

高等学校教学用书

高等植物 营养器官形态学

И. Г. 謝列勃辽柯夫著

高等教育出版社

高等学校教学用书



高等植物营养器官形态学

И. Г. 謝列勃辽柯夫著

朱 澂譯

高等教育出版社



本書系根据“苏维埃科学”出版社 (Государственное издательство “Советская наука”)出版的謝列勃辽柯夫 (И. Г. Серебряков) 教授著的“高等植物营养器官形态学” (Морфология вегетативных органов высших растений) 1952 年莫斯科版本譯出, 原書經苏联高等教育部审定为国立大学教学参考書。

本書翻譯者为北京大学朱激同志。

高等植物营养器官形态学

И. Г. 謝列勃辽柯夫著

朱 激譯

高等教育出版社出版

北京琉璃廠一七〇号

(北京市書刊出版業營業許可証出字第〇五四号)

京华印書局印刷 新华書店总經售

書号 16010•61 開本 850×1168 $\frac{1}{32}$ 印張 12 $\frac{2}{3}$ / $\frac{1}{16}$ 字數 315,000

一九五六年十一月北京第一版

一九五六年十一月北京第一次印刷

印數 0001—6,000

定價 (8) ¥ 1.40

目 录

序.....	8
緒論	11
第一节 作为一門科学的植物形态学的定义和内容.....	11
第二节 形态学的萌芽.....	15
第三节 形态学的描述(林奈)时期.....	16
第四节 比較形态学时期——歌德时期.....	17
第五节 进化及实验形态学时期·达尔文时期.....	21
第六节 俄国的形态学.....	23
第七节 植物形态学發展中的米丘林时期.....	27
第一章 高等植物的基本器官及其起源.....	31
第一节 基本器官的概念.....	31
第二节 莖叶节論及其批判.....	31
第三节 軸为植物基本器官的学說及其批判.....	33
第四节 对植物三个基本器官永恒性的形而上学观念的批判.....	34
第五节 莖叶性的發生.....	35
第六节 陆生植物莖叶性的起源.....	39
第七节 莖叶性陆生植物的祖先.....	42
第二章 种子及幼苗的形态	46
第一节 导言.....	46
第二节 胚珠及胚囊.....	46
第三节 双受精胚乳的發育.....	47
第四节 胚的發育.....	49
第五节 种子的結構.....	50
第六节 种子的萌發和幼苗的形成.....	52
第七节 子叶的生物学及形态学.....	58
第八节 子叶的数目.....	61

第九节 單子叶植物的胚及幼苗	63
第十节 禾本科植物的胚及幼苗	68
第十一节 禾本科植物胚及幼苗的形态分析	69
第十二节 單子叶植物胚的單子叶性的起源	74
第十三节 种子萌發的某些生物学特性	78
第十四节 胚未分化的种子的萌發	82
第三章 个体發育初期各阶段(从幼苗到第一次开花)	
植物的形态学及生物学	84
第一节 植物个体發育的初期各阶段	84
第二节 幼年植物的形态特征	88
第三节 幼年植物的解剖結構	94
第四节 幼年植物的生物学特性	97
第五节 植物的同态發育及异态發育	101
第六节 初生期及幼年期在植物生活中的長度	103
第七节 根据幼年状态預測成年植物的特性	105
第四章 植物的寿命、多年生植物的形态特征	109
第一节 一年生植物、二年生植物及多年生植物	109
第二节 結实一次及結实多次植物	113
第三节 乔木、灌木及草本植物的寿命及其測定方法	116
第四节 植物死亡的因素	120
第五节 多年生植物的形态特点	125
第五章 年苗及其形态形成	127
第一节 年苗結構的一般特征	127
第二节 苗形成的胚性时期	129
第三节 更新芽的形成	131
第四节 在更新芽中苗形成的程度	133
第五节 冬季芽的發育及生長	135
第六节 在春季苗的形成及生長	137
第七节 多年生植物莖的春季生長	138
第八节 莖春季生長的类型	140
第九节 具封閉的及开放的节的春季生長	146

