

植物形态发生学

姚敦义 主编

姚敦义 张慧娟 王静之 编写



高等教育出版社

植物形态发生学

姚敦义 主编

姚敦义 张慧娟 王静之 编写

高等教育出版社

(京)112号

内 容 提 要

本书是我国植物学家编写的第一本较系统、完整的植物形态发生学教材。共16章,约30万字。主要介绍装配与聚集,细胞周期与植物生活周期,生长与分化,胚胎发生,种子形成、成熟和萌发。根、条、叶、茎、花和果实的形态发生,此外,还介绍了原核生物,苔藓和蕨类植物及根瘤菌与豆科植物共生的形态发生等。

本书是作者在广泛收集国内外有关资料基础上,结合自己多年来的研究成果编写而成。全书内容丰富,及时反映了本学科的近代成就,尤其是我国学者在这一领域的研究成果。可供高等院校生物系植物学、植物生理学、植物细胞学专业作教材,还可供农、林、医有关专业师生及研究人员参考,

植物形态发生学

姚敦义 主编

姚敦义 张慧娟 王静之 编写

*

高等教育出版社出版

新华书店总店科技发行所发行

通县觅子店印刷厂印装

*

开本 787×1092 1/16 印张 14.75 字数 360 000

1994 年 4 月第 1 版 1994 年 4 月第 1 次印刷

印数 0 001— 2 135

ISBN7-04-004662-8/Q·218

定价 6.05 元

前 言

达尔文曾说：“形态学是自然科学的灵魂”。从功能对结构而言，结构是第一性的，无论从分子或宏观水平探讨，没有结构便谈不上功能，这是作者编写本教材的中心思想。

目前我国生物学系学生在学习植物学基础课时，一般是在各门课程分别学习形态结构、生理功能、遗传进化和环境生态等知识。为此，我们试图使学生在以上各课程的基础上综合发展地学习植物学知识。于是从80年代初开始搜集和整理有关资料，着手编写植物形态发生学讲义，1983年正式作为山东师大植物学专业硕士研究生学位课程教材。10年来经过不断修改和试用，反应良好。后经国家教委高等学校教学指导委员会植物学教材建设组高信曾、胡人亮等教授推荐列入高等教育出版社出版计划。1992年6月，植物学教材建设组由高信曾和胡正海教授主持在西北大学召开会议，专门审阅了本教材的体系和内容，对本教材给予较高的评价。认为本教材观点新颖，内容丰富。同时也提出了许多修正意见。与会专家认为此教材适用于植物学、植物生理学、植物细胞学等专业高年级学生和研究生使用。高等教育出版社林金安同志出席了会议，对本教材的出版给予热情的支持。会后作者根据专家们的意见，将教材作了全面修改。高信曾和张新英教授审阅了修改稿，提出了不少宝贵意见，经再度修改后于1993年7月定稿。在此向各位专家及编辑对本书出版给予的热情支持和帮助表示衷心的感谢。本教材虽经多年试用和修改，但由于内容涉猎面广，作者的知识水平有限，疏漏错误之处，恳请海内外学者予以指正。

作 者
1993年7月

目 录

绪论	1	三、促进细胞增大的因素	37
一、植物形态发生学的发展简史	2	第三节 生长的形态学	38
二、植物形态发生学的研究范围	4	一、细胞体积与形态发生的关系	38
三、植物形态发生学的研究方法	5	二、细胞数量与形态发生的关系	39
四、植物形态发生学与农业生产的关 系	5	三、细胞分裂面与形态发生的关系	40
第一章 装配与聚集	6	第四节 生长的类型	40
第一节 装配	6	一、有序生长	40
一、亚细胞水平的装配	6	二、无序生长——愈伤组织的生长	41
二、细胞的装配	13	第五节 生长运动	43
三、细胞内各种组分的定位分布	13	一、回旋转头运动	44
第二节 细胞的聚集	14	二、偏上性运动	44
一、聚集	14	三、向触性和偏触性运动	45
二、嫁接	17	四、向化性和向水性运动	45
三、离体培养细胞的聚集	17	五、向光性运动	45
第二章 细胞周期与植物生活周期	18	六、向地性运动	45
第一节 细胞分裂	18	第六节 生长的度量和模式	46
一、细胞分裂概述	18	一、生长的度量	46
二、从有丝分裂到减数分裂的转变	19	二、生长的模式	46
三、有丝分裂与无丝分裂	20	第四章 植物的分化	48
四、胞质分裂	21	第一节 分化的概念及机理	48
第二节 细胞周期	21	一、分化的概念	48
一、概述	21	二、生长与分化的关系	48
二、细胞周期的研究方法	22	三、分化的机理	49
三、细胞周期中各时期的特点	23	四、分化的细胞学	50
第三节 植物的生活周期	26	第二节 激素与分化	52
一、体细胞与生殖细胞	26	一、激素与脱分化	53
二、植物生活史的类型	27	二、激素与维管束分化	53
第三章 植物的生长	31	三、激素与游离细胞的分化	54
第一节 生长的基础	31	四、激素与创伤后的分化	54
一、概述	31	五、生长素的极性运输与分化	55
二、分生细胞的特性	31	第三节 极性与分化	56
三、细胞生长的基础及其类型	33	一、极性的表现与变化	56
第二节 生长的机理	34	二、极性在形态发生中的作用	57
一、植物激素	34	三、极性的建立	59
二、引起细胞分裂的因素	36	第四节 分化的过程	59
		一、决定	59

