



植物个体发育



朱 激 主编

科学出版社

内 容 简 介

本书是1980年北京植物学会举办的“植物个体发育”系统讲座的讲稿。原讲座的八讲，即本书的八章：一、植物个体发育过程中细胞分化的基本规律；二、种子的形态和结构；三、种子的萌发和幼苗的形成；四、植物顶端分生组织和初生生长；五、维管形成层和次生生长；六、花的结构和发育；七、果实和种子的形成；八、植物组织培养中的形态发生问题。本书可供中等文化程度的植物学工作者、中学和大专院校生物、医、农专业的师生以及广大植物学爱好者参考。

植 物 个 体 发 育

朱 敬 主编

责任编辑 王龙华 张继红

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院开封印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1984年4月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1984年4月第一次印刷 印张：6 7/8

印数：0001—7,550 字数：154,000

统一书号：13031·2522

本社书号：3461·13-8

定价：0.90 元

前 言

本书是1980年北京植物学会举办的“植物个体发育”系统讲座的讲稿。这个讲座得到北京市广大中学生物学教师的支持，认为对提高中学生物学教学起到了较好的效果。我们应广大听众的要求，将这个讲座的讲稿整理出版。本书共八章，分别由原讲座的负责人执笔和整理。

被子植物是植物界中发展最高等和现代植被中最繁茂的类群，也是人类所必需的生活资料的主要来源。被子植物有二十多万种，它们多种多样，体态万千，组成了绚丽多彩的自然景观，也在调节生态环境的平衡中起着重要的作用。尽管被子植物的形态、大小和分布有着千变万化，但它们的结构和发育过程仍然存在着共同的规律，这种共同性决定于它们在进化上有着共同的起源，本书就是介绍被子植物个体发育的共同规律，着重于它的形态发生。

植物个体发育是农业生产中的重要问题，因为一切经济植物的栽培目的无不是要求植物有最良好的发育，从而获得营养体或果实和种子的最大生产力。因而一切栽培措施都是为植物的个体发育创造最合适的条件。植物个体发育也是一切植物科学的基础知识，因为从事植物科学的研究必须首先了解研究对象的结构和发生的规律。植物个体发育也是我们了解自然界，建立辩证唯物主义世界观所必要的基本知识。这是不难理解的，因为人的正确思想总是在和自然及社会的实际事物和工作接触后才能产生的。读点植物学可以提高我们对整个自然界的认识，帮助了解整个自然界的发展规律。

因此，本书不仅基层的农业技术干部、中学生物学教师、生物学工作者可以参考，对广大读者来说也是一本增长植物学基本知识的读物。

北京大学生物系 朱 骝

目 录

前 言..... (iii)

第一章 植物个体发育过程中细胞分化的基本规

律.....朱 激 (1)

第二章 种子的形态和结构.....高信曾 (18)

第三章 种子的萌发和幼苗的形成.....高信曾 (42)

第四章 植物顶端分生组织和初生生长

.....李正理 张新英 (60)

第五章 维管形成层和次生生长

.....李正理 张新英 (96)

第六章 花的结构和发育.....胡适宜 (119)

第七章 果实和种子的形成.....胡适宜 (159)

第八章 植物组织培养中的形态发生问题

.....朱 激 (188)

第一章 植物个体发育过程中 细胞分化的基本规律

朱 激

细胞是有机体结构和功能的基本单位，一切有机体无不
由细胞所组成。植物的个体发育就是细胞活动的综合的结
果。因此，在具体讨论植物个体发育过程中的形态发生之
前，先谈一谈植物细胞分化的基本规律，作为本书的一个导
言。

一、植物的个体发育与形态发生

（一）什么叫个体发育与形态发生

我们所见到的形形色色的植物界，它们的一切成员，不
论是单细胞的藻类，还是高达百米的巨大乔木，它们每时每
刻都在进行着生命活动。它们生长发育、新陈代谢、繁殖后
代，永不停止，综合成生物界生命的长河。但是，任何一种
植物的个体总是循序地经历着发生、生长、发育和生殖，直
至最后死亡的过程。植物一生所经历的生命活动的周期就称
为个体发育。

