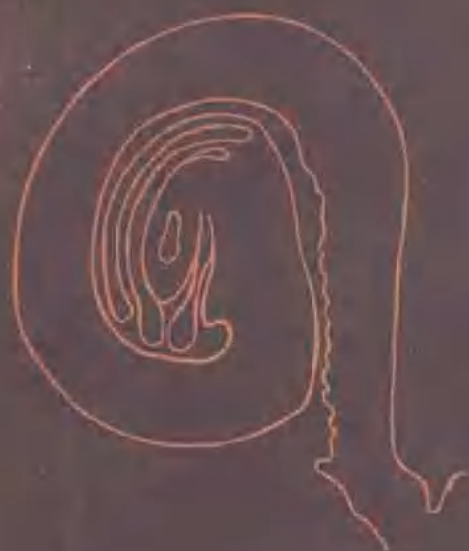


P. 玛海希瓦里



被子植物胚胎学引论

科学出版社

被子植物胚胎学引论

P. 玛海希瓦里 著

陈 机 译

BY
P. MAHESHWARI
AN INTRODUCTION TO THE EMBRYOLOGY
OF ANGIOSPERMS
NEW YORK TORONTO LONDON, 1950

内 容 简 介

本书共分十三章,在前十章里,次第叙述了植物胚胎学的发展简史,小孢子囊,大孢子囊,雌配子体,雄配子体,受精过程,胚乳,胚,以及多胚现象与无融合生殖等内容。随后的两章介绍了植物胚胎学与植物分类学的关系和实验胚胎学。最后对植物胚胎学上存在的几个有争论的原则问题,适当地加以评介。本书原版问世于1950年,虽然已十余年,但作为初学植物胚胎学的根本参考书还是合适的。并且可供植物形态学及植物胚胎学工作者的参考。

被子植物胚胎学引论

【印度】P. 马海希瓦里 著

陈 机 译

*

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

北京市书刊出版业营业登记证出字第061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

*

1966年4月第一版 开本:850×1168 1/32

1966年4月第一次印刷 印张:14 1/2

印数:0001—1,800 字数:369,000

统一书号:13031·2255

本社书号:3422·13—10

定价:【科七】2.40元

著 者 序 言

在科学研究工作紧张进行的今天，植物学的每一学科的期刊不断地在增加，数以百计的论文正在用各种文字发表。把任何一个学科的现有知识加以概括的叙述，并指出它的发展前途已是当务之急。从库尔脱和张伯伦合著的“被子植物形态学”在1903年出版以来，对植物学的这一领域广泛的介绍在英语文献里还没有出现过。

1930年我在阿格拉学院(Agra College)教书时，曾讲授过被子植物胚胎学这一课程。写这部书的最初的推动力就是这样产生的：那时有几位同事和同学建议我写一本关于被子植物胚胎学的书。当1936年我拜访基尔大学(Kiel University) G. 帖希勒教授时，他做了同样的建议。由于担任教学和行政职务，加以其他困难，我不可能在印度如我所愿迅速地进行这项工作。在1945年，战争结束后不久，我就把稿子带到美国从事修订、整理，准备出版。

严格地说，胚胎学只是对于胚胎的研究。但是绝大多数的植物学家把受精作用以前的一些发生过程都包括在胚胎学之内。我也赞同这个办法，因此在这部书里，我不但讲胚和胚乳，并且也讲到雄配子体和雌配子体的发展以及受精过程。为了重视这一学科的最近趋势，我增添了具广泛性质的两章，其中一章叙述胚胎学和分类学的关系，另一章叙述实验胚胎学。前者企图指出应用胚胎学方法来解决植物系统学问题有哪些可能性。后者强调了胚胎学、细胞学、实验遗传学和植物生理学各学科之间的联系。

在汇集资料时，我从已故的 K. 希纳夫教授的著作中获得莫大的帮助。1936年我在维也纳时曾和他有过相当密切的交往。如果没有他的“被子植物胚胎学”(1929)，“被子植物比较胚胎学”(1931)和“茎叶植物门生殖器官的比较细胞学”(1941)等书，我的工作会