第十节 年苗生長的期限	149
第十一节 具一次和几次生長期的年苗、伊凡諾夫苗	150
第六章 年苗範圍内节間長度的变异、植物的生活型和节間的長度	156
第一节 在年苗範圍内节間長度变异的基本規律	156
第二节 遠背單項曲綫的节間長度的变化、短苗	161
第三节 草本植物地上苗节間的長度	166
第四节 在苗上节間長度的变异、叶子的輪生分布	167
第五节 苗的节間長度及植物的生活型	170
第六节 生活型的形成及节間生長的生理和生态因素	172
第七章 年苗範圍内叶子的区别	174
第一节 年苗上三种叶子的形成	174
第二节 根据叶子的特性、年苗的多样性	179
第三节 在年苗範圍内中生綠叶的多样性、异型叶及各向异性叶	182
第八章 在年苗長度内側枝和側芽的区别	192
第一节 草本植物側苗的区别	192
第二节 克倫凱的側苗复壯学說	201
第三节 木本植物年苗上側芽的区别	202
第四节 木本植物的潛伏芽及徒長苗	204
第九章 多年生草本植物結实一次苗的形态形成及發育	209
第一节 結实一次苗、多年生草本植物的發育环	209
第二节 具單环苗的多年生草本植物	211
第三节 具二环苗的多年生植物	215
第四节 具冬性單环苗的多年生植物	221
第五节 具多环苗的多年生植物	225
第六节 生長条件对苗發育的連續性的影响	227
第七节 發育环不完全的苗	228
第十章 苗的生長方向是植物生活型的發育和苗形态形成的因素	233
第一节 直生苗和斜生苗	233

第二节	苗的直生和斜生的外界因素	234
第三节	苗斜生的内部因素	238
第四节	各向异性苗及其形态形成的因素	240
第五节	多年生草本植物苗的斜生部分和直生部分的相互关系	243
第十一章	苗的分枝式	247
第一节	分枝式的生物学意义	247
第二节	二叉分枝式	249
第三节	苗的侧分枝类型	252
第四节	高等植物的侧分枝式和叶子的相互关系	257
第五节	腋间综合体的生物学分析	259
第六节	在个体发育中腋间系统的发育	262
第七节	叠生芽及并列芽的发育	263
第八节	在外表上违背腋间分枝式的现象	265
第九节	单子叶植物及双子叶植物侧分枝的特性	268
第十节	在树冠中不同级分枝的形态形成及其生物学和形态学的特性	269
第十一节	一次轴植物和多次轴植物的发育	272
第十二节	繁育枝及更新枝, 它们的形成和生物学特性	276
第十三节	木本植物单轴及合轴的分枝(增长)	278
第十四节	草本植物单轴的及合轴的更新	280
第十五节	单轴和合轴更新在有花植物中的分布	289
第十六节	二叉分枝式和侧分枝式, 单轴和合轴分枝式在系统发育上的关系	291
第十七节	下胚轴苗及根出苗, 它们的出现和发育的规律性	297
第十二章	植物营养更新及营养繁殖器官的形态发生	307
第一节	多年生植物的营养更新器官	307
第二节	匍匐茎	308
第三节	根状茎(地下茎)	310
第四节	块茎	313
第五节	在匍匐茎和根状茎上块茎的形成	315
第六节	鳞茎, 它们叶器官的形态学	320
第七节	单轴及合轴的鳞茎植物, 鳞茎状匍匐茎	322
第八节	过渡性的储藏器官	326

第十三章 叶子形态發生的原理	328
第一节 导言	328
第二节 叶子的个体發育	329
第三节 叶片的形态發生	331
第四节 叶子从芽中出来后叶片的生長、解剖結構的分化	336
第五节 叶子的脉序, 复叶及腹背叶的形态發生	340
第六节 叶柄的生長	343
第七节 叶基的生長	344
第八节 托叶的形成和生長	345
第九节 在一个植物的範圍内叶子的多样性	348
第十四章 根及根系形态發生的原理	351
第一节 植物个体發育中根的發展	351
第二节 根在長度上及寬度上的生長	352
第三节 根的分枝式和根系的形成	356
第四节 莖生根的奠基及生長	360
第五节 在同一个植物範圍内根的分化	365
第六节 在土壤和气候条件下不同类型根系的形成	373
附录	383
一、参考文献	383
二、植物学名	398

序

苏联植物学的文献中，充满着高等植物营养器官形态学问题的论文及专著。可是直到最近，这种资料还未完全集合起来和加以批判的分析。根据米丘林生物学来收集和批判地理解营养器官形态学的现有文献资料，是作者首要的任务。显然，在探讨本书范围的某一章节时要利用一切文献(包括外国的在内)是不可能的。着重一些主要的专著是必要的。因此作者特别注意到祖国植物形态学的文献，主要是苏维埃时期的。