植物个体发育中使我们最能直接观察到的和最能反映出
发育变化的是植物体的发生和分化。例如，从种子萌发而形
成幼苗，再长成植株和开花结实。这种植物体及其器官的结

构形成过程用专门的术语来说就叫做形态发生。

(二) 怎样研究形态发生

植物形态发生问题是植物学中最早进行研究的问题之一。虽然关于植物体及其器官形态发生的观察已积累了大量资料，但是当涉及其原因时，就表现出这是很复杂的问题，直到现在还不能具体说明控制这一过程的机制。

目前研究形态发生问题至少可以从三个方面着手进行。第一，遵循植物个体发育的时间顺序来研究它的形态发生的规律，例如，根据小麦不同的生育期研究生长锥的分化。第二，从环境条件对形态发生的影响来研究，例如，从日照长度来研究对植株形态和生殖器官形成的作用，即光周期现象。第三，从植物体内部的某种活动系统来研究形态发生问题，例如，植物的光敏色素系统在花的诱导中的作用。当然这三个方面是有密切联系的，但可以从不同的角度去探索。本书主要介绍第一方面的问题。

二、植物个体发育过程中细胞的

增殖和分化

(一) 细胞的增殖和分化是植物体形态建成的基础

在本章的开始就说到细胞是组成有机体的结构和功能的单位，整个植物体就是由这样的单位增殖和分化而发育起来的。植物体的形态发生的基础就是细胞的增殖和分化。细胞的增殖就是通过细胞分裂增加细胞的数目，细胞的分化是指

细胞从一种状态到另一种状态的改变，及这种变化的过程。

细胞的增殖和分化是植物体形态发生的基础是不难得到直接证明的。现代植物组织培养的技术，可以从胡萝卜根的培养物中分离出单个细胞加以培养。在显微镜下可以观察胡萝卜单细胞的分裂和分化，直至形成幼小植株的雏型——胚状体，即类似胚的结构。图 1 - 1 就是根据连续拍摄的照片

