

植物异常结构 解剖学

胡正海 张泓 编著

高等教育出版社



植物异常结构解剖学

胡正海 张 泓 编著

高等教育出版社

内 容 提 要

本书是植物解剖学范围内的一本专著，在一般植物解剖学的基础上，主要介绍维管植物中异常结构的类型、分布、结构特征、发生发育过程以及系统演化的规律，并对异常结构与生理功能、影响异常结构分化的因素等方面进行了论述。本书是作者综合目前收集到的国内外有关异常结构的文献资料结合自己多年来的研究成果编著而成。全书共五章，约10万字，书中有插图103幅，书后附参考文献99篇。

本书是植物解剖学、植物分类学和经济植物学（特别是药用植物、材用植物和一些农作物）工作者的有益参考书，也可用作教材。

(京)112号·

植物异常结构解剖学

胡正海 张 泓 编著

高等教育出版社出版

新华书店总店北京科技发行所发行

河北省香河县印刷厂印刷

开本850×1168 1/32 印张 4.75 字数120 000

1993 年 4 月第1版 1993 年 4 月第1次印刷

印数0001—1120

ISBN7-04-002958-8/Q·156

定价3.20元

前 言

本书是植物解剖学范围内的一本专著，在一般植物解剖学的基础上，主要介绍维管植物中异常结构的类型、分布、结构特征、发生和发育过程以及系统演化的规律，并对异常结构与生理功能、影响异常结构分化的因素进行了讨论。

植物的异常结构在维管植物中，尤其是在双子叶植物中分布比较普遍，不同类型的异常结构在许多科的植物中存在。对异常结构的研究开始于19世纪中叶，至今已有150年左右，发表了大量研究报告，但尚未见专门的著作。本书是综合我们收集到的国内外有关异常结构的文献资料和自己的研究结果编著而成。为了更好地说明不同类型异常结构特征，每章都插入各种线图。这些图中，除部分来源于作者本人，大部分仿绘自其他作者论文的照片或线图。为了便于读者查阅所综述的论文的详细内容，在本书后附有99篇参考文献备查。

目前，由于对维管植物根和茎的正常结构类型的范围看法不一，因此，对异常结构要下一个严格的定义存在一定困难。本书所描述的异常结构，主要指维管植物体内一些通常少见的结构类型。希望读者提出宝贵意见。共同研讨，使之完善。

由于作者业务水平的限制，书中所述及的内容中缺点和错误可能不少，请广大读者提出批评和指正，以便进一步修改。

胡正海 张泓

1989年1月于西北大学植物解剖学研究室

目 录

第一章 引言	(1)
第一节 植物异常结构的概念	(1)
第二节 异常结构的研究概况	(2)
第三节 研究植物异常结构的意义	(3)
第二章 异常的初生结构	(5)
第一节 内生韧皮部	(5)
第二节 髓维管束	(8)
一、 在双子叶植物中的分布状况	(8)
二、 存在的部位	(11)
三、 结构和类型	(13)
四、 来源和发育	(16)
五、 系统演化	(20)
第三节 皮层维管束	(22)
第四节 双子叶植物的散生维管束	(27)
第五节 单子叶植物的初生加厚生长	(29)
第六节 其他初生异常结构	(32)
第三章 异常的次生结构	(33)
第一节 蕨类植物的次生结构	(33)
第二节 裸子植物的异常次生结构	(38)
第三节 双子叶植物的异常次生结构	(41)
一、 附加维管柱	(41)
二、 内涵韧皮部 (木间韧皮部)	(43)
三、 同心环状排列的异常维管组织	(59)
四、 次生木质部或髓中发生的异常结构	(99)
五、 异常的次生保护组织	(110)
六、 其他类型的异常结构	(118)
第四节 单子叶植物的次生生长	(120)

一、	次生结构的一般特征	(120)
二、	次生长过程	(122)
三、	次生保护组织	(123)
第四章	异常结构与生理功能	(124)
第一节	内生韧皮部和髓维管束的生理功能	(124)
一、	作为辅助的输导系统运输同化产物	(124)
二、	接受木质部中的运输物质	(125)
三、	控制顶端优势	(126)
第二节	藤本植物的异常结构与功能的关系	(128)
第三节	旱生植物的异常结构与功能的关系	(130)
第四节	贮藏器官的异常结构与功能的关系	(131)
第五章	影响异常结构分化的因素	(133)
第一节	遗传基因的控制	(133)
第二节	植物激素的作用	(133)
第三节	梯度诱导假说	(135)
参考文献		(137)