本书是在专业课程“营养器官形态学”的基础上写的，营养器官形态学是作者从 1943 年起在莫斯科大学地植物学及高等植物学教研室讲授的，该课程于 1950 和 1951 年在莫斯科市立波捷姆金(В. Н. Потемкин)师范学院也讲授过。

由于作者的工作方向，也由于这教程要适合从事固定的野外工作的地植物学家的学习，因此对本教程的内容有极大的影响。由于这种情况，在不少的程度上促成了本书在营养器官形态学问题的叙述上所采取的生物学方向。

在植物形态学的叙述中，生物学的倾向是合乎理想的，因为基于系统发育背景上的形态学问题，不久以前在塔赫他间(А. Л. Тахтаджян)的重要的专著——“被子植物的形态进化”(1948)中，在相当程度上已经阐明了。

在教科书及参考书中，要解决关于形态学问题叙述中的方向问题，当然首先是基本立场。这里摆在作者前面的根本问题是如何叙述形态学，即高等植物在个体发育及系统发育中一般结构及器官发育的历史如何与过去的和现在的生活条件统一起来？采取什么作为叙述的典型？

而这是不是恰当呢？这样的叙述形态学的问题会不会是不完全的，片面的，因而也是不正确的呢？

在形态学的历史中，具有不少的用类似方式编写的参考书。可以回忆到戈培耳(Goebel, 1898, 1908, 1928—1933)的参考书，在此书中所有形态形成的问题被说明为植物和有机的及无机的营养之间的相互关系。(照戈培耳的意见，它们决定着形态形成的过程)，維列諾夫斯基(Velenovsky, 1905—1913)的参考书，所有述及营养器官形态形成的问题是在莖叶节論的立場上来观察的。不但屈罗耳(Troll, 1935—1943)站在所謂类型学原理上叙述排挤性的唯心主义的教程，就是許多其他先前的作者也不免倒向唯心主义。对于他們來說，这是不可避免的。但器官的形态形成和植物的一般結構是过去及現在影响着的許多因素作用的結果，显然，建立在辯證唯物主义基础上的形态学，应该客觀地反映复杂而多种多样的人类經營和自然界中植物形态形成的过程。因此在提出的个别器官及器官系統的形态学課程中，是在它們的个体發育及系統發育中去观察的，是从器官功能方面出發的(因为形态和功能彼此不可分离)，是从植物和它們的生活条件、环境条件直接联系出發的。

我們認為在个体發育中对形态形成的規律及現象的研究，具有重大的意义。我們对形态發生过程的生物学理解的企圖，并非总是恰当的。有許多我們尚不清楚，不免还有錯誤。而我們希望在这里的叙述可以作为更正确的闡明高等植物界形态形成問題的基础，同时也能推动年青的植物学專家在自然条件下去研究高等植物形态形成的生物学过程。

形态学各章的叙述，尤其是苗的結構，主要是在作者最熟悉的苏联中部地帶植物分析的基础上进行的。

从本書的內容可以看出，原定的篇幅(20著作頁)远不够以相同的程度来叙述苗、叶、根的形态。作者决定較為完整地来叙述苗的形态，而仅片段地叙述叶和根形态發生的原理。

有許多形态学的問題，有意識地沒有包括在本教程之內。因为在生物学的基础上，它們的科学性还不够(叶序、幼叶卷叠式和花被卷叠式等問題)。而在这一方向上的工作，正在进行中。

当准备本書出版时，从梅也尔(К. И. Мейер)，烏拉諾夫(А. А. Уранов)，科馬尔尼茨基(Н. А. Комарницкий)，斯密尔諾夫(П. А. Смирнов)教授及庫列契阿索夫(М. В. Культисов)教授和斯湯科夫(С. С. Станков)教授那里获得了許多珍貴的意見和指示，謹致以衷心的感謝。