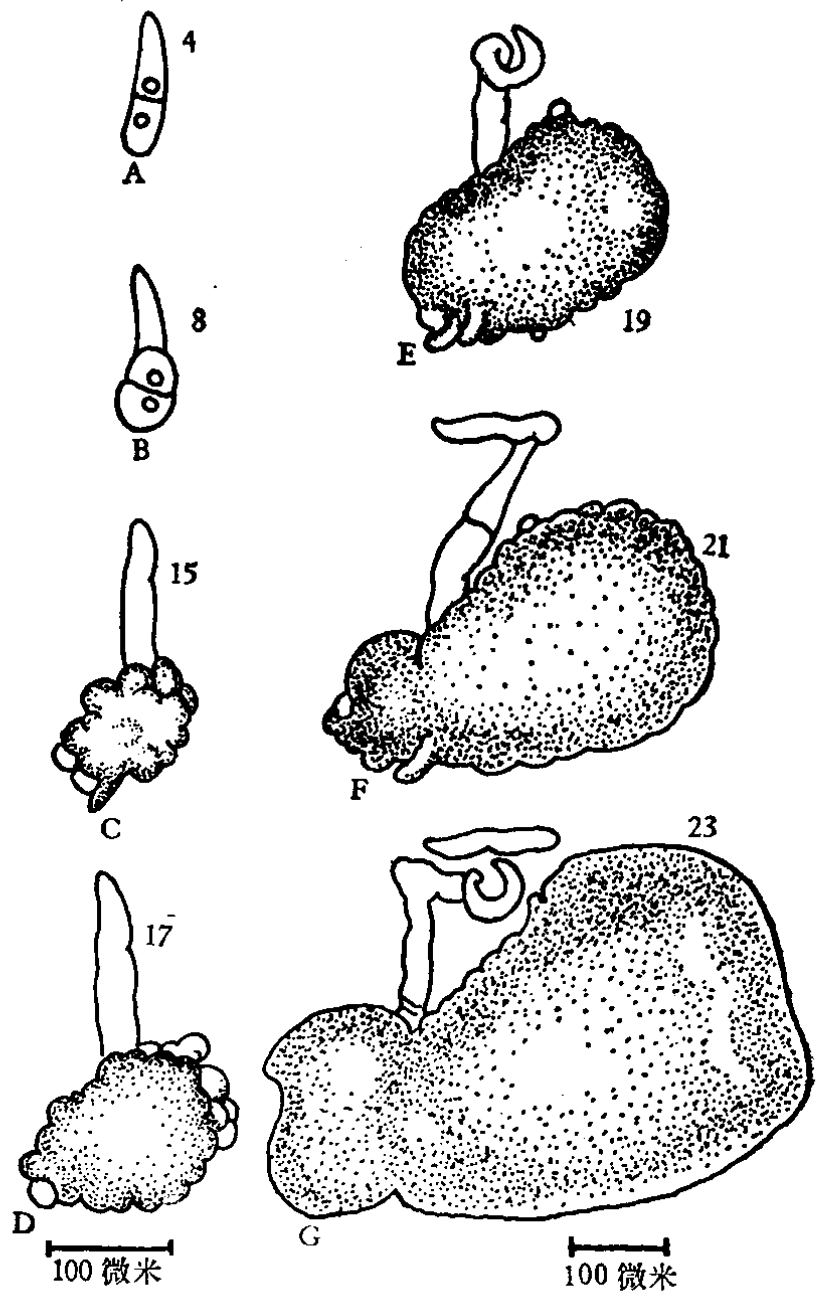


图 1 - 1 从胡萝卜根的培养物分离的单细胞形成胚状体的过程
(图角上的数字表示培养的天数)

绘制的胡萝卜胚状体的发生过程。单细胞经培养4天后进行第一次细胞分裂。这是一次不均等的分裂，其子细胞就有了分化，这一点从它们进一步发育的命运中可以看出。培养8—17天可以看到不均等分裂的两个细胞中，一个发育为胚，另一个经几次分裂形成薄壁组织细胞状的细胞群，这些细胞有些象胚柄的性质。由此可见，从离体的单细胞至胚状体的形成就是基于细胞的增殖和分化。一切植物体及其器官的形态发生也是这样的。

在形态发生的资料中常常把生长和分化作为相区别的过程来讨论的。在植物体的整体、器官、组织和细胞水平上，量的增长过程都称为生长。在植物体及其器官的分化中实际上既包含细胞的增殖和生长，也包含细胞的分化，所以这里没有把生长单独提出来讨论。

(二) 细胞周期和细胞的分化

前面所描述的胡萝卜胚状体的发育和受精卵的发育是相似的，在发育的最初几天内一个胚只有两种类型的细胞，即胚本体的细胞和胚柄的细胞。当胚发育成幼苗时，至少包括十几种不同类型的细胞，这些类型的细胞从何而来的呢？这就是细胞分化的结果。严格地说，没有一个细胞是永久“不分化”的，它迟早是要发生变化的。

细胞分化总是和细胞分裂密切联系的，因为在许多情况中可识别的细胞分化在细胞分裂时已预定了，所以细胞分化的决定因素必然在分裂时，甚至分裂前已获得。禾本科植物叶的表皮中的气孔器的形成便是一个很典型的例子。保卫细胞的母细胞是一次不均等分裂的产物，它的位置一旦确定，则保卫细胞和付卫细胞互相的位置就确定了。由此可见保卫细