第一章 引 言

第一节 植物异常结构的概念

大多数蕨类植物和单子叶植物，在初生结构成熟以后，维管束中没有保留原形成层。因此，它们一般缺乏次生长能力，不形成次生结构。而在一般裸子植物和双子叶植物的轴器官中，当初生结构分化完成以后，在初生木质部和初生韧皮部之间保留的原形成层细胞转变成成为维管形成层，它向内产生次生木质部，向外产生次生韧皮部，使轴器官的直径不断加粗。后两类植物的轴器官内，维管柱也有多种类型，包括：初生维管组织和次生维管组织都是连续的维管柱；初生维管组织呈束状，而次生维管组织形成连续的维管柱；初生维管组织呈束状，次生维管组织也保持束状。上述这些结构特点都是常见的，属于正常的结构类型。

然而，在少数蕨类植物和单子叶植物的茎中，发现有次生的加粗生长。在一些裸子植物和双子叶植物中，其轴器官的次生长不同于上述常见方式，从而产生特异的结构图案，例如维管形成层在正常的位置，但是由它所产生的次生木质部和次生韧皮部，呈现出不正常的分布；一部分形成层是从不正常的位置上发生，从而形成分离的次生维管组织。由上述异常次生长所形成的特异结构，通常就称为异常结构(anomalous structure)。

由于对根和茎的正常结构类型的范围看法不一，因此，对异常结构要下一个严格的定义存在一定困难。例如藤本植物茎的次生维管组织往往被宽大的射线分隔成束，此种次生结构有人认为属于双子叶植物的正常结构类型，但也有人归入异常结构的范围。为此，一般所指的异常结构的概念，主要指一些通常少见的结构类型。

第二节 异常结构的研究概况

在植物解剖学的发展历史中,植物解剖学家很早就注意并研究植物的异常结构。根据文献记载,早在1840年,F. Unger发表的“双子叶植物茎的结构和发育”一文中,就已描述了异常的次生长。Hartig(1854)最早观察并报道南瓜属(*Cucurbita*)植物茎中具有内生韧皮部。Martins(1855)报道了商陆属(*Phytolacca*)植物茎中的异常次生加厚。Nageli(1864)、Radlkofer(1874)和Schenck(1893)先后研究了藤本植物茎的异常结构,并根据其结构特征划分为四种类型:半裂木质部群、全裂木质部群、不等量的木质部与韧皮部以及复合木质部群。以后,De Bary(1884)在《显花植物和蕨类植物营养器官比较解剖学》专著中,在前人工作的基础上,对植物异常结构的研究结果进行了总结和评述。Pfeiffer(1926)编著了《异常次生加厚生长》一书,他根据异常形成层的分化和活动方式,详细阐述了不同类型异常次生生长的规律,并将双子叶植物的异常结构归纳为八种类型。这些早期的植物异常结构研究虽然也涉及到它们的发育过程,但其主要内容仍局限于对成熟结构的观察。然而,这些研究结果对以后植物异常结构的研究产生较大的影响。

本世纪30年代以后,尤其是近30年来,对植物异常结构研究更为广泛,并且渗透到植物解剖学的各个领域,现简要列举如下:

发育解剖学方面:Joshi(1934、1935、1936)、Handa(1935、1937、1938)、Balfour(1965)、Philipson和Ward(1965)、Esau(1938、1969)以及Zimmermann和Tomlinson(1967、1970)等人,他们着重研究不同种类植物异常结构形成过程中,异常形成层的发生位置和活动方式。

比较解剖学方面,Joshi(1936、1937)对蓼科、藜科和苋科的许多种植物的异常结构进行比较研究,分析异常结构与系统

演化的关系。Metcalf和Chalk (1950) 合著的《双子叶植物解剖学》专著中, 归纳出有60多个科的植物中存在着异常结构。

木材解剖学方面: 许多木本植物的茎和根中存在内涵韧皮部。Chalk和Chattaway (1937) 研究和报道了具内涵韧皮部木材的鉴定特征。

生理解剖学方面: 近年来, Zamski和Tsivion(1977、1980) 等人用放射自显影的方法探讨内生韧皮部和内涵韧皮部在物质运输中的生理功能。

生态解剖学方面: 一些旱生植物和盐碱地植物的轴器官中具有多轮异常维管束或木间木栓, 研究证明这些异常结构与旱生的生态条件有关。

实验形态学方面: 近年来, 为了阐明异常结构形成的原因和影响因素, Sun (1955)、Dobbins (1971) 等利用在人工控制条件下, 分别研究激素和叶子对异常形成层的发生和活动的影