二、感受态	60
第五节 植物分化细胞的类型	60
一、维管束系统	60
二、传递细胞	61
三、根冠细胞	62
四、腺细胞	62
五、乳管	63
六、表皮与气孔	64
七、花粉粒生殖细胞	64
八、休眠细胞	66
九、离区	67
十、单细胞植物的细胞分化	67
第六节 次生代谢与分化	68
一、次生代谢的概念	68
二、次生代谢的作用	68
三、次生代谢与形态分化	68
第五章 孢子和配子的发生及合子的形成	72
第一节 小孢子的发生与发育	73
一、小孢子的发生	73
二、小孢子的成熟	73
三、花粉的萌发与生长	75
第二节 雄性不育	76
一、玉米的雄性不育细胞质	76
二、原生质体融合与雄性不育机理的研究	79
第三节 自交不亲和性	79
一、自交不亲和性的遗传控制	79
二、自交不亲和性的分子生物学	79
第四节 大孢子和雌配子的发生与受精	81
一、大孢子的发生	81
二、雌配子发生与受精	82
三、受精前后卵细胞内核酸和蛋白质的变化	83
第五节 配子体发育及其与孢子体发育的关系	84
一、花粉发育	84
二、胚囊发育	85
三、配子体发育与孢子体发育的关系	85
第六章 胚胎发生	87

第一节 合子	87
一、合子的特点	87
二、合子的细胞结构	87
三、合子的分裂	
第二节 胚胎发生和发育的形态变化	88
一、被子植物胚胎的发生和发育	88
二、裸子植物胚胎的发生和发育	94
三、体细胞胚胎的发生和发育	94
第三节 胚胎发生的生理生化变化	96
一、核酸的变化	96
二、酶的变化	96
三、代谢产物的变化	97
四、激素的变化	98
第四节 离体胚培养	99
一、早期的工作	99
二、近期的工作	99
第五节 研究胚胎发生的方法	100
一、显微技术	100
二、组织化学、细胞学和放射自显影	100
三、组织培养	100
四、生化技术	100
五、分子技术	101
第七章 种子形成、成熟和萌发	102
第一节 种子的形成和发育	102
一、种子形成过程中胚乳的发育和养料的积累	103
二、种子其他结构的形成	107
第二节 不同植物种子的发育和成熟	108
一、双子叶植物种子的发育和成熟	108
二、单子叶植物种子的发育和成熟	110
第三节 种子休眠和萌发	111
一、种子休眠	111
二、种子萌发及幼苗生长	112
第八章 根的形态发生	114
第一节 根的发生	114
一、种子根	114
二、不定根	115
三、侧根	115

第二节 根的分生组织	11	一、叶的衰老	156
一、蕨类植物根的分生组织	116	二、叶的脱落	157
二、被子植物根的分生组织	117	第十一章 茎的形态发生	158
第三节 根的发育	120	第一节 茎的发生	158
一、外界环境与根的发育	120	一、茎各部组织的起源	158
二、根发育的控制	121	二、茎中柱类型及其与叶序的关系	158
三、根的向地性生长	127	第二节 茎的发育	159
四、根内部结构的分化	128	一、初生结构	159
五、根的发育与根系	129	二、次生结构	162
第九章 条的形态发生	131	三、内外条件对茎结构的影响	165
第一节 条的发生及其分生组织		第十二章 花的形态发生	169
的结构	131	第一节 花的形成与条端分生组	
一、条的发生	131	织的变化	170
二、条分生组织的结构	132	一、细胞分裂速度的变化	170
第二节 条端细胞的分裂	137	二、条端结构的变化	171
一、细胞分裂速度	137	三、花各部的形成	171
二、条端分生组织顶部细胞的移位	138	第二节 花的发育	172
三、生长锥中细胞分裂的方向	139	一、花各部的发育	172
四、细胞分裂速度的控制	139	二、花整体的发育	173
第三节 条端分生组织的发育	140	第三节 开花的诱导和开花的本质	174
一、条的分化	140	一、开花的诱导	174
二、条的分枝	141	二、开花的本质	175
三、条端分生组织发育成其他器官	141	第四节 开花激素	180
第四节 顶端优势	142	一、开花激素的实验	180
一、顶端优势的机理	142	二、光周期的后效与开花激素	181
二、地下茎的形成	144	三、开花抑制物质	182
第十章 叶的形态发生	145	四、开花激素的本质	182
第一节 叶的发生与叶序的形成	145	五、植物激素与性表达	183
一、叶的发生	145	第十三章 果实的形态发生	184
二、叶序的形成	147	第一节 果实的形成和发育	184
第二节 叶的发育与激素	148	一、果实的来源	184
一、叶的发育	148	二、果实的功能	185
二、激素对叶发育的影响	150	三、果实的发育	185
第三节 影响叶形态与结构的因		第二节 果实的成熟	187
素	151	一、果实成熟时的生理生化变化	188
一、影响叶形态的因素	151	二、果肉的组成	188
二、影响叶结构的因素	153	三、水和溶质的积累	189
第四节 叶与生产实际	155	四、果实的软化	191
一、叶的形态与生产实际	155	五、果实成熟的调控机理	191
二、空气污染对叶的影响	156	第十四章 原核生物的形态发生	193
第五节 叶的衰老与脱落	156	第一节 细菌的形态发生	193