显得更繁重些。有几位学者的很多非常宝贵的作品,我曾随意引用,应当在这里提及(下略)。如果要详尽地对他们每一位表示感谢就得用好几页。因此我只能举出对本书计划特别感到关切的几位学者的大名(下略)。最后,同样需要感谢的有我的同事和学生: B. M. 约利博士, Reayat Kahn, S. Narayanaswami 和 J. S. Agrawal, 他们在编制资料目录和阅看校样时,都给我以最充分的帮助。

只有少数的图片是自制的,绝大部分都取自别人的著作。不过在选择图片的时候却费过许多心思,目的在于不仅使本书内容尽量清晰,并且可使学生熟悉过去和现在的较著名的胚胎学家和他们的贡献。绝大部分的描绘和重新绘制工作是我亲自动手的,但是我很乐意对于几位朋友的非常出色的帮助表示感谢。(下略)

关于文献的征引,我现在提一下。我并没有打算把已发表的有关被子植物胚胎学的文献毫无遗漏地列举出来,因为这样做将过分增加本书的篇幅。我希望本书所注明的文献出处会对企图作进一步研究的人有所帮助。

在这样性质的一部书里,不可能没有错误的判断和疏忽遗漏之处。我非常欢迎读者能对它提出建议和批评。

P. 瑪海希瓦里

印度德里大学

1950 年 7 月

目 录

著者序言.....	i
第一章 历史的简述.....	1
花粉管的发现——施来屯关于胚的起源的学说——花粉管和 胚的真实关系的发现——低等植物两性融合的发现——雄配 子体和雌配子体的性质和发育的发现——胚——配子配合的 发现——合点受精——双受精现象——单性生殖——二十世 纪——参考文献	
第二章 小孢子囊.....	27
壁层——造孢组织——胞质融合——胞质分裂——小孢子四 分体——参考文献	
第三章 大孢子囊.....	53
珠被——珠孔——珠心——珠被绒毡层——承珠盘——珠心 冠原——胚珠的维管束——孢原——大孢子发生——起作用 的大孢子——减数分裂过程中缺乏胞壁形成作用——参考文 献	
第四章 雌配子体.....	84
单孢子胚囊(蓼型、待宵草型)——双孢子胚囊(葱型)——四 孢子胚囊(椒草型、皮耐亚型、德鲁撒型、贝母型、小矶松型、五 福花型、矶松型)——畸形而未分类的形式(<i>Limnanthes doug-</i> <i>lassii</i> 、 <i>Balsamita vulgaris</i> 、除虫菊 <i>Chrysanthemum cinerariaefo-</i> <i>lium</i>)——成熟胚囊的结构(卵器、反足细胞、极核、极性被扰 乱的胚囊、胚囊中的养料储存、胚囊吸器)——参考文献	
第五章 雄配子体.....	154
小孢子——营养细胞和生殖细胞的形成——生殖细胞的分裂 ——雄“细胞”或雄“核”——营养核——莎草科植物的花粉发	

育——胚囊状的花粉粒——参考文献	
第六章 受精	182
花粉的萌发——花粉管的经路——花粉管进入胚囊——花粉管生长的速度——配子融合——复融合与多精入卵——单受精——花粉管的宿存性与可能的吸器作用——X体——参考文献	
第七章 胚乳	222
胚乳形成的类型——核型胚乳——细胞型胚乳——沼生目型胚乳——胚乳不同类型之间的关系——胚乳的组织学——异粉性——镶嵌胚乳——参考文献	
第八章 胚	269
双子叶植物(十字花型、紫菀型、茄型、藜型、石竹型)——单子叶植物——胚柄的变化——未分类的或异常的胚——无结构胚与简化胚——参考文献	
第九章 无融合生殖	313
不复现的无融合生殖——复现的无融合生殖(种细胞无孢子生殖、体细胞无孢子生殖、难于归类的例子、无孢子生殖胚囊的构造、无孢子生殖胚囊里胚的发育)——无配子体胚(不定胚、副胚)——参考文献	
第十章 多胚现象	343
裂生多胚现象——从卵以外的胚囊细胞产生的胚——从胚囊外面的细胞产生的胚——从胚珠内其他胚囊产生的胚——几种特例——双生胚与三胚——结论——参考文献	
第十一章 胚胎学与分类学的关系	358
岩高兰科——勒诺阿科——仙人掌科——绞木科——柳叶菜科——水马齿科——百合科——葱亚科——百合科——阿福花亚科——百合科——百合亚科——结论——参考文献	
第十二章 实验胚胎学	376
受精的控制——胚胎培养——诱导单性生殖——无配子体胚	