第三节 研究植物异常结构的意义

植物异常结构的研究, 具有一定的理论意义和实践意义。首先, 根据现有的植物异常结构研究资料分析, 植物的异常结构类型和发育方式是多种多样的。这些异常结构是植物长期适应某种生活习性, 生态环境或生理特性而产生的。因此, 从发育、生理、生态解剖诸方面对异常结构的研究, 不仅能说明植物的结构与功能、环境的一致性, 而且可以丰富植物解剖学领域的理论知识。

其二, 异常结构存在于蕨类植物、裸子植物、双子叶植物和单子叶植物的不同种类中。在有的科中, 几乎所有的植物种都具有异常结构; 而在另一些科中, 仅存在于某些属或个别植物种内。对近缘科、属内的异常结构进行比较研究, 并结合这些植物的其他特征分析, 可以为植物的系统演化提供依据。

其三，许多植物的异常结构的发生涉及到细胞的脱分化，其发育又涉及再分化。因此，这方面的研究结果既可说明在整体植物中，细胞脱分化和再分化的规律，进一步了解植物细胞的全能性。同时，也可对植物的营养繁殖，如插枝、嫁接等，以及创伤愈合等实际问题提供一定的科学依据，有利于发挥自然状态下生长着的植物的潜在分生能力。

此外，许多经济植物，如药用植物、材用植物以及一些农作物，其中有些具有异常结构。为此，这些异常结构特征可以作为植物药材，木材的显微鉴别特征。

以植物组织学为基础的木材鉴别

木材鉴别是植物组织学的一个重要应用。木材的鉴别主要依据木材的组织构造特征。木材的组织构造特征包括木材的宏观特征和微观特征。宏观特征是指木材的色泽、纹理、硬度、重量等。微观特征是指木材的细胞结构、细胞壁厚度、细胞腔大小等。木材的鉴别主要依据微观特征。木材的鉴别主要依据木材的组织构造特征。木材的组织构造特征包括木材的宏观特征和微观特征。宏观特征是指木材的色泽、纹理、硬度、重量等。微观特征是指木材的细胞结构、细胞壁厚度、细胞腔大小等。木材的鉴别主要依据微观特征。

木材的鉴别主要依据木材的组织构造特征。木材的组织构造特征包括木材的宏观特征和微观特征。宏观特征是指木材的色泽、纹理、硬度、重量等。微观特征是指木材的细胞结构、细胞壁厚度、细胞腔大小等。木材的鉴别主要依据微观特征。木材的鉴别主要依据木材的组织构造特征。木材的组织构造特征包括木材的宏观特征和微观特征。宏观特征是指木材的色泽、纹理、硬度、重量等。微观特征是指木材的细胞结构、细胞壁厚度、细胞腔大小等。木材的鉴别主要依据微观特征。

第二章 异常的初生结构

在双子叶植物茎的初生结构中，其维管组织排列有两种常见类型：一是维管组织呈束状，排列成一轮；二是维管组织呈连续维管柱。但是，在一些双子叶植物茎中，维管组织的排列异常，如有些种类中，除了正常的维管柱以外，还有皮层维管束或髓维管束；有的植物其维管束内侧又形成内生韧皮部；还有一些双子叶植物的茎内存在类似单子叶植物茎中的散生维管束。此外，少数裸子植物的初生结构和单子叶植物的根或茎中，也产生不同程度的结构变异。

第一节 内生韧皮部

在一些双子叶植物的茎中，于木质部内缘或髓的周围有束状的或连续成轮状的韧皮部。这种韧皮部称为内生韧皮部(internal phloem)。

根据文献记载，内生韧皮部存在于以下科、属的植物中：

- 1.爵床科：老鼠筋属 (*Acanthus*)、假杜鹃属 (*Barleria*)、*Glossochilus*属、鳞花草属 (*Lepidagathis*)、*Lophostachys*属、*Neuracanthus*属、瘤子草属 (*Nelsonia*)、*Somalia*属、山牵牛属 (*Thunbergia*)和*VolkensioPHYTON*属。
- 2.夹竹桃科：普遍存在。
- 3.萝藦科：普遍存在。
- 4.菊科：莴苣属 (*Lactuca*)、栓果菊属 (*Launaea*)。
- 5.落葵科：一些植物中。
- 6.使君子科：榆绿木属 (*Anogeissus*)、*Caccucia*属、*Calycopteris*属、风车子属 (*Combretum*)、*Guiera*属、*Laguncularia*属、榄李属 (*Lumnitzera*)、*Ptelecopsis*属、使君子属 (*Quis-*