一、一般细菌的发育·····	193	二、生长中的原丝体的超微结构·····	210
二、内孢子的形态发生·····	194	三、丝状原丝体向二向生长逐渐过渡·····	210
第二节 蓝藻的细胞分化·····	197	四、真蕨精子器的生理学·····	210
一、异形胞·····	197	五、cAMP的功能·····	211
二、厚壁孢子·····	199	第十六章 根瘤菌与豆科植物共生	
三、渐尖细胞·····	200	的形态发生 ·····	212
四、分枝丝状体·····	200	第一节 根瘤的发育·····	212
五、模式形成·····	200	一、概述·····	212
第十五章 苔藓和蕨类植物的形态		二、根瘤菌侵染豆科植物·····	213
发生 ·····	201	三、根瘤的形成·····	214
第一节 苔藓植物的形态发生·····	201	第二节 根瘤的固氮作用·····	217
一、孢子·····	201	一、固氮的主要要求·····	217
二、原丝体·····	202	二、影响固氮效率的因子·····	217
三、配子托·····	206	尾语——模式形成与畸形 ·····	219
四、孢子体·····	208	一、生物模式形成·····	219
第二节 蕨类植物的形态发生·····	209	二、畸形·····	223
一、孢子萌发时细胞的形态发生·····	209	主要参考文献 ·····	226

绪 论

植物的研究,在我国大约始于公元前3700余年的神农氏,西方则可能肇端于约公元前670年的梭罗门王。这种说法虽然缺乏确切的证据,但说明人类研究植物是远在有史以前,因为许多植物是人类赖以生存的食物。后来又认识到有些植物可供药用,这样口授笔传,关于植物的知识就逐渐累积起来,最后产生了植物学。

据确切记载,植物学的诞生应归功于古希腊的Theophrastus。Theophrastus生于公元前370年,是伟大思想家Plato与Aristotle的学生,他在雅典科学院工作期间写了200多本书,内容十分广泛,包括科学、哲学、法律、文学、音乐和诗歌等,其中贡献最大的要算《植物史》(Historia Plantarum)和《植物原理》(De Causis Plantarum),这两本书奠定了植物学发展的基础,因而Theophrastus被后人公认为植物学的鼻祖。Theophrastus的研究科学,摒弃了Plato和Aristotle臆断的方法,创造了对客观事物仔细观察,然后加以精确记述的方法,这是研究自然科学的方法的基础。

在以后的一千七八百年里,植物学几乎没有进展。到了公元1500年左右,许多人又开始从各个不同角度研究植物,使植物学分成许多独立的学科,如植物形态学、植物分类学、植物生理学、植物生态学和植物遗传学等。这些学科彼此之间虽然具有很密切的关系,但由于每门学科本身都有一套独立的研究方法以及从事各分支学科研究者知识的局限性,在一定程度上造成各分支学科之间的隔阂。但是,许多重大理论和实际问题的解决,往往需要综合的知识和研究方法,因此在各分支学科分工的基础上,又逐渐形成了一门新的综合性学科——形态发生学。

形态发生学译自morphogenesis一词,是由拉丁文morph(形态)与genesis(发生)组合而成。法文morphogénèse一词乃指在进化过程中形态的发生;而英文morphogenesis则是指有机体从合子、孢子、胚芽或芽等幼小状态发育为成年状态这一过程中形态构造的变化。因此,形态发生学可以泛指研究新形态发生的学科,但重点应是讨论在个体发育过程中形态构造的发生和变化。植物从外部形态看由各种器官组成,从内部结构看则由细胞、组织和组织系统组成,所以形态发生学讨论的范围很广,它是众多植物分支学科乃至物理、化学和数学的汇合。

形态发生学的研究中心是植物的形态。形态的含义很广泛,任何物质均占有一定的空间,其占有形式就是形态,而且随着时间的迁移,物质的形态也会发生变化。形态的多样性是生命物质的突出特征之一,生物形态的变化几乎是无限的。对生物形态的研究在生物学中占有十分重要的地位。就物质的两类基本属性——形态和功能来说,形态是第一位的,没有物质的形态就谈不上物质的功能。因此Darwin曾说,形态学是自然科学的灵魂。生物学中许多重要的理论,如细胞学说、进化论和分类原则等都是对形态的分析和比较为基础的。

人们对生物形态的认识一般是从肉眼观察开始,逐渐扩展到用显微镜、电子显微镜乃至扫描隧道显微镜(Scanning Tunneling Microscopy, STM)。尽管显微镜的放大倍数很