胞的分化决定于不均等的细胞分裂的位置；至少在这种情况下没有细胞的分裂就没有细胞的分化（图 1 - 2）。

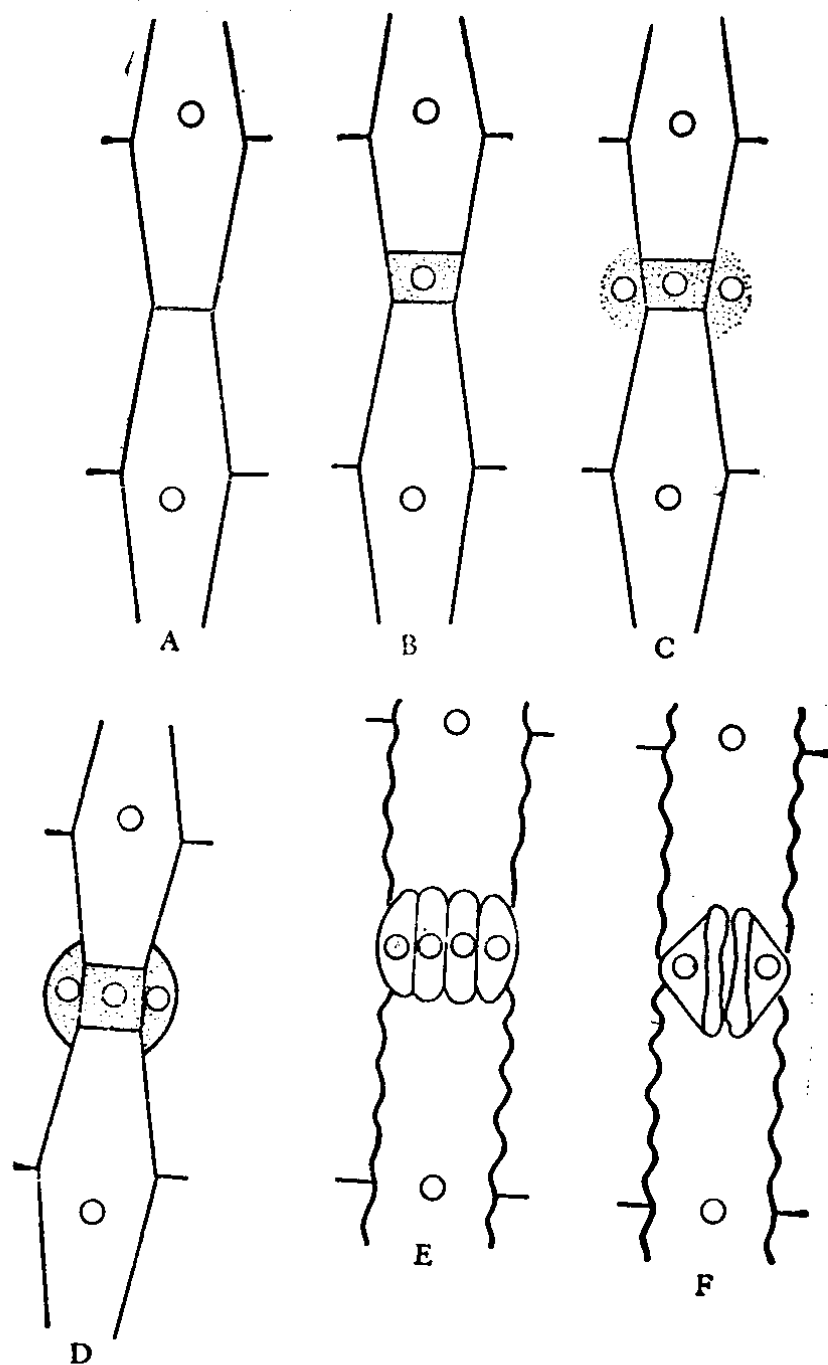


图 1 - 2 玉米叶表皮中气孔器形成的过程

一个有丝分裂的细胞从细胞活动的全过程来看，只是一个连续的活动中的一个时期。细胞经过一次增殖认为是经历了一次细胞的周期。现在经过采用各种新技术的研究，已经

清楚地了解细胞周期包括四个时期，即 G_1 期（DNA 合成准备时期），S 期（DNA 合成时期）， G_2 期（有丝分裂准备时期），M 期（有丝分裂时期）。细胞间期，包括 G_1 、S 和 G_2 期，是活跃地进行 DNA、RNA 及蛋白质合成的时期。处在细胞周期中的细胞，它的代谢活动必然引起细胞的分裂，但无可见的分化。一个脱离了细胞周期的细胞，它的代谢活动将引起细胞的分化，实现细胞的某种特有的功能，直至死亡。脱离了细胞周期的细胞也可重新进入细胞周期，但需要经历某种代谢和细胞结构上的改变（图 1-3）。因此细胞的分裂和细胞的分化是既有区别又相互联系的过程。细胞分裂时不进行细胞功能的特化，分化后的细胞在执行特化功能时不进行分裂。一个分裂细胞是处于细胞周期之中，一个分化的细胞是处于脱离了细胞周期的状态。但细胞分化的预定性往往在细胞周期中就形成了。

