

通气薄壁组织中，细胞间隙的形成方式有两种：①裂生细胞间隙——相邻细胞细胞壁的直接连接处彼此裂开或不同程度的分离而形成。细胞分裂面与茎或叶柄的纵轴平行，与初发生的空隙表面垂直，因此这些间隙常为许多细胞所围绕。根、茎的皮层以及叶肉海绵组织中的薄壁细胞间隙都属这一类。在水生植物及单子叶植物，如菖蒲、灯心草、伊乐藻等的茎、叶中，细胞间隙尤为发达。②溶生细胞间隙——主要是由于形成细胞间隙的细胞在生长过程中相继毁坏、自溶，从而出现了大的空腔而成。它常见于皮层及髓的囊状或管状组织，如玉米、木贼及莎草科植物的根中。

**吸收薄壁组织** 具吸收和传导植物体内的各种溶液的作用。如根尖附近的薄壁组织及根表皮层上生长的根毛都有强烈的吸收传导作用。又如禾本科植物种子内盾片周围的上皮细胞，在种子萌发时，可吸取胚乳的营养供胚胎生长发育之需。

除以上几类常见的薄壁组织外，还有一种特化的细胞壁向内突起生长的薄壁组织细胞——传递细胞，它具有吸收和运输的功能，在植物体中，大都存在于与大量溶质集中的、短途运输有关的部位。在生殖器官中，传递细胞常有许多不同的形态。

其它如花上的蜜腺、松柏类植物树脂道周围的上皮细胞等常有浓厚的原生质体，丰富的核糖体及高尔基体等，虽然它们也属薄壁组织，由于它们产生特殊的分泌物，故列为另一类结构——分泌结构。

(桂耀林)

baohu zuzhi

**保护组织 (protective tissue)** 植物体表面的一种特殊组织，主要包括表皮与周皮。其主要功能是防止陆生植物因蒸腾作用过大而引起内部组织脱水干枯，以及自然界的机械损伤或其他生物的危害等。在多年生植物中，保护组织在冬季可缓和气温的急剧变化或突然解冻。水生植物虽然没有干旱的威胁，但由于植物体中有大量的气室，所以需要有密封的表面结构，避免水分的过多渗入。在流水中生长的植物，还需有坚韧的表皮，以抵抗水流的动变效应等。

**表皮** 植物初生生长时所有器官最外面的细胞层，由于直接和周围环境接触，所以其上有各种结构以适应外界因素的影响，如表皮毛(见植物表皮)。

**周皮** 一种次生的保护组织，在茎和根进行次生加厚时，代替了表皮层以保护内部组织。周皮的木栓形成层向外分化出木栓层，到成熟时，成为具有栓质化的死细胞，胞内充满了空气，有很强的抵抗外界环境变化的能力。植物外部受伤以后，也常迅速形成周皮以保护内部组织，免受进一步的损害。

(李正理)

**变态学说 (doctrine of metamorphosis)** 解释植物器官发生的一种学说,认为植物体各种器官的形成与变异都是同源的。植物的子叶、营养叶、苞片,以及花的各部分之间没有真正的界线,它们都属于叶子的同一类型器官,因此叶子从开始发生到后来,也可以变成花萼、花冠、雄蕊等,也可由花的这些部分转变成叶子。

变态学说是由德国文学家和哲学家 J.W.歌德于 1790 年,在德国植物学家 K.F. 沃尔夫研究茎生长点及叶子起源的基础上提出的。歌德在《植物的变态》一文中说明了植物器官的同源现象。

歌德根据个体发育的观点,认为变态表现出 3 种形式:① 规则的变态,植物从种子萌发的子叶开始,一直到开花结果,个体中连续地由一种形态变成另一种形态;② 不规则的变态,植物的发育顺序可出现倒退现象,例如茎上从生长叶子,过渡到开花,先形成萼片与花瓣,然后形成雄蕊,不过,有时雄蕊又可倒退变成花瓣,产生一种重瓣花;③ 偶然的变态,这主要是由于外界因素的干扰,特别是受到病虫害,往往干扰了植物的发生顺序。

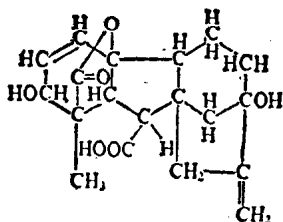
变态学说强调叶性器官的变形,用以说明植物体中各器官的变化,但没有全面地说明植物体的形态演变规律。所以 20 世纪以来,很多植物学家倾向用顶枝学说的观点来解释植物体各种器官的演化和发生,但是变态学说至今仍用来解释花部的形态变异等问题。