最后必須指出，許多材料，尤其是苗的發育环、分枝式在这里还是第一次發表。作者將竭誠感謝一切的批評和指出本書存在的錯誤。

И. 謝列勃達柯夫

緒 論

第一节 作为一門科学的植物形态学的定义和内容

形态学通常是作为一門关于植物外部結構、关于植物及其器官的形狀的科学。这定义与生理課程对立地來說是对的，形态学研究的对象是形狀和結構，而不是植物有机体的生理机能。但是，如果認為个别器官及整个植物的形态和結構的研究能够脫离器官的功用和有机体的机能，那是錯誤的想法。这种“純粹的”研究形态的出發点是形态学中反动的唯心主义的方向，它直到現在还在我們祖国的範圍內散布着。

此外，上面所指出的定义还过于一般化，按照这样的定义不足以規定形态学作为一門科学的具体内容。为了作出形态学的定义，必須了解这門科学所解决的基本問題。

首先，当人类熟悉植物界后，惹人注目和令人惊奇的是植物及其器官形狀的極大多样性。因此摆在科学前面首要的問題，是去研究这些形态，認識所有在人类周圍自然界中所遇到的多种多样的形态。

可是很快就弄清楚了，不管植物有机体及其器官的無穷無尽的多样性，总能在其中發現某些共同性——在構造圖案中，在結構和器官分布中的共同性；总能發現植物界多种多样形狀的統一性。現在我們知道这种結構上的統一性，意味着起源的統一性，而在某些情况中意味着植物为适应外界环境影响的反应的統一性。如果植物按其起源來說是一致的話，則在形态学前就摆着如下的一个十分重要的問題——就是去研究無穷無尽各种各样形态的發生和發展的道路，揭露这种过程的主要原因。这样看来，形态学可以認為是关于無穷無尽多种多样的形态在植物进化过程中的發生和發展的科學，即关于植物在它們系統發

育中形态形成过程的科学。

当更仔细地了解植物有机体后,可以发现在个体发育的过程中,所有植物的形态结构和它们器官的形状并非保持不变。顺次出现的叶子的形状随着年龄会发生急剧的变化,常常从無缺刻的或微有缺刻的叶片变为强烈缺刻的(第90頁)。叶序也会发生变化,例如从对生的变为互生的或輪生的,从互生的变为对生的(第92頁)。分枝特性也会发生变化——常常从單軸的变为合軸的,而有时也从二叉分枝式变为側分枝式(第94頁)。根系的特性也发生显著的变化——經常从主根發生的根系变为苗^①上發育的不定根系(第93頁)。因此在形态学之前,出现了新的問題——研究个别器官在植物个体发育中一般構造图案的形态形成。包括这个問題,就扩大了形态学的定义,在这样分析时,形态学的特点可以归納为关于植物器官及其一般結構和个体發育及系統發育中形态形成过程的科学。

仔細研究,可以发现在植物体上新形成的器官如叶子、根或新的苗,它們的分布并非無次序的,而是有严格而固定的次序,即在它們的分布上有一定的部位規律性。通常叶腋中只發育一个芽(腋芽)。但在叶腋中形成若干个芽——所謂疊生芽或并生芽^②——远非少見。在这种情况下,芽的分布、出現的时间、芽中苗形成的程度及苗展开的时间是严格固定的和有定向的。例如黃金銀木(*Lonicera xylosteum*)的疊生芽分布在垂直的一行上,最先形成和开展的芽是最下面的。苗形成的程度和芽的大小,按照离开苞叶叶腋升高的距离而减小(圖1, A)。Acacia, Mimosa 的許多种, *Aristolochia clematidis* 的疊生芽分布成兩行,而發育的次序和形成的程度变成与 *Lonicera* 相反的方向(圖1, B)。單

① 苗,俄文为“побе́г”,英文为“shoot”也可譯为枝条,系莖和叶(包括芽在內)的总称。由于用于草本植物,特别是禾本科植物及連用詞中,譯为枝条并不合适,因此在本書中“побе́г”一字根据植物解剖学名詞都譯作苗。但切勿和“幼苗”相混淆。——譯者注。

② 切勿和一个腋芽分枝的結果所發生的芽和苗相混淆。

子叶植物(包括鳞茎植物)在具有宽广基部的叶腋中,也发育许多芽。

但它们分布在同一高度的两侧(并生的)。同时从圖 2 可以看出,芽在出现的时间上、形成的程度上和大小上也表现出一定的规律。最大的是中部的芽。芽的大小和其中苗形成的程度按照向左向右离开中部芽的距离而减小。在某些情况中,例如 *Crocus speciosus*, 从不同的芽发育出来的苗的性质也有变化。