的产生——诱导单性结实——结论——参考文献	
第十三章 理论方面的一些结论	411
雄配子体——雌配子体——受精过程——胚乳——胚——参 考文献	
人名索引.....	431
植物名称索引.....	441
内容索引.....	451

第一章 历史的简述

在叙述一门自然科学的历史时，一般都要追溯到亚里斯多德的时代。不幸的是亚氏的专门著作大部分已经丧失；但是我们几乎可以肯定他不曾认识到植物是有性别的。反而他相信植物是在雌雄两性融合在一起的情况下发生的，而它们的后代则产生于体内多余的养料。

亚里斯多德把自己的图书馆和收藏的标本传给了他的得意门生杜弗拉斯托斯。在“植物研究”一书里（作于公元前三世纪），杜弗拉斯托斯提到海枣 *Phoenix dactylifera* 的传粉作用，大概是根据公元前五世纪曾在东方游历过的希罗多德所述。希罗多德看到：阿拉伯人和亚述人在每年的某一时期举行一个特殊的仪式，由一个男人爬到一棵雄株上，取下一个雄花序，递给一位大僧侣，该僧侣把它接触到雌花序上，认为这样可以确保海枣的丰收。

在杜弗拉斯托斯之后约 300 年，普林尼在他所著的自然史大全里，谈到雄性的棕榈树的叶子高耸，仿佛样子很英武，而雌性的棕榈树则叶子比较柔和，具有女性模样，侧身倾向雄树，好象这样可以解除它们不获交配的苦楚。可是普林尼自己没有发表任何议论。他的作品和思想都是根据别人的传说和当时关于该问题已有的资料。

在这以后，植物的性别问题在几百年中间，似乎已被搁置，甚至被遗忘了。十五至十六世纪的许多科学家完全否认植物有性别，而且甚至认为提到植物具有性别就很不合适，而且是猥褻的。有些人认为雄蕊是排泄器官，而花粉只是废物。

在显微镜发明以后，对性细胞的实际观察才代替了以往的凭空猜想。雷文霍克于 1677 年¹⁾发现了一些动物的精子，但是最初

1) 从年代可以查到有关著作，见每章后面所列的书目。

把它们误认为是由于腐烂作用而在传种液体中所产生的“不驯的小动物”。

格留在他的“植物解剖学”(1682)里面,第一次明白地指出雄蕊是花中的雄性器官。他以为花粉粒只需落在柱头上面,就能把一种“活液”传递给子房,而促进了果实的产生。

屠平根植物园主任鲁道尔夫·约可普·卡美拉留斯于1694年对这个问题作了更科学的研究。他观察到:在附近没有雄株的一棵雌性桑树所产生的果实只含有不成熟的种子。受了这个发现的启发,他把一些雌性的山黧 *Mercurialis annua* 种植在盆里,使它们完全隔离,不受雄性的任何影响。他发现虽然那些植物生长得很好,但是它们的果实里却没有一个能够生育的种子。这个发现鼓励他去作进一步的观察,他把观察所得写成了那本著名的“论植物的性别”。他认真地描述了花、花药、花粉和胚珠等。他在花药散落之前,把蓖麻属 *Ricinus* 的雄花去掉,并设法阻止较幼的花药生长,这样他就不能获得任何完善的种子,所产生的只是一些空的果实,它们由枯萎而坠落。把玉蜀黍 *Zea mays* 的柱头从幼穗上去掉以后,也同样不能形成种子。他的结论是:“在植物界里,种子是自然最完善的礼物,物种赖它得以延续。除非花药先将子房里的植物幼体准备好了,否则种子就不可能产生。”他认为花药具有雄性生殖器官的作用,而子房和花柱则是雌性生殖器官。

我们可以看出,虽然卡美拉留斯对于花粉怎样发生作用的确切情况不很清楚,但是他对丰富我们的知识作出了不少的贡献,因为他首先指出:雄蕊和心皮之间的某种相互作用,对产生具有种子的果实,是必需的。