高,但直接观察总是有限的,要真正洞察生物的形态结构,还需要运用许多间接的方法。

一、植物形态发生学的发展简史

形态发生学虽然是一门近代发展起来的学科,但形态发生的研究却不是最近才开始的,而且其研究思想的萌芽还可追溯到遥远的古代。

植物学的鼻祖Theophrastus在3000多年前就已认识到植物的地下器官不全是根,而地上器官也有根起源的,如常春藤的攀援器官;他还探讨了木本植物年轮形成的原因,并指出由子房发育成果实,果实的作用与动物的胚胎相仿。所以Theophrastus是以发展的观点来研究植物形态的。但后来由于宗教的干扰,有两种不正确的理论阻碍了形态发生学的发展。一种是前定论(preformation theory),在当时一些著名生物学家Harvey(1578~1657)、von Haller(1708~1777)及Spallanzani(1729~1799)等都相信每个生殖细胞均含有未来有机体的雏形,有机体的发育仅是这些微小的雏形生物增加体积的结果,每种雏形生物都是由上帝创造的,所以生物的形态是永存的、不变的。1759年,德国外科医生Wolff写了《发生论》(Theoriagenerationis)一书,才比较彻底地用事实批驳了前定论,后成论(epigenesis theory)才逐渐在生物学者中树立起来。后成论主张由未分化的细胞逐渐产生由不同组织构成的有机体的各种器官与系统。后成论是形态发生学的理论基础。

阻碍形态发生学发展的另一种理论是目的论(teleological theory)。目的论者认为生物有别于非生物的主要标志是具有灵魂,生物的发展与变化是由灵魂产生的意愿支配的,不能用物理、化学的原理来解释。目的论认为灵魂赋予生物以诸种特征,因而将形态发生推入不可知的深渊之中。直到Schleiden(1804~1881)与Schwann(1810~1882)建立了细胞学说(cell theory)才彻底批判了目的论。细胞学说证明动植物有机体均由细胞组成,单个细胞(卵和孢子等)可以发展成为完整有机体,有机整体虽然破坏并失去灵魂,但没有灵魂的细胞仍具有生命的特征。

在当时,尽管有各种争论,但科学事实的发现常常有助于正确科学思想的建立。下列事实的发现对植物形态发生学的产生起着非常重要的作用。

1540年,英国韦敦堡大学的Cordus写了《植物史》一书,当时他只有25岁,书中明确指出真蕨叶背面的粉末(孢子)是繁殖用的,这在当时是难能可贵的。英国的Grew早在1671年就阐明了侧根的发生与侧枝的不同。1759年Wolff写了《发生论》这一名著,提出茎、叶是由没有分化的顶端生长点产生的,但他的这一论点缺乏实验根据。到了1838年,Schleiden提出研究植物发育的重要性,他说:“要想发现问题,就得研究植物的发育”。同时期的Nägelii进一步认为个体发育史的研究不仅是研究植物形态的重要方法,而且也是研究植物本质的重要方法;此外,他还注意到植物分生组织的重要性,并用实验证明植物器官的发生是顶端分生组织活动的结果。1859年Darwin的《物种起源》一书问世,Darwin以大量事实证明,生物形态构造的多样性是长期历史发展的结果。与此同时Hofmeister研究了苔藓、蕨类及种子植物的繁殖及胚胎学,并探索在个体发育过程中决定形态构造有规则相继变化的因子,他在1868年所写的《生活有机体形态学概论》一书中,经常提出这样的问题:(1)形态构造的发展变化与哪些生长过程相联系?(2)决定形态构造的内、外因子有哪些?(3)怎样应用物理学和数学观点去解释生命现象?

Hanstein(1868)研究了分生组织及其分化现象。随后 Farlow 发现蕨的原叶体可以进行营养繁殖产生单倍的孢子体,这种过程称为无配子生殖(apogamy);Pringsheim 发现苔藓的孢子体可以不经孢子阶段营养繁殖产生双倍的原丝体,称为无孢子生殖(apospory)。以上这些工作使Klebs(1896)有可能系统研究控制外界因子对低等植物生活史的影响。在Klebs之前,Sachs(1875)写了《植物生理学教科书》,建立了形态发生与化学相关性的理论。Klebs与Sachs二人对形态发生学的发展贡献很大,与此同时,不少人在形态发生方面做了大量工作,象 Küster、Haberlandt和Winkler 等分别研究了异常生长及嵌合体的形态,累积了许多形态发生的知识。在此基础上 Vöchting(1847~1918)发表《植物器官发生》,系统讨论了极性、分化和再生等问题,这是涉及形态发生知识最多的一本经典著作。

20世纪初,许多生物工作者研究了各种理化因子对植物形态发生的影响,其中比较重要的有1913年Boysen-Jensen发现生长素;1928年Went证实生长素的存在。随后不少工作发现生长素不仅能促进不定根和果实的形成,而且同细胞极性和各器官的协调生长都有密切关系。生长素的发现导致以后植物激素工作的发展。1918年Gassner发现温度对植物形态发生有影响。1929年李森科证实并发展了这一发现,创立春化(vernalization)学说;同时他还强调光除了是光合作用的必要条件外,还能影响植物的形态发生。1920年美国的 Garner和Allard发现花的形成与光周期有关。1941年Goodwin 发现光对生长素有抑制作用。1953年Bünning发现光周期对植物形态发生的作用。几乎与此同时,美国农业部Borthwick与Hendricks 发现一切绿色植物广泛存在着光敏色素(phytochrome),并证实作为光受体的光敏色素是一种蛋白质。在此基础上日本棚田发现光敏色素能影响细胞膜的透性。根据目前已掌握的资料,大约有60多种酶受光敏色素调控,因而影响形态发生。