从中部的芽(有时从

其相邻的芽)发育成花苗。周围的芽形成营养苗。

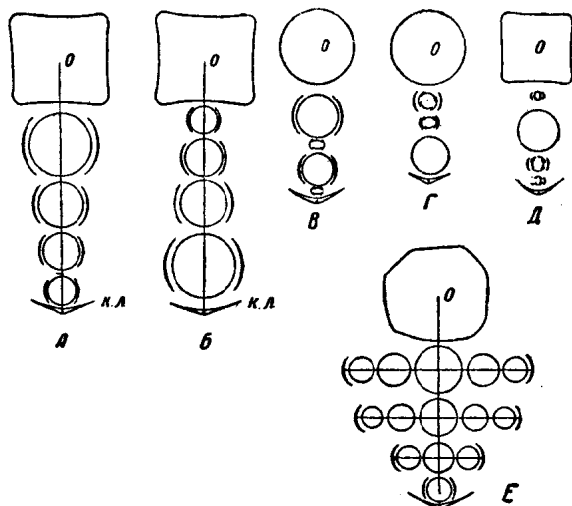


圖 1. 双子叶植物的叠生芽: A—下降排列的和 B—上升排列的芽; B—*Clematis recta* 的叠生芽; Γ—*Hippocratea cymosa*; Δ—*Salvia splendens*; E—*Verbascum Thapsus* 花序中的叠生花:

O—轴, K. A. —苞叶(引自維列諾夫斯基的著作)。

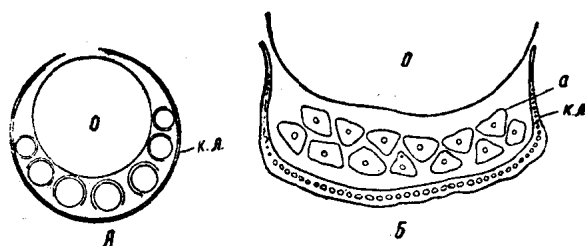


圖 2. 單子叶植物的并生芽: A—排列的圖解; B—在 *Musa sumatrana* 花序中并生排列的花: O—轴; K. A. —苞叶, a—花序中的雌花(引自維列諾夫斯基的著作)。

在一个叶子的叶腋中发育若干个芽, 具有很大的生物学意义, 同时可以提高营养生长的能力, 而在某些情况中, 也可以提高繁殖的能力。因为植物总是储备着更

新芽，以便主要的芽或苗死亡時出現。當需要強烈的營養繁殖時（例如在鱗莖植物中），植物形成疊生芽的能力也可以應用到人類農業的實踐中去。

在苗上所謂不定根的發育和分布，也有固定的方式和固定的次序。例如密叢禾本科植物，總是在每一個節的稍為下面一些的地方發育一條根（威廉士，1950）。在具根狀莖禾本科植物中，每一節上長出3—5或更多的根。在圓狼尾花（*Lysimachia nummularia*）不定根成雙地分布在葉子的兩邊，稍低於節。在 *Naumburgia thyrsiflora* 中，每個葉子下面發育六條根（圖3）。在匍匐莖上和唇形科植物的苗上，根也是有規律地分布着。

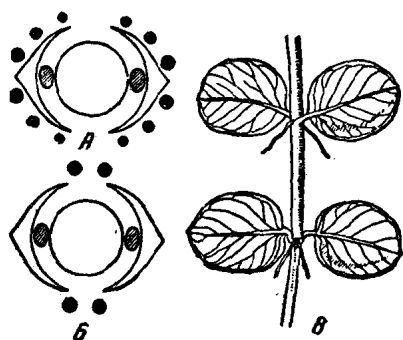


圖3. 莖生根的分布：A—具節下根的 *Naumburgia thyrsiflora* 莖節的圖解；B—*Lysimachia nummularia* 節的圖解；B—*L. nummularia* 苗的一段，背面。腋芽用斜紋表示；根用全黑表示。

地分布着。但與上述的種不同，這裡根的發育高於節。大家知道葉子在莖上的分布也按照數學形式（葉序）的規律性。所有上述情形，證明還存在一個植物形態學的問題——植物有機體結構的規律性問題，即所謂部位規律性，反映着在植物體上新發生的器官在地位上的相互關係。因此植物形態學的定义還必須擴充。形態學是關於植物在它們個體發育和系統發育中，結構的規律性和形態形成過程的科學。