大约经过65年以后,一位医生,同时也是符登堡的自然历史(即生物学——译者注)教授约瑟夫·哥脱利普·柯洛伊脱尔,于1761年刊登了一篇分成四部分的论著,内容是他关于植物的性的研究所作的实验。他充分地证实了卡美拉留斯的工作,并对昆虫传粉作用的重要性作了详细的说明。他还把烟草属 *Nicotiana*, 石

竹属 *Dianthus*, 紫罗兰属 *Matthiola* 和天仙子属 *Hyoscyamus* 培养出一些杂种。他指出一个植物的柱头如果同时得到自己的花粉和属于另一个种的花粉, 在通常的情况下, 只有前者能发生作用。他说: 这就是为什么在自然界杂种是非常稀少的, 虽然它可以用人工培养出来。

花粉管的发现

在花粉的作用开始被认识以后, 第二步就得确定花粉究竟是怎样对胚珠发生作用的。这方面的一些重要发现最初是出于偶然。一位意大利的数学家和天文学家裘梵尼·巴梯斯太·亚米企(同时他也是高明的显微镜制造者)于1824年发现马齿苋 *Portulaca oleracea* 的柱头头上有毛覆盖着, 而这些毛里面藏有一些微粒。一时的好奇心促使他去研究这些微粒的运动是否和轮藻属 *Chara* 的细胞里粒状物的运动是同样的。他发现是一样的, 感到很满意。当他反复进行观察的时候, 无意中他看到在他观察的毛



图1 G. B. 亚米企(照片系 Dr. E. Battaglia 提供)

上面有一个花粉粒粘附着。突然间, 那花粉粒裂开了, 从里面伸出来的象一个管子, 它沿着毛的上边逐渐伸长, 然后进入柱头的组织里。他连续观察达3小时之久, 他注视着一些细胞质的微粒在那管子里循环流动, 但是最后他看不到它们了。究竟那些微粒是否回到原来花粉粒那里去了? 还是进入柱头里去了, 或者由分解而消失了? 他说不出其所以然来。

亚米企的发现鼓励着年轻的法国植物学家勃隆尼亚(1827)对

许多传过粉的雌蕊进行研究，目的是为了明了花粉和柱头之间的相互作用，以及受精物质是怎样被引进到胚珠里去的。他发现花粉管（他称它作“输精小管”）的形成是一个常见的现象，不过他相信花粉管在进入柱头以后，就破裂了而将粒状物倾注出来，他把那些粒状物比作动物的精虫，并认为是花粉的活动的部分。他为看到那些“精子微粒”沿着整个花柱摆动，直到进入胎座和胚珠，而绘了一套图来说明这个过程。他的工作受到巴黎科学院的重视，他获得该院的奖状并被推举进入该院。

亚米企于 1830 年又从事于这个问题的研究。他观察的对象是马齿苋 *Portulaca oleracea*，木槿 *Hibiscus syriacus* 和其他植物。他在写给米尔拜勒的一封信里提出了下面的问题：“那具有生殖作用的液体是否进入花柱的传导组织的间隙，然后被输进了胚珠，如象勃隆尼亚所看到的和绘出的那样？或者是那些花粉管逐渐伸长，以致最后每一个花粉管接触到一个胚珠？”他自己的观察结果完全排斥了前一个可能性，他坚决认为只有后者是对的。

在此同时（1831 和 1833 年），洛伯脱·勃朗在某些兰科植物和萝藦科的马利筋属的柱头上看到花粉粒，并且在它们的子房里看到花粉管。但是他不能确定那些花粉管是否必然和花粉粒是联系在一起。他认为至少在某些例子里，那些管子是在花柱里面产生的，虽然可能是由于柱头传粉作用的刺激，它们才发展起来”。

施来屯关于胚的起源的学说

在同一时期，另外一些学者也同样对这问题发生兴趣。施来屯于 1837 年发表了关于胚珠的来源和发育的一些很详细的观察结果。他证实了亚米企所说的：花粉管是从柱头经过珠孔而进入胚珠的。可是他的想象力太活跃了，引导他太远了，他肯定花粉管的顶端冲破了胚囊的膜，自己直接变成了“胚泡（embryonal vesicle）”，