(李正理)

## C

**赤霉素 (gibberellin)** 一类主要促进节间生长的植物激素,因发现其作用及分离提纯时所用的材料来自赤霉菌而得名。

赤霉菌(*Gibberella fujikuroi*)是水稻恶苗病的病原菌,感病植株的高生长速率远远超过无病植株。1926 年日本黑泽英一用赤霉菌培养基的无细胞滤液处理无病水稻,产生了与染病植株相同的徒长现象,这提示赤霉菌中有促进水稻生长的物质。1938 年日本菰田贞治郎和住木谕介从赤霉菌培养基的滤液中分离出这种活性物质,并鉴定了它的化学结构。命名为赤霉酸(图)。1956 年 C.A. 韦斯特和 B. O. 菲尼分别证明在高等植物中普遍存在着一些类似赤霉酸的物质。到 1983 年已分离和鉴定出 60 多种。一般分为自由态及结合态两类,统称赤霉素。



赤霉酸(GA<sub>3</sub>)

赤霉素都含有(-)-赤霉素烷骨架, 它的化学结构比较复杂, 是双萜化合物。在高等植物中赤霉素的最近前体一般认为是贝壳杉烯。各种不同的赤霉素之间的差别在于双键、羟基的数目和位置。自由态赤霉素是具19C或20C的一、二或三羧酸。结合态赤霉素多为葡萄糖苷或葡萄糖基酯, 易溶于水。

赤霉素可以用甲醇提取。不同的赤霉素可以用各种色谱分析技术分开。提纯的赤霉素经稀释后处理矮生植物, 如矮生玉米, 观察其促进高生长的效应, 可鉴定其生物活性。不同的赤霉素的生物活性不同, 赤霉酸(GA<sub>3</sub>)的活性最高。活性高的化合物必须有一个赤霉环系统(环ABCD), 在C-7上有羧基, 在A环上有一个内酯环。

植物各部分的赤霉素含量不同, 种子里最丰富, 特别是在成熟期。

赤霉素最突出的生理效应是促进茎的伸长和诱导长日植物在短日条件下抽苔开花。各种植物对赤霉素的敏感程度不同。遗传上矮生的植物如矮生的玉米和豌豆对赤霉素最敏感, 经赤霉素处理后株型与非矮生的相似; 非矮生植物则只有轻微的反应。有些植物遗传上矮生性的原因就是缺乏内源赤霉素(另一些则不然)。赤霉素在种子发芽中起调节作用。许多禾谷类植物例如大麦的种子中的淀粉, 在发芽时迅速水解; 如果把胚去掉, 淀粉就不水解。用赤霉素处理无胚的种子, 淀粉就又能水解, 证明了赤霉素可以代替胚引起淀粉水解。赤霉素能代替红光促进光敏感植物莠苜种子的发芽和代替胡萝卜开花所需要的春化作用。赤霉素还能引起某些植物单性果实的形成。对某些植物, 特别是无籽葡萄品种, 在开花时用赤霉素处理, 可促进无籽果实的发育。但对某些生理现象有时有抑制作用。

关于赤霉素的作用机理, 研究得较深入的是它对去胚大麦种子中淀粉水解的诱发。用赤霉素处理灭菌的去胚大麦种子, 发现GA<sub>3</sub>显著促进其糊粉层中 $\alpha$ -淀粉酶的新合成, 从而引起淀粉的水解。在完整大麦种子发芽时, 胚含有赤霉素, 分泌到糊粉层去。此外, GA<sub>3</sub>还刺激糊粉层细胞合成蛋白酶, 促进核糖核酸酶及葡聚糖酶的分泌。

赤霉素应用于农业生产, 在某些方面有较好效果。例如提高无籽葡萄产量, 打破马铃薯休眠; 在酿造啤酒时, 用GA<sub>3</sub>来促进制备麦芽糖用的大麦种子的萌