形態形成過程的科學。

分析形態學的內容和任務時，如果沒有回答下列基本問題，還是不完全的——為什麼我們要研究所有列舉的過程及規律性。在長時期中，形態學帶有純粹的認識科目的特點。而在那時期（在十九世紀及二十世紀初期）形態學在發展進化學說及闡明個別植物類群系統發育的具體途徑上，起着巨大的作用。可是在創造性的米丘林生物學繁榮的時

代,形态学的作用不仅在增長,而且有質的变化。形态学从描述和說明的科学变成目的在于控制植物有机体的形态形成及改造它們的科学。

研究杂种实生苗形态学的特性及其在个体發育中的变异,使米丘林还在实生苗的第一年就能够預言将来果树的特性,并在这个基础上进行选择最有希望的植物。对禾本科植物分蘖的深入的形态分析,使威廉士可能闡明植物基本的生物学类群及它們参加統一的土壤形成过程和創造高产量的土壤。上述的例子說明苏維埃植物形态学具有一門創造性的和改造的科学的新特征。因此植物形态学的定义是:植物形态学是关于植物在它們的个体發育及系統發育中結構的規律性和形态形成过程以及为控制这种过程和創造植物新类型为目的的一門科学。

★ ★

★

由此可見,在形态学面前有着三个基本問題:研究造成自然界無窮無尽多种多样的形狀在系統發育中的形态形成,研究植物有机体及其器官在个体發育中形态形成的規律性及研究植物結構中的部位規律性。十分明显,这些問題彼此間有着不可分离的联系,并且这些問題的目的在于研究植物在自然界中統一的形态形成的过程。脱离了系統發育就不可能認識个体發育,反之亦然。器官分布的部位規律性是表現个体發育中器官形态形成的一般規律。虽然如此,植物形态学所解決的問題不同,决定了采取的方法也不同,这也引起了在不同的方向上形态学的分化和独立的分科。

必須着重指出,在形态学中不同的問題、方法和方向是在一定的历史順序上發展出来的。因此基本方向和方法的分析,要适当地联系到历史背景,并結合到对植物形态学历史的批判。

第二节 形态学的萌芽

植物形态学作为一門科学的历史,要追溯到遥远的古代。农業生

产的要求和許多植物被人类所利用,不仅認識了每种植物,而且也認識了它們的結構、發育、繁殖的方法和外界条件对植物的影响等等。因此远在公元前四世紀捷奧弗拉斯特(Theophrastus)已經想到区分植物体成基本器官——根、莖、叶。捷奧弗拉斯特描写了树木的芽,講到了植物的营养繁殖和种子繁殖。他把植物分成乔木和灌木、多年生及一年生草本植物作为植物生長特性的类型。在中世紀教会和异教裁判所的黑暗統治下,任何一种人类自由思想的出現都会遭受摧殘,植物学像其他自然科学一样,是被压制的。随着文艺复兴时期的来临,年青的發展着的科学——植物学(包括形态学)开始以畏縮的步伐出現。十六世紀的采扎耳皮諾(Caesalpino)可以認為是第一个具有花部(也包括花被)和同化綠叶是統一的思想的人。在十七世紀,馬尔丕基(Malpighi)最先报导植物及其个别器官的个体發育。胚,按馬尔丕基的意見,已具备成長植物的一切基本器官——叶,莖和芽。叶子,馬尔丕基認為仅仅發生在莖的頂端,在生長点上,为軸的側面突出体。它从来不从莖的更老的組織發生。

第三节 形态学的描述(林奈)时期

形态学获得广闊的發展是在十八世紀。新大陆地区迅速的开拓和在世界各地的許多探險队引起了許許多多植物种的發現和描述的必要性,在此以前,許多植物在植物学上还是不知道的,許多植物还未被利用于人类的生产之中。描写大量新發現的植物新种也要求制訂統一的術語,并要把所有各种各样形狀的器官加以詳細的分类。在相当程度上,这件巨大的術語和描写特性的工作为林奈(Linné)所完成。

器官的名称是采用拉丁文来表示的。为了例証術語的特点及詳尽程度,可以举出下列的例子。每一植物的器官具有統一的名字,例如,radix—根,caulis—莖,folium—叶,bractea—苞片,calyx—花萼,sepalum—萼片,corolla—花冠,petalum—花瓣,stamen—雄蕊,pistillum—