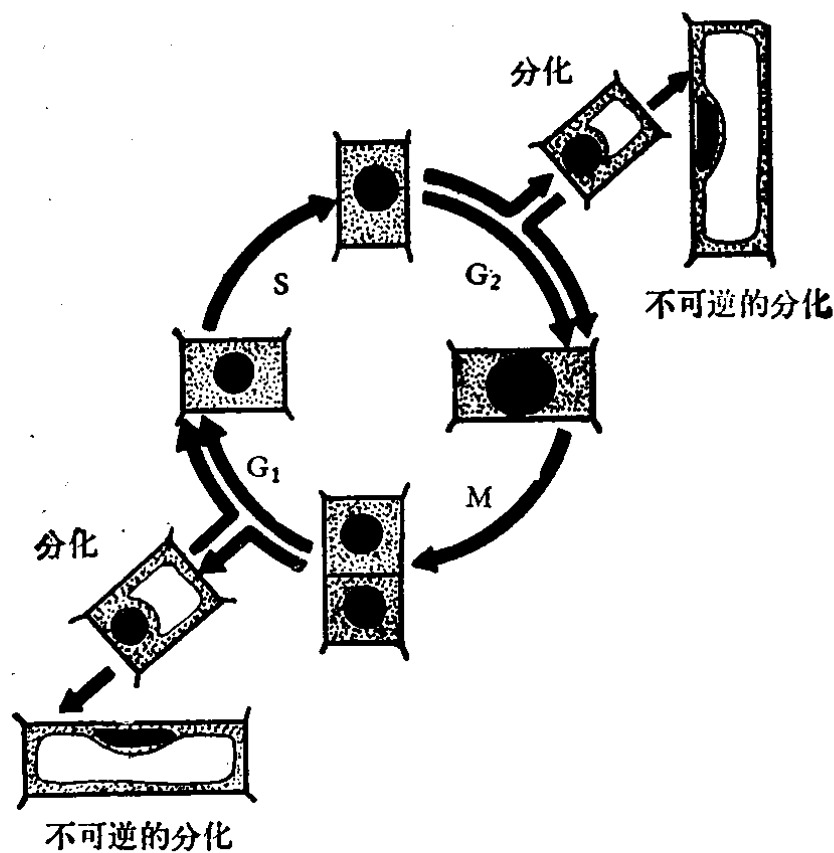


图 1-8 细胞周期和细胞分化之间相互关系的图解图

(三) 形态发生可能的控制机理

以细胞分裂和细胞分化为基础的植物形态发生表现出有相当严格的程序和规律，说明这是一个受控制的过程。这种过程是如何被控制的，现在还不能作出明确的解释。但综合许多方面的知识可以作出一些设想。为了使我们认识到植物的这种发生规律并不是不可解释的和不可知的，在这里作一简单的介绍。

植物所有的生活细胞都具有遗传的全能性，这已被组织培养的实验所证实。现在大家都同意发育过程也就是 DNA 链上不同基因按一定程序的选择性的活化或阻遏。形态发生的基本问题也就是特定的基因的活化，使其某些遗传的信息得到表达，而实现细胞的特定的功能。但具体的在形态发生过程中涉及哪些基因以及如何活化和阻遏，在高等植物中迄今还是一无所知。

活化的基因如何在形态发生中表达出来？一种设想认为，由于基因的活化在细胞周期中允许分裂的细胞产生不同合成能力的细胞后代。这种细胞开始出现差别的信号可能是出现特殊的酶，这是在细胞周期中合成新的特异蛋白的结果。此外也可能某些内生激素在细胞周期中被合成和释放。细胞由于获得新类型的酶和激素，使细胞的代谢活动和结构发生变化。

在蛋白质合成程序中有一类在细胞内或细胞间起识别作用的蛋白质，即识别蛋白，在形态建成中有特别重要的意义。因为它能控制相互作用和结合，其中包括极性、细胞扩展方向或自溶，对已定型细胞的诱发性影响、同系细胞的结合或识别、不同类型细胞的结合和机能性的偶联等。