发；当晚稻遇阴雨低温而抽穗迟缓时，用赤霉素处理能促进抽穗；或在杂交水稻制种中调节花期以使父母本花期相遇。

(崔滋)

chusheng jiegou

**初生结构 (primary structure)** 植物的胚、茎端或根端的顶端分生组织细胞经过分裂、分化和生长形成的结构。由表皮、薄壁组织和维管组织组成。

维管植物，由茎或根的顶端分生组织细胞所衍生的细胞，分化为原表皮、基本分生组织和原形成层等 8 部分初生分生组织。随着细胞的不断分化，它们分别发育为表皮、薄壁组织和维管组织组成的初生结构。植物体在形成初生结构过程中，根、茎、叶、花、果实和种子等器官的生长和增大，称为初生生长。裸子植物和大部分双子叶植物以及少数蕨类和单子叶植物的根和茎，在初生结构形成后，由于形成层的活动，产生次生维管组织；木栓形成层的活动，产生周皮，从而形成植物体的次生结构。

维管植物的各器官中，由于维管组织在薄壁组织内排列的方式不同，形成不同的初生结构形式。就是同一种器官，在不同植物种类和类群之间，其初生结构也不完全相同。例如松柏类和双子叶植物茎的节间，维管组织呈中空的柱状，中央有髓，外部为皮层，柱状的维管组织可被不同宽度的薄壁组织(髓射线)径向分割。

一般种子植物的幼苗，草本双子叶植物和单子叶植物茎的节间，维管组织一般成束地分散在薄壁组织中。大多数维管植物根的初生结构比较一致，维管组织形成实心柱，外面由皮层薄壁组织所包围，仅在少数植物的根中，维管组织的中央具有髓。

初生结构是低等维管植物和草本植物植物体的主要组成部分，担负着吸收、光合、蒸腾和生殖等重要功能。具有次生生长的植物，由于次生结构的产生使根和茎不断增粗。但是，它们的茎端和根端的顶端分生组织细胞，始终保持着周期性的分裂活动，不断形成新的初生结构。

(胡正海)

chuandi xibao

**传递细胞 (transfer cell)** 植物体内特化的薄壁组织细胞，其细胞壁向内突起，壁上有丰富的胞间连丝穿过，细胞内有较多的线粒体。传递细胞一般分布在植物体内物质转移的关键部位(如子叶节、茎节、小叶脉及筛管或导管周围等)，有分泌、吸收和短距离运输等功能。

J. B. 费歇尔在 19 世纪就已观察到瓜类叶子的小叶脉中有某种特殊的伴胞，可将叶肉组织细胞中产生的光合产物运输到小叶脉中去，当时他称这种细胞

为“中间细胞”。20世纪60年代后期,应用超薄切片技术和电子显微镜研究,才肯定了这些细胞的结构特征与功能,改称为传递细胞(或转输细胞)。

**特征** ①具内突生长的细胞壁,这是初生壁或一种没有木质化的次生壁,壁的内突使包围着细胞质而紧贴细胞壁的质膜面积随着增大,例如紫花豌豆(*Pisum arvense*)小叶脉中的传递细胞,质膜面积可比同样大小而具光滑细胞壁的细胞质膜大10多倍。②具有较浓厚的细胞质,细胞核较大,有的成裂片状,线粒体和内质网丰富。③细胞壁之间有丰富的胞间连丝,这样大大增加了细胞间的直接输导能力。传递细胞虽然可以在普通光学显微镜下看到,但是它们细胞壁的较详细结构,只有在透射电子显微镜下,才能看清(图1)。

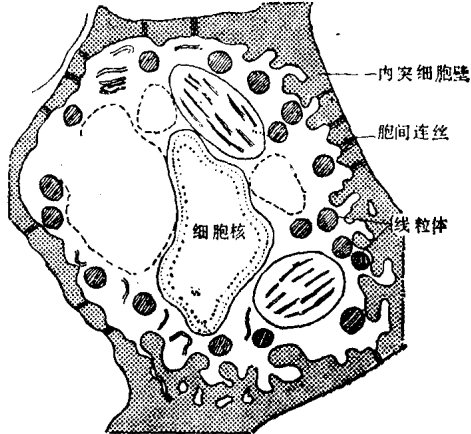


图1 一个传递细胞示意图

**分布** 传递细胞广泛地分布在种子植物中,苔藓植物与低等的维管植物,例如真蕨类,木贼等的叶迹,以及孢子体和配子体的接合部位也有。

有些水生或湿生植物,尤其是一些沉水生的植物,叶子表皮层细胞也有传递细胞的结构特征。

在植物营养体茎、叶表皮的各种分泌结构,例如各种腺毛,捕虫植物的分泌毛、排水器、蜜腺以及盐腺等处的细胞,也多形成为分泌特殊物质,运输水分和溶质的传递细胞。

茎的节部区域常可看到维管传递细胞。茎的木质部传递细胞一般与叶迹(叶维管束)紧密地结合,而韧皮部传递细胞则常位在叶隙的边缘。

根中一般传递细胞较少,不过很多植物的根部被线虫侵袭以后,往往形成一种多核的巨型细胞和合胞体,称为多核的传递细胞。豆科植物的根瘤中,寄生的被子植物,例如列当、菟丝子的吸器中,也有传递细胞。