1865年Mendel证实了生物的一切性状是由遗传因子(后来改称基因)决定的,这一学说奠定了基因对形态发生作用的基础。1894年Strasburger 发现在世代交替中有染色体倍数不同的核相交替,并认为是影响孢子体与配子体形态差异的基本原因,这一理论长期为植物学界所接受,但在1964年被 Guha及 Mahashwarii 的工作彻底否定。他们的工作表明,离体的花粉粒在人工培养条件下能发育成单倍的孢子体。1941年Beadle与Tatum表明基因是通过酶对性状发生影响的。1944年T. Avery等证实DNA能引起细菌性状的转化。1953年Watson和Crick搞清了DNA结构模型。到了60年代初,遗传物质如何控制性状表现的轮廓大体弄清。但基因产物如何直接控制形态与结构,长期以来一直是个谜,最近关于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的突变影响植物体形态结构的研究,为解决这一问题提供了一个突破口。

我国开展研究形态发生学的工作较晚,但有关形态发生的思想萌芽却较早,如贾思勰(约480~550年)在《齐民要术》中就已观察到外界环境对植物形态等特征的影响,并谈到“选择”对生物形态的影响。Darwin 在谈到选择原理时说:“我看到一部中国古代的百科全书清楚地记载着选择原理”。Darwin所说的那本“古代百科全书”很可能就是贾思勰的《齐民要术》。又如清代陈淏子(1662~1722)在《花镜》中所说:“草木虽因南北气候不同而异,但若能审其燥湿,避其寒暑,使各顺其性,虽遐方异域,南北异地,人力亦可夺天工。”他强调接枝的重要性时说:“凡木之必须接换,实有至理存焉,花小者可大,瓣单者可重,色红者可紫,实小者可巨,酸苦者可甜,臭恶者可馥,是人力可以回天,唯在接换之得其传耳。”这种思想与同时代的外国学者比较起来,是要卓越得多。近代李继侗在银杏离体胚上进行一系列的工作(1934

~1937), 提出银杏胚乳提取液对银杏离体胚发育的影响, 这是1942年van Overbeek有名的椰子乳实验的根源。他又提出光对银杏幼叶发育的影响, 指出环境条件能影响植物器官的形态发生。所以可以认为李继侗是我国最早应用现代方法研究植物形态发生的科学家。1935~1936年罗宗洛和罗士韦在进行玉米根尖离体培养中发现幼桑叶等提取汁可促进离体根的生长, 为以后发现维生素等活性物质是培养基不可缺少的成分提供了启示。1938年殷宏章发现生长素与植物叶片昼夜运动的关系, 40年代他又对生长素诱导插枝生根进行研究。1948年崔徽与美国的Skoog在研究烟草茎切段和髓的培养中, 证明腺嘌呤与生长素的比例对器官分化有重要作用。40年代末, 曹宗巽在国外研究了兰花授粉后的生理生化变化。王伏雄对多种裸子植物(水松、桧柏、香榧和竹柏等)胚胎发育进行了一系列的研究。以上这些工作在国际上均有一定影响。解放后我国形态发生的研究工作也较广泛地开展起来。近年来组织培养工作进展较快, 受精及幼胚发育的研究已开始进入分子水平。其中如罗士韦对橡胶草和橡胶树形成肿瘤以及愈合组织的研究; 王伏雄的实验胚胎学研究; 曾呈奎关于紫菜生活史的研究; 李正理的草食蚕茎离体培养以及植物体内不正常的巨形细胞的观察; 唐锡华、陈机和夏镇澳分别在作物生长锥上的一系列工作, 都对植物形态发生学作出了一定的贡献。

二、植物形态发生学的研究范围

植物形态发生学的研究重点不仅在于描述植物各种形态构造, 而且在于探究这些形态构造的发生与发育以及控制其发生、发育的因子和机理。

植物形态发生学的研究范围很广, 所有植物不论其形态是简单还是复杂, 均有形态发生问题。例如细菌为什么能保持一定的形状和大小? 真菌中各种繁殖器是怎样形成的? 地衣中藻菌两种成分如何构成地衣的特殊构造等。至于高等植物的形态发生则更为复杂, 这将是本书重点介绍的内容。

植物的形态发生可以从不同层次来研究。可以从分子水平来研究细胞器、细胞、组织与器官形成的基础; 可以从细胞水平来研究各种组织和器官的发生; 也可从整体水平来探讨生物模式(pattern)的形成。