最后，细胞分化是在整个有机体中进行的，还必须受到整体植株或器官或细胞群的影响，使细胞分化在整体中协调，才能产生有规律的结构。

对于细胞分化的机理虽然仍不清楚，但许多实验显示，细胞分化在基因活动上可以分为两个阶段：第一是细胞变为已接受了或预定了特殊发育的命运，常常并不表现出外表的特化标志。但一旦建立了这种预定性就提供了稳定的分化能力。第二是表现阶段，即预定的细胞最后表现出分化的标志，常常和诱导因素相联系。这阶段与预定性形成阶段不一样，是不稳定的，在某种意义上是一个生理反应，容易被生物活性物质所调节。

三、植物个体发育中细胞分化的 几个基本标志

在植物个体发育中根据细胞分化的特点，可归纳出下面几个基本的标志。任何一个细胞的分化都必然涉及这几个方面的变化。

(一) 极 性

有机体在空间关系上有一个显著的普遍的特性，即常常表现为典型的两极分化，这种特性称为极性。从一个植物的胚来说存在胚芽和胚根两极，将来植物体形成茎叶系统和根系两个相对的部分。从一个维管束来说有上端和下端，表现出物质运输的方向性。从一个细胞来说也有极性，表现最明显的是单细胞生物，例如衣藻，一端有眼点和鞭毛，另一端

是圆形的基部。即使是从表面上看没有区别的薄壁细胞，一旦进行分裂时，常常表现出分裂轴有固定的方向，这也是细胞极性的表现。

已逝世的毕生从事植物形态发生工作的 辛诺特 (Sinnott) 曾说过，极性是分化的第一步。这话的意思是指只要有极性的存在就有分化。细胞分化中，极性无疑是十分重要的，而且经常是最早表现出来的一个分化的标志。

(二) 细胞分裂面的位置

在形态发生过程中细胞分裂除了提供新细胞以供建造新器官的需要外，也是细胞分化的前提。而且细胞分化的预定性也是在细胞分裂的基础上建立的。

在某些细胞离体培养中诱导胚状体的发生时，胚状体并不是从单细胞直接产生的，而是要经过几次细胞分裂，形成小的胚性细胞团。从胚性细胞团上的单个细胞才产生胚状体。这表明要经过几次分裂，胚状体的预定性才能建立。这是细胞分化和细胞分裂有密切联系的一个例子。

细胞分裂对细胞分化的影响，在植物细胞中还有一个重要的作用，这就是分裂面的方向和位置。由于植物细胞有坚硬的细胞壁，在细胞分裂末期所形成的细胞板的位置，就决定了以后子细胞之间的相互关系。众所周知的例子是禾本科植物叶表皮细胞中气孔器官的分化，韧皮部中筛管和伴胞的分化，某些植物根的表皮细胞中根毛的分化。这三个例子都产生于不均等的分裂，形成两个大小不等的子细胞，其中较小的一个子细胞在上述几个例子中分别形成气孔保卫细胞的母细胞，或根毛细胞，或伴胞。在一般结构的形态发生中细胞分裂面的位置也起着重要的作用。

(三) 细胞的伸展和细胞的形状

高等植物细胞的体积是相当小的，一般分生组织细胞只有1,000立方微米的大小。体积这样小的细胞所形成的组织或器官，就有巨大的内表面，以利于高速度的代谢活动和细胞与周围环境之间的物质交换。大的细胞是不活跃的，如薄壁的贮藏组织细胞。西瓜果肉的薄壁细胞几乎比分生组织细胞的体积大一百万倍之多。

在植物细胞分裂结束时，每个子细胞的体积约为母细胞的二分之一。此时细胞开始增大，达到一定体积后再行分裂。从分生组织衍生的细胞在分化为永久组织的细胞时，或多或少都有一个明显的伸展过程，一般情况下被称作细胞的生长。从细胞分化的角度来看，在植物体内恐怕没有一种细胞的伸展不和细胞质与细胞壁的分化联系的。因此，无疑细胞伸展是细胞分化过程的一个组成部分。