Qualis)、*Ramatuellea*属、榄仁树属(*Terminalia*)和*Thilea*属。

7.旋花科: 除菟丝子属(*Cuscuta*)外, 普遍存在。

8.隐翼科: 隐翼属(*Crypteronia*)。

9.葫芦科: 普遍存在。

10.大戟科: 山麻杆属(*Alchornea*)、*Coelobogyne*属、*Conceveiba*属、巴豆属(*Croton*)、*Crotonopsis*属、*Eremocarpus*属、*Julocroton*属、*Leputurus*属、*Mabea*属、野桐属(*Mallotus*)、*Pera*属、地杨桃属(*Sebastiania*)和*Senefeldrea*属。

11.龙胆科: 普遍存在。

12.马钱科: 普遍存在。

13.千屈菜科: 普遍存在。

14.野牡丹科: 多种植物中。

15.苦檻蓝科: *oftis*属。

16.肉豆蔻科: *Myristica*属的花序梗中。

17.桃金娘科: 普遍存在。

18.*Oliniaceae*科: *Olinia*属。

19.柳叶菜科: 普遍存在。

20.*Ponaeaceae*科: 普遍存在。

21.蓼科: 酸模属(*Rumex*)。

22.石榴科: 石榴属(*Punica*)。

23.茄科: 普遍存在。

24.海桑科: 普遍存在。

25.瑞香科: 除*Kelleria*属、*Drapetes*属、*Lethedon*属和*Selmsia*属外, 普遍存在。

26.马鞭草科: 海榄雌属(*Avicennia*)。

27.*Vechysiaceae*科: *Callisthene*属、*Erisoma*属、*Qualea*属、*Salueria*属和*Dechysia*属。

内生韧皮部的结构和外生韧皮部(正常韧皮部)相似, 一般也由筛管、伴胞和韧皮薄壁组织细胞组成, 通常缺乏韧皮纤

维。但在大戟科的许多植物的内生韧皮部中，却含有大量纤维。其筛管的直径与外生韧皮部的筛管无显著差别，也具有明显的筛板和侧生筛域。内生韧皮部一般被髓射线细胞分隔成束，在髓的周围排成一圈。而在夹竹桃科、萝藦科、龙胆科和茄科的大部分植物中，内生韧皮部连成环状。

萝藦科假防己 (*Marsdenia tomentosa*) 的幼茎节间呈椭圆形，髓的轮廓也呈椭圆形。在髓周围的长轴两侧，有15—35个韧皮部束，而短轴两侧则有7—15个韧皮部束。其中，长轴侧的韧皮部束较短轴侧的大，而在长、短轴侧相交的角隅处缺乏内生韧皮部束 (图2-1)。它们都被2—3层薄壁组织细胞与木质部隔开。内生韧皮部与初生维管束起源于共同的原形成层，髓细胞不参与内生韧皮部的分化。但是，在假防己的髓中还存在少数髓韧皮部，它们是由髓细胞分化形成的 (图2-1)。大多数髓韧皮部束穿过一个节间后进入叶柄的髓中，而其余的髓韧皮部束则在节上与内生韧皮部合并。

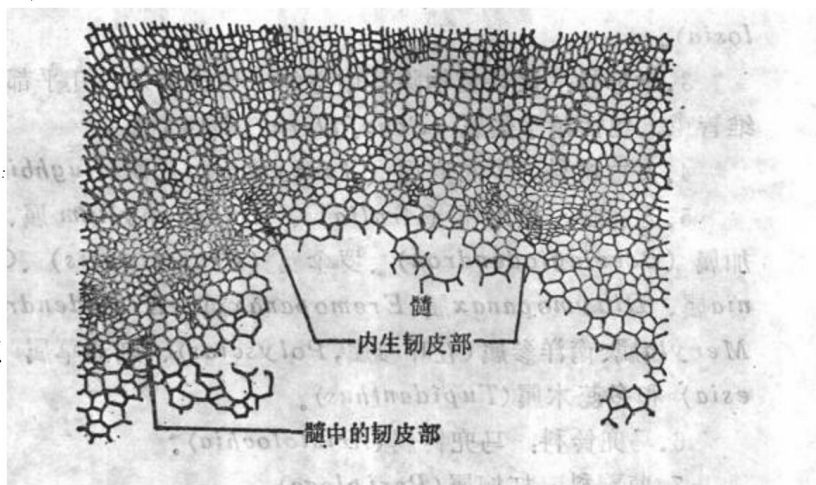


图2-1 萝藦科假防己茎的部分横切面。×68

(仿 Handa, 1936)