2) 可能是勃朗那时把花粉管和花柱组织的长细胞混淆了。

而胚泡经过若干次分裂以后就形成了胚。他认为：子叶是从侧面产生的，而原来的顶端则是或多或少自由的，它形成了胚芽。在他看来，胚囊仿佛是一个孵卵器，在里面花粉管的顶端得到营养而发育成为新的小植物。如果这个看法是正确的话，那末植物就没有性作用可说了。然而由于他有势力，而且攻击对立派时他的言词非常锋利，他获得很多热烈的拥护者。沙赫脱就是其中之一，他特别热心于支持这个荒谬的看法。

亚米企勇敢地反对施来屯的看法。在 1842 年于巴都亚举行的意大利自然科学家会议上，亚米企试图证明胚并不是从花粉管的顶端产生的，而是由胚珠的一个部分形成的；这部分原先已经存在，而花粉管里面的液体对它发生了受精作用。

施来屯于 1845 年对这作了一个十分激动的答复，他说在他 1837 年所作的认真而彻底的探究以后，还有这门学科的新进人士提出毫无意义的责难，实在是很可笑的。他对有关南瓜属 *Cucurbita* 的新的观察作了描述，他表示：只要有人去拜访他，他愿意向他们证明亚米企的见解彻底错误，而他自己则是完全正确的。



图2 M. J. 施来屯(照片系得自 Prof. W. Trall)

花粉管和胚的真实关系的发现

不管施来屯的批评，亚米企继续进行他这方面的工作。在 1847 年，他拿出了决定性的证明(图 3)，他指出在他认为特别适合于作这项研究的红门兰属 *Orchis* 里面，当花粉管尚未进入之前，

已先有一物体(芽泡 Germinal vesicle)在那里,这芽泡受到花粉管的刺激而产生了胚。

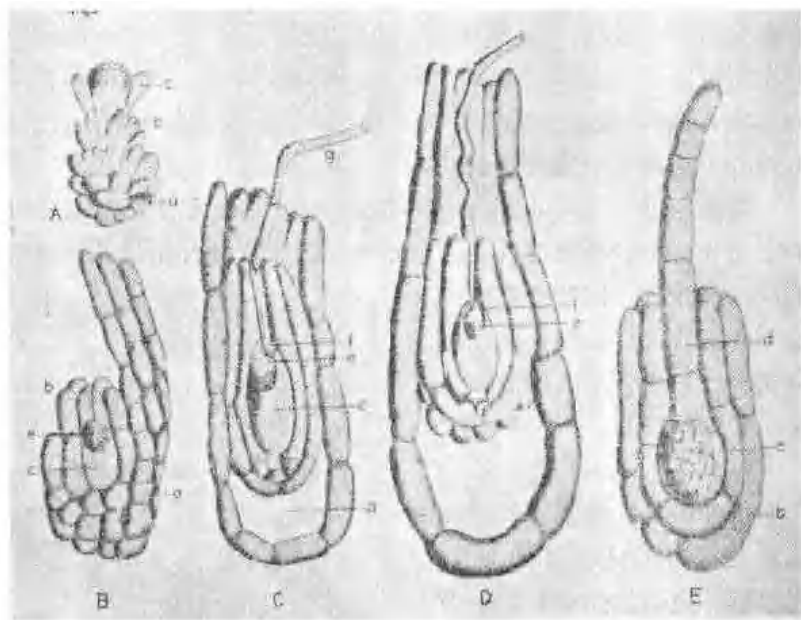


图3 红门兰属 *Orchis* 胚珠及胚的发育: C, D 注意花粉管;
E 注意胚柄吸器(引自亚米企 1847)。

亚米企的见解不久获得其他方面的支持。威廉·霍夫迈斯脱尔于 1849 年发表了他的名著“显花植物的胚的产生”(4 开本, 89 页, 14 个图版上绘有 429 个图), 这书包含他对 19 个属的 38 种植物进行研究的结果, 他指出在任何一个例子中, 胚都是从胚囊里原先存在的一个细胞产生的, 而并非从花粉管产生的。他叙述他的观察经过非常清楚, 一丝不苟。因此能够立即令人信服, 而且不久获得英、法、德各国学者进一步的证实。这部专著发表不到两年, 尽管他没有受过正式的高等教育, 而洛斯托克大学授予他名誉哲学博士学位, 这样正式承认了他作为科学工作者的崇高地位。在图 5 里可看到他所绘的关于胚囊以及花粉管和卵的关系的一些图。