从共性方面来探讨, 以下几种因素常在植物形态发生中起着重要作用。

1. 相关性 如细胞质和细胞核的相关性, 各种结构与机能的相关性, 各器官之间的相关性, 内外因子与器官形成的相关性和各有机体之间的相关性等。这些相关性都对形态发生有一定程度的影响。有些相关性是相互促进的, 也有的是互相矛盾或抑制的。引起相关性的原因也很多, 有的是物理性的, 如张力、压力和表面积与体积的关系等; 有的则是化学性的, 如激素、营养物质及新陈代谢产物的分布等。

2. 极性 整个植物体或一部分器官, 甚至一个细胞都有极性, 如高等植物的一段轴, 其上端可形成枝, 下端可形成根, 这就是极性的表现。细胞的极性在细胞分化中起着很重要的作用。

3. 对称 这是极性的一种表现, 各个器官均有一定的对称关系。对称形成之后一般不再变更, 但也有在不同发育时期, 同一种器官的对称关系发生变化的, 如英国常春藤(*Hedra helix*)的营养枝是背腹对称的, 繁殖枝却是辐射对称的。

4. 生长与分化 生长, 包括细胞分裂和细胞体积增大, 这是形态发生过程中最显著的

变化。器官的差别生长造成器官的不同形状和构造。在生长基础上所进行的各种分化则使植物的各部分具有异质性。

5. 再生 形态发生的控制现象在再生作用中表现得特别明显。再生现象有好几种,最普遍的就是修补;另外,植物的营养繁殖,其基础也是再生。再生现象在一定程度上说明植物的体细胞具有全能性或至少有多能性。

6. 畸形 形态发生正常顺序的破坏常可导致不正常或不典型的结构。正常组织能力的破坏常可提供难得的线索来研究组织能力的本质,因此畸形学在形态发生的研究上具有特殊的意义。

三、植物形态发生学的研究方法

用描述的方法对植物在发育过程中形态构造的变化进行细致的观察、记录是形态发生学研究方法的基础。在这一基础上,分析各种不同形态构造发生发展的原因,并客观地假设影响其发生发展的各种内、外因子,然后根据假设,对因子加以控制来进行实验。实验是形态发生学研究中的重要手段。由实验所得的结果应该作为一个线索逐步加以深入。

由于形态发生的研究基本上是建立在发育基础上的,而且与遗传性有密切的关系,因此形态发生的研究常要应用许多生理学和遗传学的方法。此外由于研究层次的不同,常要采用显微技术,电泳技术以及各种分子生物学技术,如电泳、分子杂交和单克隆抗体等。离体组织培养和生长锥的切割试验及各种外科手术,在形态发生的研究中具有重要意义。离体细胞和组织培养使在严格人工控制条件下研究植物的形态发生成为可能,是研究植物形态发生必不可少的手段。

四、植物形态发生学与农业生产的关系

可以认为作物生产是生物学的一个分支学科,因为作物产量是作物的遗传、生理特性与环境因子错综复杂交互作用的结果。产量归根结蒂是以作物形态结构的形式表现出来。经济产量与生物产量(biomass)不同,前者是指有经济价值的产量,而后者则是指在特定空间内生物有机体的总量。经济产量与生物产量常常有矛盾,例如徒长能导致经济产量的下降,控制徒长从理论上讲是探讨各器官生长发育之间的相互关系,是形态发生学的研究范畴。形态发生学有助于了解产量构成的基础,农业上对作物生物学特性的了解、栽培与轮作技术、收获以及贮藏等无不与植物形态发生学有密切的关系。具备形态发生知识,就能对作物栽培原理有更深入的理解,例如植物的胚轴常有一定的生长极限,如果播种深度超过这种极限,幼苗就不能出土。

通过形态发生的研究,逐步达到控制形态发生的目的,必将对生产实践起到非常巨大的作用。

第一章 装配与聚集

装配(assembly)与聚集(aggregation)是自然界物质发展的一种基本方式。原子组成分子,而原子则是由一些更为微小的粒子组成的。经过组装之后,物质变得更加稳定,而且也产生了一些新的属性。据推测在生命物质发生之前,简单的化学物质必定经过漫长道路,装配成发生生命的分子(biogenic molecules),主要是水、多糖、蛋白质和核酸等。水、多糖和蛋白质进一步装配成类蛋白微球体(proteinoid microsphere),如果在其中掺入遗传信息(即核酸)就形成最原始的原核生物(first prokaryote),由此进化为真核生物(eukaryote)。生物细胞发生之后,细胞内许多结构仍是通过装配形成的。

非生物的装配一般需要高温、高压等条件,而生物的装配虽然也需要一定条件(如离子强度等),但不需要高温和高压,而且生物的装配是高度有序进行的。

装配和聚集这两个术语在生物学中有时混用,但前者一般指分子或亚细胞水平各类结构的形成,后者则是指细胞水平以上各类结构的形成。

装配和聚集在植物形态发生中是一种重要而又普遍的现象,植物体内的大分子、酶复合体和多种细胞器都是通过装配形成的。病毒个体的重建也是一种装配。此外某些真核生物个体的建造也是通过细胞聚集完成的。广义而言,地衣的形成就是藻、菌细胞的聚集。