假防己茎中内生韧皮部的外侧还可以形成异常形成层。由于内生韧皮部和初生木质部之间保留着2—3层薄壁组织细胞，这些细胞在第二年的枝条中即转变成异常形成层细胞，它向内生韧皮部一侧分化出一定数量的次生韧皮部。在少数植物中内生韧皮部还存在于果柄和叶柄中。

第二节 髓维管束

髓维管束 (medullary bundle) 是指位于双子叶植物茎的髓中的维管束，在许多植物中存在。它常可作为族、属，甚至种的鉴别指标。

一、在双子叶植物中的分布状况

据报道，髓维管束存在于双子叶植物的48个科的植物中。

1.爵床科：老鼠簕属 (*Mendoncia*) 属和 *Pseudocalyx* 属。

2.苋科：牛膝属 (*Achyranthes*)、杯苋属 (川牛膝属, *Cyathula*)、*Pupalia* 属、莲子草属 (*Altenanthera*) 和青箱属 (*Celosia*)。

3.伞形科：该科植物除茎中空的一些种类外，几乎都存在髓维管束，包括鹅掌柴属 (*Schefflera*) 等14个属。

4.夹竹桃科：罗布麻属 (*Apocynum*) 和 *Willughbia* 属。

5.五加科：楸木属 (*Aralia*)、*Arthrophyllum* 属、兰屿加属 (*Boerlagiodendron*)、罗伞属 (*Brassaiopsis*)、*Cussonia* 属、*Didymopanax* 属、*Eremopanax* 属、*Kissodendron* 属、*Meryta* 属、南洋参属 (五叶参属, *Polyscias*)、刺通草属 (*Trevesia*) 和多蕊木属 (*Tupidanthus*)。

6.马兜铃科：马兜铃属 (*Aristolochia*)。

7.萝藦科：杠柳属 (*Periploca*)。

8.秋海棠科：一些种。

9.桦木科：桤木属 (*Alnus*)。

10.紫葳科:凌霄花属(*Campsis*)、连理藤属(*Clytostoma*)、黄钟花属(*Tecoma*)和硬骨凌霄属(*Tecomaria*)。

11.橄榄科:橄榄属(*Canarium*)。

12.仙人掌科:仙人球属(*Echinocactus*)、荷包掌属(*Echinopsis*)、*Neomammillaria*属和*Trichocereus*属。

13.桔梗科:牧根草属(*Asyneuma*)、风铃草属(*Campanula*)、*Hedranthus*属、*Michauxia*属、*Phyteuma*属、半边莲属(*Lobelia*)、*Symphaeandra*属和兰花参属(*Wahlenbergia*)。

14.石竹科:刺叶属(*Acanthophyllum*)。

15.藜科:滨藜属(*Atriplex*)甜菜属(*Beta*)、*Blitum*属、藜属(*Chenopodium*)和菠菜属(*Spinacia*)。

16.菊科:牛蒡属(*Arctium*)、矢车菊属(*Centaurea*)、还羊参属(*Crepis*)、大丽花属(*Dahlia*)、*Gundelia*属、*Helonium*属、*Hymenonema*属、*Hyoseris*属、莴苣属、*Leontodon*属、*Mulgedium*属、*Picridium*属、毛茛菜属(*Picris*)、*Pyrhopappus*属、金光菊属(*Rudbeckia*)、凤毛菊属(*Saussurea*)、*Scolymus*属、鸦葱属(*Scorzonera*)、千里光属(*Senecio*)、苦苣菜属(*Sonchus*)、*Trincia*属(根状茎)、婆罗门参属(*Tragopogon*)和*Urospermum*属。

17.旋花科:白鹤藤属(*Argyreia*)、丁公藤属(*Erycibe*)土丁桂属(*Evolvulus*)、猪菜藤属(*Hewittia*)、盾苞藤属(*Neuropeltis*)、*Prevostea*属和*Rivea*属。