施来屯和沙赫脱仍然坚持自己的旧见解。沙赫脱于 1850 年出版一部专著,内有 26 个图版和很多的图。图绘得很精美,可是在每个例子里,他都把卵细胞误认作花粉管的顶端(图 6)。在结论中他说:“发生错误是人性所难免,人的头脑所想出来的东西,和他的手所做的东西一样,都不可能是完美的,所以我并不认为我的见解完全没有错误,但是我已竭力避免错误……在根本的一点,即胚从花粉管产生这一点,任何人都不能说服我会有错误或误解……我的制片标本是如此地肯定,在这一点上我的研究结果是具有决定意义的,我充分相信能够答复任何对它的指责。”阿姆斯特敦的荷兰皇家学院接受了沙赫脱的论文并给了他奖状。

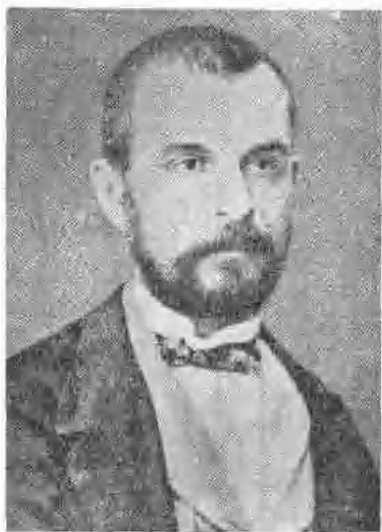


图 4 威廉·霍夫迈斯脱尔

然而,施来屯和沙赫脱的错误不久显得这样地彰明昭著,以致他们终于不得不放弃自己的见解。拉特尔可夫尔于 1856 年对这个问题发表了一个详尽的总结,毫无保留地接受了霍夫梅斯脱尔的结论。施来屯不久抛弃了一切植物学的研究,移居到特莱士敦,成为一个私人的历史和哲学的教员。

在这里提一下著名的解剖学家雨果·丰·莫尔的话会是很有意义的。他在 1863 年当亚米企去世时写道:“现在大家都知道施来屯的学说是虚幻的。回想到过去,虽则令人不快,可是也富有教育意义,我们看到那时错误的理论、毫不犹豫地被认作是正确的,有一些人自己不进行实地观察,把虚无飘渺的东西打扮成为理论原则;而另一些人虽然手里有显微镜,可见是为成见所蒙蔽,他们相信自己看到了其实是没有被看到的東西,并照画了几百张图去