由于细胞伸展的方向、程度和细胞伸展的部位不同，造成细胞有多种多样的形状。关于分生组织细胞或薄壁细胞的形状早在十九世纪就有人注意到，当空间被同样的单位分割时，这个单位应是十四面体，包括八个正六边形和四个正方形。植物的髓和分生组织细胞接近这种理论的形状，平均也为十四面体，但没有象理论上的形状那样整齐（图1-4）。

从分生组织十四面体的细胞形成永久组织细胞时，细胞的形状发生各种各样的变化。这种形状的变化也往往是和细胞特化的功能相适应的。例如，茶树叶片中的石细胞有些象工字钢，起加强叶片机械支持的作用。细胞形状的变化也是细胞分化的一个标志。我们将在下面讨论不同类型细胞的形

状。这里需要强调的是在不同形状的细胞所组成的器官中，它们的排列是有一定的规律和互相协调的，只有这样才能保持器官特有的形态特征。例如，茶树扁平的叶片，叶肉细胞是由长的栅栏组织细胞和不规则的海绵组织细胞组成，由于有规则的排列叶片才能保持扁平的状态。

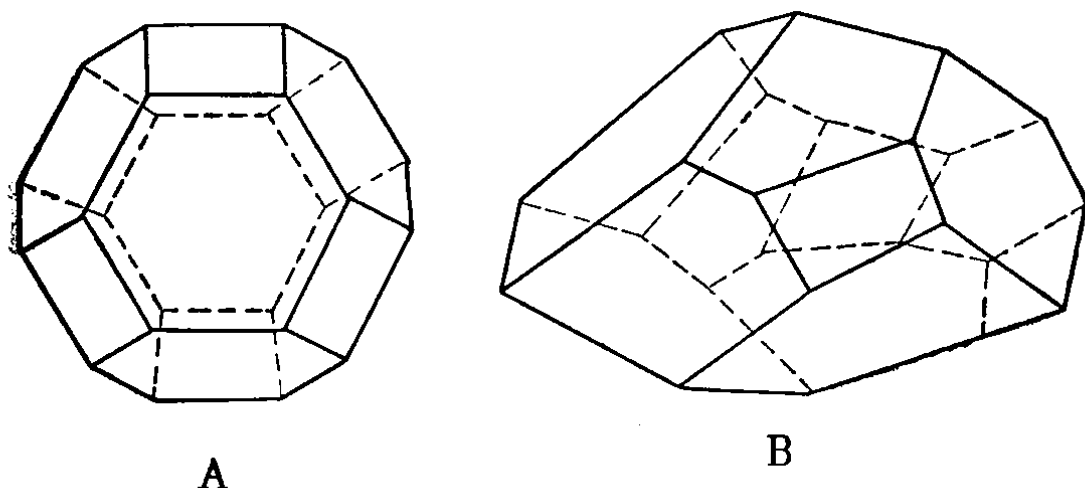


图 1-4 植物髓细胞和分生组织细胞的形状
A. 细胞的理论上的形状，正十四面体 B. 臭椿髓细胞的形状

(四) 细胞之间的相互关系

植物界进化过程中细胞之间曾发生各种联结的方式。在不同类型的植物中存在的细胞联结方式有：多核原生质团、网状团、细胞群体团、基质内细胞群、游离细胞和多细胞团。它们的结构特点和代表植物列于图 1-5。在进化过程经过各种植物中出现各种形式之后，在高等植物中最终确立了以多细胞团成为植物体细胞之间的固定的结构形式。这种细胞间的关系在细胞分裂时就确定了。多细胞团是以细胞壁使细胞互相连接的，细胞不能自由的移动，因此上述的极性、细胞分裂的方向和细胞的伸展等因素在植物形态发生中有着特别重要的意义。