18.景天科:拟石莲花属(*Echeveria*)和*Greenovia*属(总花序梗中)。

19.十字花科:辣根属(*Armoracia*)。

20.葫芦科:红瓜属(*Coccinia*)、南瓜属(*Cucurbita*)、*Kedrastris*属、马瓟儿属(*Melothria*)和*Wilbrandia*属。

21.龙胆科:龙胆属(*Gentiana*)。

22. 苦苣苔科: *Klugia*属、*Monophyllaea*属和尖舌苣苔属 (*Rhynchoglossum*)。

23. *Glaucidiaceae*科: *Glaucidium*属。

24. 草海桐科: 离根香属 (*Calogyne*)、*Goodenia*属和*Selliera*属。

25. *Gunneraceae*科: *Gunnera*属。

26. 茶茱萸科: 微花藤属 (*Iodes*)。

27. 马钱科: *Anthocleista*属。

28. 野牡丹科: 在该科200余属中, *Adelobotrys*属、异形木属 (*Allomorpha*) 等67个属植物内存在。

29. *Melianthaceae*科: *Bersamea*属和*Melianthus*属。

30. *Misodendraceae*科: *Misodendron*属(第二年茎中)。

31. 猪笼草科: 猪笼草属 (*Nepenthes*)。

32. 紫茉莉科: 普遍存在。

33. 金莲木科: *Cespedeza*属、*Godova*属和*Planchonella*属。

34. 列当科: 肉苁蓉属 (*Cistanche*)和列当属 (*Orobanche*)。

35. 商陆科: 商陆属 (*Phytolacca*)。

36. 胡椒科: 胡椒属 (*Piper*) 和*Macropiper*属。

37. 车前科: 车前属 (*Plantago*) 的根状茎中。

38. 白花丹科: 彩花属 (*Acantholimon*)、补血草属 (*Limonium*)。

39. 蓼科: 大黄属 (*Rheum*) 和酸模属。

40. 毛茛科: 银莲花属 (*Anemone*)、*Anemopsis*属、翠雀属 (*Delphinium*)、*Hydrastis*属。

41. 无患子科: *Guioa*属, 柄果木属 (*Mischocarpus*)、*Toulicia*属。

42. 虎耳草科: 虎耳草属 (*Saxifraga*)、*Peltiphyllum*属和鬼灯檠属 (*Rodgersia*)。

- 43.茄科: *Anthotroche* 属。
- 44.梧桐科: *Leptonychia* 属。
- 45.瑞香科: 除 *Keleria* 属、*Drapetes* 属、*Microsemma* 属和 *Solmsia* 属之外, 其他属植物中都有髓维管束。
- 46.Trigoniaceae科: *Trigonia* 属。
- 47.马鞭草科: 柚木属 (*Tectona*) 和 *Teijsmanniodendram* 属。
- 48.大戟科: 叶下珠属 (*Phyllanthus*) 和蓖麻属 (*Ricinus*)。

二、存在的部位

髓维管束主要存在于茎中。在有些植物中, 髓维管束在幼茎中就开始出现, 直通到下胚轴, 如 *Rumex orientalis*。而在硬皮豆 (*Macrotyloma uniflorum*) 的茎中, 髓维管束从第九个节间方开始出现, 在茎基消失。 *Misodendron* 属植物直到第二年苗中, 茎内才形成髓维管束。

髓维管束也可以在地下茎或具髓的根中形成。例如 *Thrincia* 属植物、大车前 (*Plantago major*) 和 *Armoracia lapathifolia* 的根状茎和葫芦科某些具髓植物的根内。

髓维管束还存在于牛膝属、拟石莲花属和 *Greenovia* 属植物的花序梗中。

髓维管束一般位于髓的周围区, 相互分离(图2-2)。 *Rumex orientalis* 茎中的髓维管束与正常维管束在位置上有一定相关性, 常位于较大的正常维管束的内侧。一个大的正常维管束一般伴有一个髓维管束(图2-3)。也可多至3—5个。马钱科和五加科的一些种类中, 髓维管束在髓的周围连成环状。在少数种类中, 髓维管束位于髓的中央区, 呈游离状态, 与正常维管束在位置上没有相关性, 例如牛膝属(图2-4)、大黄属(图2-5)、大椒 (*Macropiper excelsum*) 以及紫茉莉科和夹竹桃科的一些植物。