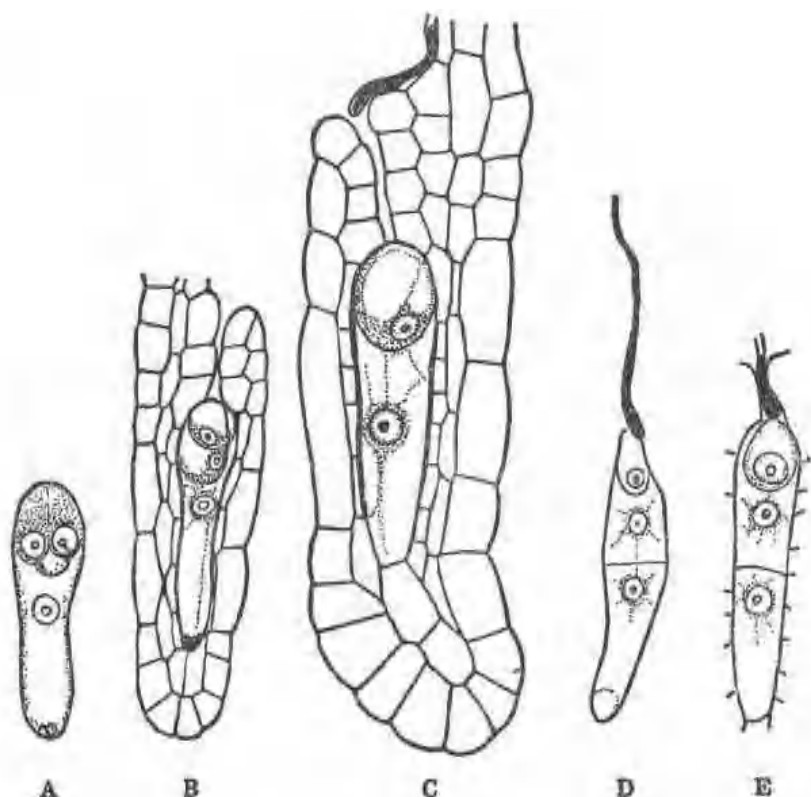


图5 水晶兰 *Monotropa hypopitys* 受精前后的胚珠及胚囊: A、B. 受精前的胚囊; C. 同上,花粉管已到达珠孔; D、E. 受精后的胚囊,胚乳形成的初期(引自霍夫迈斯脱尔 1849)。

证实施来屯的观念,而这些图却都是不符合事实的。居然有一个科学院奖励这样的作品,更足以证明大家的一个经验是不错的,那就是得奖的论文很少能够帮助解决科学上的疑难问题。”

低等植物两性融合的发现

在这一期间对低等植物和动物的研究取得了更大的进展。杜来于1854年指出石衣藻属 *Fucus* 的卵必须先受到精子的刺激才能萌发成小植物;稍后,他把不同类型的卵和精子结合在一起,而获

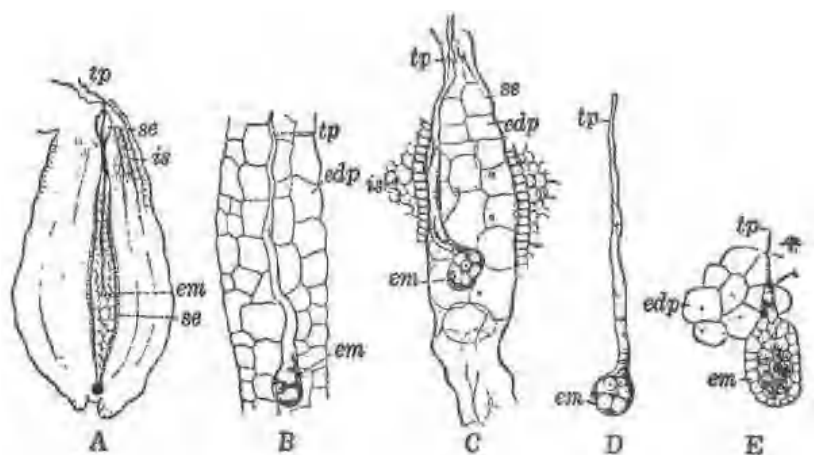


图6 黄角胡麻 *Martynia lutea* 的所谓由花粉管发育成的胚: (*tp* = 花粉管; *em* = 胚; *edp* = 胚乳; *is* = 珠被; *se* = 胚囊) A. 胚珠纵切面; B—D. “花粉管胚”发育的各期; E. 成年胚, 周围包被着胚乳细胞 (引自沙赫脱 1850)。

得了一些杂种。普林格斯海姆于 1855 年观察到无隔藻属 *Vaucheria* 的精子囊里的游动精子, 他指出如果这些精子不进入卵, 就没有进一步发育的可能。具有决定意义的是 1856 年关于鞘藻属 *Oedogonium* 的观察, 他看到游动精子向卵运动直至接触, 然后冲进了卵的内部。根据这些以及相类似的在低等动物方面的发现, 德国的一位动物学家奥斯卡·海尔脱唯希于 1875 年得出一个广泛的结论, 即受精作用的基本内容是 2 个核的结合, 一个来自父体, 而另一个来自母体。

在显花植物方面(它们的性的存在, 那时被认为比在隐花植物中为明显), 同样的事实证明还需等待几年, 因为胚囊被珠心和珠被的不透明的组织所包围着, 要直接观察到胚囊在技术上是困难的。

雄配子体和雌配子体的性质和发育的发现

在研究花粉发育的早期学者之中, 霍夫梅斯脱尔在 1848 年关