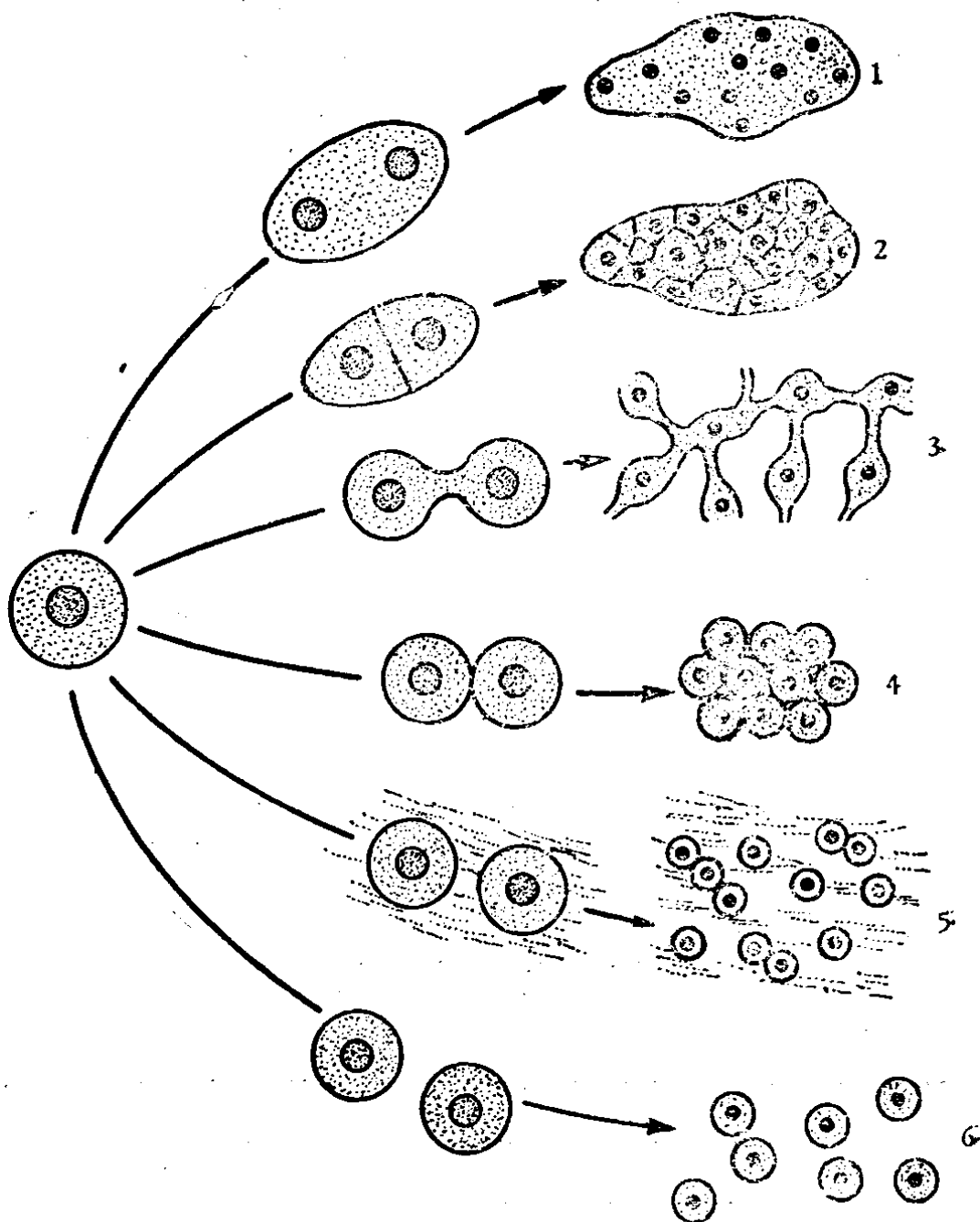


图 1-5 植物界中存在的细胞之间相互联结的各种形式

- 1.多核原生质团（如无节水绵、被子植物的胚乳） 2.多细胞团（如高等植物植物体的组织） 3.网状团（如 *Chrysarachnion insidi-ans*） 4.细胞群体团（如实球藻） 5.基质内细胞群（如蓝球藻、微胞藻） 6.游离细胞（如各种植物的孢子）

相邻细胞之间的关系是极为密切的，虽然它们为坚硬的细胞壁所分隔，但一般都存在细胞间连丝使原生质体互相沟