第一节 装 配

一、亚细胞水平的装配

装配常常是可逆的,随着生理条件的改变,许多超分子结构可以拆开、改装或重建,这就赋予生命活动以灵活性。生物的许多基本功能,诸如信息传递、渗透、细胞与细胞之间的粘连、透性和氧化呼吸等,均与超分子结构的装配有关。装配大体可以分为三类,即模板装配、酶促装配和自动装配。

(一) 模板装配(template assembly)

模板装配也称指导装配(directed assembly)。这种装配需要有模板作为指令,并要在酶的参与下才能完成。模板装配在生命活动中占有特别重要的地位,DNA的复制、转录与转译均属于模板装配。

1. DNA复制 DNA复制过程比较复杂,大体说来先要解螺旋,产生作为模板的单链DNA,然后按照模板上的核苷酸顺序装配另一互补单链,最后建成半保留的DNA双螺旋。

原核生物的DNA双螺旋一般是环状的,而且通常只有一个复制起始点。真核生物的核DNA是开放的,不止一个起始点。真核生物一个染色体组(chromosome set)平均大约有30 000个复制起始点。DNA复制时必须在起始点上将DNA双螺旋解开,解链过程必须有称为rep蛋白质的参与。rep蛋白质能将ATP水解,放出能量将双螺旋打开,形成复制叉,在复制叉的前方有解旋酶(gyrase)不断将双螺旋松开。单链DNA形成后必须与单链结合蛋白

(single-strand binding protein, 简称SSB)相结合才能保持稳定。有了单链DNA模板, DNA多聚酶Ⅲ(DNA polymeraseⅢ)才可按模板上脱氧核苷酸的顺序, 将互补的游离脱氧核苷酸逐个放到单链DNA上装配成半保留的DNA双螺旋。在装配过程中可能会发生差错, 这时DNA多聚酶Ⅰ(DNA polymeraseⅠ)可以将错误的脱氧核苷酸取下, 换上正确的, 所以DNA多聚酶Ⅰ有校正读码的作用。最后通过连接酶(ligase), 核苷酸分子互相连接, 装配过程才告结束。上述是原核生物DNA的复制过程, 整个过程要有多酶复合体(multienzyme complex)的参与, 多酶复合体至少有20多种基因产物组成。真核生物的DNA复制与原核生物大体相似, 不过多聚酶的结构略有差异, 分别称为DNA多聚酶 α 、 β 、 δ 和 γ 。除 γ 位于细胞器中外, 其余的均位于细胞核内。现在认为真核生物核DNA的复制必须有DNA多聚酶 α 与 δ 的参与, 而 β 的作用至今并不清楚。

2. DNA转录 也是以单链DNA为模板, 但参与转录过程的酶是依赖于DNA的RNA多聚酶(DNA dependent RNA polymerase), 简称RNA多聚酶。细菌RNA多聚酶由6个多肽组成, 即 2α 、 β 、 β' 、 ω 和 σ 。其中 σ 起识别作用, 使RNA多聚酶结合到特异的启动子(promoter)上, 转录起始后, 即脱离全酶。 2α 、 β 、 β' 和 ω 构成核心酶。核心酶本身就能将DNA转录成RNA。真核生物有3种RNA多聚酶, 分别称为RNA多聚酶Ⅰ、Ⅱ和Ⅲ。RNA多聚酶Ⅰ位于核仁中, 负责转录rRNA。RNA多聚酶Ⅱ和Ⅲ都位于核质中, RNA多聚酶Ⅲ转录小分子量的rRNA和tRNA, 只有RNA多聚酶Ⅱ才负责将结构基因转录成mRNA。转录起始需要有 σ 因子的参与。转录终止需要在DNA模板上有特殊的信号, 有些基因转录终止除要有特殊信号外还需有一种称为 ρ 因子的多肽参与。

3. mRNA的转译 mRNA是DNA的转录产物。细菌的mRNA寿命很短, 只有2~5分钟, 而真核生物的mRNA则能在细胞内存活数小时或更长, 尤其是在植物的种子中, mRNA可存活1年以上, 这种长命的mRNA外常有膜包被, 称为信息体(informosome)。

以mRNA为模板装配蛋白质的简要过程如下: 氨基酸先要与tRNA相结合, 这种结合要有氨酰tRNA合成酶(amino-acylsynthetase)的参与。此酶能识别不同tRNA上的D襻(D-loop), 又能识别不同的氨基酸, 并使两者结合成氨酰tRNA复合体。由于tRNA上有反密码子, 可与mRNA相应的密码子相结合。这样就将不同的氨基酸分别带到mRNA对应的密码子上。与此同时, mRNA与核糖体的小亚单位结合, 这种装配需GTP或ATP供给能量, 而且需要至少3种蛋白质的参与。小亚单位一旦与mRNA相结合, 大亚单位就能立即装上去, 形成完整的核糖体。核糖体中有二个会合区, 即受体部位(A site, amino acid site)和肽基部位(P site, peptidyl site)。大亚基中还含有肽基转移酶(peptidyl transferase)。这样, 由于核糖体沿着mRNA不断移动, 氨基酸就按mRNA模板上密码子的顺序精确地装配成多肽, 一直到mRNA上显示终止密码为止。终止密码是tRNA所不能识别的密码。这时, 转译终止, 放出多肽, 核糖体的二个亚单位又分开, 散布在细胞质中。这种氨基酸装配成蛋白质的过程非常迅速, 大约10~20秒钟能装配300~400个氨基酸。