被子植物的柱头细胞和花柱内的引导组织,胚囊中的助细胞、反足细胞和胚乳细胞,以及珠被绒毡层细胞和胚柄细胞等等,都具有传递细胞的特性。花药中的绒毡层细胞和花粉管壁,在某些时期也可成为传递细胞。有些禾本科植物颖果的糊粉层,也可成为传递细胞,称为“糊粉层传递细胞”。

传递细胞分布最多的是被子植物。其中在系统发育上先进的分类群,如菊目、川续断目、茜草目中更为常见。在茎的传递细胞中,双子叶植物比单子叶植

物多见,草木的比木本的多。细胞壁内突的传递细胞的有无,常可作为被子植物某些科属分类的一种依据。

**类型** 1969年 B.E. S. 盖宁和J.S. 佩特将小叶脉中传递细胞所在的部位,以及细胞中内脊分布的情况,分为4种类型:① A型细胞,被认为是特化的伴胞,整个细胞周围的细胞壁都有内突生长,不过,靠近筛分子的壁上突入较少。

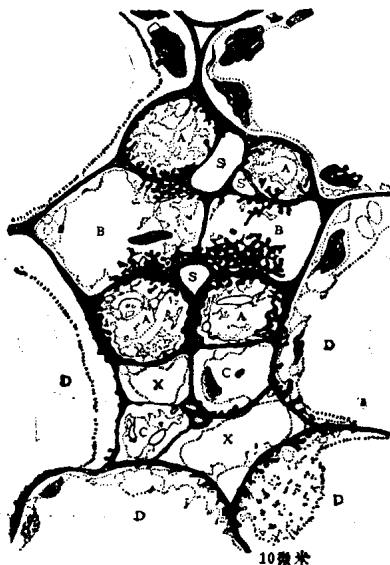


图2 叶子小脉中的A、B、C、D  
型维管传递细胞  
S 筛分子 X 管胞

② B型细胞,一种特化的韧皮部薄壁组织细胞,它与筛分子或A型细胞紧靠的细胞壁部分,内突生长最为发达。

③ C型细胞,特化的木质部薄壁组织细胞。④ D型细胞,作为木质部分界的维管束鞘细胞(图2)。C型与D型传递细胞都在木质部,其细胞壁的内突生长,一般只限于与管状分子直接接触的部分。现还发现了其他类型的传递细胞。

不过,在各种植物中,传递细胞的细胞壁内突形式并不一致。有的为线状结构,或“Y”型突起,或者突起较短成乳突状。同一植物中的传递细胞,其壁结构也可能完全不同。

**发育** 传递细胞的发育,目前还不知道不多,传递细胞在维管组织中发育较早,在木质部中,当管状分子分化以后,便可看到传递细胞,而韧皮部的

传递细胞则在邻近的木质部分子开始木质化以前几天,细胞壁的内突生长就已充分发育。一般紧靠地下茎顶端,邻近原生木质部和后生木质部的薄壁组织细胞,其细胞壁首先内突生长,向着基部细胞内突生长逐渐减弱。这是由于木质部传递细胞到了发育后期,细胞质开始退化,细胞壁的内突生长因而也开始减退。

**人工控制** 有人认为所有种子植物都可能发育传递细胞的能力,只是有的成为潜在的形式。如果适当增加溶质运输的某种压力,则可能促使传递细胞的发育。如多花山柳菊生长在较高浓度的营养液中,传递细胞细胞壁的内突生长就较多而且复杂,如果生长在水里,则很少内突生长。又如叶子在黑暗下生长,或者斑叶的无绿色区域,或者白化突变型的叶子,都不能发育出传递细胞。

另外,如果在缺乏 $\text{CO}_2$ 的条件下,莴苣幼苗木质部内的传递细胞就大为减少。当这种幼苗又放回到有 $\text{CO}_2$ 的空气中,则木质部中又可逐渐发育出传递细

胞。又如向日葵幼苗培养在缺铁的培养基中, 1~3 天以后, 靠近根前端发生大量根毛, 而大多数表皮细胞, 甚至靠近表皮层的皮层细胞, 也都可转化成传递细胞。传递细胞的发育与组织中溶质运输之间有一定的相关关系。

**功能** 一般认为传递细胞是一些密集输送溶质的细胞, 其原生质体具有非常高的表面-体积比例, 使这些细胞的吸收、分泌以及与外界交换的表面积增大, 从而增加了它的生理活动能力。例如豌豆幼苗韧皮部传递细胞的分化早期, 在内质网上就表现出强烈的腺苷三磷酸酶(ATPase)活动, 而有些反应产物, 则沉积在液泡膜和质膜上。当韧皮部传递细胞成熟, 细胞壁发生及内突生长时, 质膜和核膜上的酶都有强烈活性。

在很多高等植物中, 有人按传递细胞的功能将其分为 4 种形式: ① 从外界环境中吸收溶质, 例如沉水生叶子的表皮层的传递细胞; ② 分泌溶质到外界环境, 例如各种蜜腺和其他腺体; ③ 从周围组织细胞吸收溶质, 例如维管薄壁组织细胞、吸器、胚囊和胚中的传递细胞; ④ 分泌溶质到周围组织细胞, 例如有些雄蕊的绒毡层, 根瘤的中柱鞘细胞等。

#### 参考书目

李正理、张新英著:《植物解剖学》, 第六章, 传递细胞, 高等教育出版社, 北京, 1983。

(李正理)

chunhua zuoyong

**春化作用 (vernalization)** 低温对越冬植物成花的诱导和促进作用。冬性草本植物(如冬小麦)一般于秋季萌发, 经过一段营养生长后度过寒冬, 于第二年夏初开花结实。如果于春季播种, 则只长茎、叶而不开花, 或开花大大延迟。这是因为冬性植物需要经历一定时间的低温才能形成花芽。冬性作物已萌动的种子经过一定时间低温处理, 则春播时也可以正常开花结实。春化作用一词即由此而来。冬性禾谷类作物(如冬小麦); 二年生作物(如甜菜、萝卜、大白菜)以及某些多年生草本植物(如牧草), 都有春化现象, 这是它们必须等到翌年才能开花的基本原因。

**发现** 中国农民早就有用低温处理种子的经验。如“闷麦法”, 就是把萌发的冬小麦种子装在罐中, 放在冬季的低温下 40~50 天, 以便于春季播种时, 获得和秋播同样的收成。

1918 年德国植物学家 G. 加斯纳发现黑麦有冬性和春性之分。春黑麦不需要经过低温时期就可以抽穗, 因此可以春播。而冬黑麦则需在发芽前后经过一段 1~2 °C 的低温时期才能抽穗, 所以必须秋播。

1928 年苏联农学家 T. Д. 李森科发现: 禾谷类作物的冬性品种如不经低温, 则长期处于分蘖阶段而不拔节开花。如将黑麦、小麦和大麦的种子播种在积雪的田间经受一段时间的自然冷冻后, 就能拔节开花。把刚刚发芽的冬性禾谷类

种子在播种之前用  $0 \sim 5^{\circ}\text{C}$  冷冻一定天数,则不论何时播种,均能正常拔节。他和他的同事把这种低温处理方法应用于农业生产,并称之为“春化”。1935年李森科提出了植物“阶段发育学说”,认为春化阶段是一年生禾谷类作物的个体发育的第一阶段。

**温度要求** 对大多数需经低温才能开花的植物,  $1 \sim 2^{\circ}\text{C}$  是最有效的春化温度,但只要低温持续时间足够长,  $-1 \sim 9^{\circ}\text{C}$  都有效。

**其它条件** 除低温外,春化作用还需要氧、水分和糖类(呼吸作用的底物)。干种子不能接受春化,种子春化时的含水量一般需在 40 % 以上。离体胚在有氧、水分和糖类(呼吸作用的底物)的情况下,才能起春化响应。

**春化与光周期** 很多二年生植物的成花,既要经过春化,又需要长日照。其中某些植物,春化与光周期两种效应可以互相影响或代替。如甜菜开花要求春化和长日,在长日下春化有效温度的上限可以提高,在连续光下,  $12 \sim 15^{\circ}\text{C}$  也可开花。另一方面,春化时间延长,则在短日下也能成花。即春化与长日照二者可互相代替。成花不需低温的长日植物菠菜,经低温处理后,在短日下也能开花。

**可逆性** 春化作用在未完全通过前可因高温(  $25 \sim 40^{\circ}\text{C}$  )处理而解除,称为脱春化。脱春化后的种子还可以再春化。有的植物在春化前热处理会降低其随后感受低温的能力,这种作用称为抗春化,或预先脱春化。

**严格程度** 许多二年生植物(如甜菜、萝卜、胡萝卜、天仙子等)必需经一定天数的低温才能成花,否则一直处于营养状态。而许多一年生植物成花对低温的要求则不是绝对的。例如黑麦湿种子经几周低温处理,于 7 周后开花,而不经低温处理也能开花,只是开花时间延至 14 周以后。

**响应时期** 因植物种类而异。冬小麦在胚胎期就对低温起响应,天仙子则必须在植株长到一定大小之后才能起响应。

**机理** 1939年 G.梅尔歇斯根据嫁接试验提出,春化后植物体内可能产生一种传递春化状态的物质,称为春化素。但是春化素的提取和分离一直不成功。

春化过程中,感受低温的部位分生组织中的RNA和蛋白质含量增加,代谢也发生顺序性变化。春化效应还可经细胞分裂传递给子细胞。

**赤霉素** 处理能使许多冬性一年生植物和二年生植物(如天仙子、胡萝卜、甘蓝、萝卜等)不经低温而抽苔成花。菊、延龄草等多种植物经春化后赤霉素含量增加。而且用赤霉素生物合成的抑制剂处理植株,会抑制春化作用。以上现象提示赤霉素在春化中起作用。但另一些植物的情况相反,因而难以做统一解释。

**农业意义** 春化要求是植物成花对低温的响应,是影响植物物候期和地理分布的重要因素。引种时需注意所引植物种或品种的春化要求。对种子作春化处

理,可以在春天播种冬小麦品种,在小麦越冬困难的北方寒冷地区有应用价值。对于开花对品质不利的洋葱,在春季种植前高温处理越冬贮藏的鳞茎,以降低其感受低温的能力,可以防止在生长期中因通过春化而开花,从而得到较大的鳞茎。

#### 参考书目

H. Suge, *Role of Vernalization in Crop Production*, In: *Crop Physiology*, 79—109, ed., U. S. Gupta, Oxford & IBH Publ. Co., New Dehli, Bombay, Calcutta, 1978.

(任锡畴)

cisheng jiegou

**次生结构 (secondary structure)** 裸子植物,大多数双子叶植物和某些蕨类植物中,由根和茎的维管形成层和木栓形成层产生的结构。

植物体产生次生结构使茎和根加粗的过程,称为次生生长。在次生生长中,由于维管形成层的活动,其衍生细胞向外分化形成次生韧皮部,向内形成次生木质部,共同组成次生维管组织。维管形成层的不断活动,次生维管组织逐渐增多,从而使根和茎原来的外围初生组织,如表皮、皮层受到挤压。此时,在根中一般由中柱鞘、在茎中由表皮或皮层的细胞转化为木栓形成层。木栓形成层向外产生木栓层,向内产生栓内层,共同组成周皮。周皮以外的表皮和皮层被挤毁,而由周皮代替了表皮起着保护作用。

通常在温带生长的裸子植物和木本双子叶植物,由于维管形成层每年的周期性活动,在其茎和根内形成大量的次生结构。从外至内由周皮和次生维管组织组成,而其初生结构一般都被挤毁。

单子叶植物一般缺少次生结构,但其中有些种类,如龙舌兰属(*Agave*)植物等,它们可以由茎内维管束外围的薄壁组织中发生形成层状结构,产生次生维管组织。

有些植物具有异常的次生生长,产生异常的次生结构。它们的形成层发生或活动不同于正常形成层,也有的形成层的位置正常,但所产生的次生木质部与次生韧皮部的分布特殊;其形成层除正常地向外产生次生韧皮部外,在向内产生次生木质部的同时,也产生次生韧皮部,如马钱属(*Strychnos*)。还有的在正常维管束外围的薄壁组织中,连续产生多个同心圆式排列的形成层环,形成次生维管组织,如藜科(*Chenopodiaceae*)植物。

次生结构可增强植物体的支持,输导和贮藏等功能。在植物演化过程中,对种子植物征服陆地起了重要作用。同时,研究次生生长的规律,在木材、橡胶、生漆、树脂等利用上也具有重大的意义。

(胡正海)