模板装配是生命活动的基本形式, 但细胞内存在的模板种类和数量都是有限的, 因此需要其他装配方式来进行高一级的装配。

(二) 酶促装配(enzymatic assembly)

酶促装配也称协助装配(aided assembly)。植物细胞壁的形成主要通过酶促装配来

完成。

1. 细胞中层的形成 细胞分裂末期, 在细胞赤道面近细胞周缘部分的纺锤丝密集成圈, 纺锤丝之间的小泡增多。小泡是由高尔基体产生, 小泡内含果胶物质, 外有生物膜包被。果胶类多糖物质是不同类多聚体的总称, 细胞壁内的可溶物质大部分是果胶物质, 主要是指半乳糖、阿拉伯糖和半乳糖醛酸等。纺锤丝与小泡构成成膜体(phragmoplast), 由于成膜体向心生长(即纺锤丝中微管的不断装配和小泡的继续增多), 最后完全融合而成细胞板。细胞板的中间是中层, 主要成分是果胶物质。中层的两面是细胞质膜, 小泡的膜等物质均参与细胞质膜的构成。

2. 细胞初生壁的形成 细胞初生壁分衬质(matrix)与微纤丝(microfibril)两部分, 衬质是凝胶状物质, 内含果胶质与半纤维素* (hemicellulose)以及蛋白质(酶)和水等构成连续相, 而微纤丝则连成网状, 构成分散相。

微纤丝的直径约250nm, 是由直径为25nm的基本纤丝(elementary fibril)或称分子团(micelle)装配而成, 而基本纤丝则由大量纤维素(cellulose)分子构成, 微纤丝则进一步组装成光学显微镜可见的大纤丝(macrofibril), 此时直径已达0.5 μm 。由纤维素组装成微纤丝是在高尔基体内完成的, 这时需要高尔基体内的葡萄糖基转移酶(glucosyl transferase)在各亚单位之间建立交接键。微纤丝装配完成后, 可通过质膜分泌到细胞壁中, 细胞壁中的酶可以将其进一步装配。在棉花细胞壁中发现, 微纤丝的末端有酶复合体构成的小球, 它与微纤丝的增长装配有关。初生壁装配完成后并非固定不变, 随着细胞的生长, 原有的结构可以局部地不断拆卸, 补充新物质再重新装配, 这时需要有关酶的作用。

3. 细胞次生壁的形成 一般在细胞内出现大液泡后开始形成次生壁。次生壁加厚时增添新的纤维素与半纤维素, 但果胶质很少, 并常有木质素出现。木质素的形成也是一种装配过程, 先在细胞内形成酚醇类(phenolic alcohol)的单体, 如松柏醇(coniferyl alcohol)、芥子醇(sinapyl alcohol)和p-香豆醇(p-coumaryl alcohol)等, 然后运到细胞壁的衬质中多聚化。木质素的单体不一定在本细胞内形成, 有时可以在外细胞内合成, 然后运送到发生木质化的细胞壁内多聚化。次生壁增厚有全面增厚和局部增厚两种方式, 增厚图案可能同细胞质内微管的分布有关。

过去认为植物细胞壁是由非生命物质构成的惰性结构。实际上, 在细胞一生中, 细胞壁也经历着复杂的变化, 这些变化常与酶促装配有关。现在在细胞壁中发现的酶已近30多种, 其中包括过氧化物酶、多聚半乳糖醛酸酶、果胶酯酶和纤维素酶等, 这些酶除催化细胞壁各组分的加工、装配和卸配外, 还参与细胞生长调控、细胞间的分子识别和抗逆防病等功能。尤其值得指出的是在细胞壁中还存在钙调素(CaM), 壁CaM占胞内总CaM的2.7%〔据叶正华、孙大业(1988)报导资料〕。

激素对细胞壁的装配可能起着重要的作用, 如生长素能使细胞壁疏松。魏玉凝与李曜东(1967)认为吡啶乙酸能促进 ^3H -葡萄糖的掺入, 而激动素则有利于 ^3H -半乳糖的掺入。

(三) 自动装配(self assembly)

自动装配既不需要模板也不需要酶, 在一定条件下, 装配的速度相当快。自动装配也不是杂乱无章的, 而是由亚单位的性质所决定, 并符合热力学、动力学原理。自动装配的可逆性很

* 半纤维素是葡萄糖、木糖、甘露糖和葡萄糖醛酸等物质的总称。可用碱溶液抽提。木糖等常多聚化。在单子叶植物中主要是阿拉木聚糖, 双子叶植物中主要是木葡聚糖。

强,如纺锤丝可随细胞周期的变化而消失或复现,这种可逆性变化是细胞生理条件变化的反映。自动装配赋予生命活动更大的灵活性。

1. 蛋白质折叠与装配 蛋白质一级结构是氨基酸经模板装配的产物。一级结构形成后能自发、有规则地折叠成一定形状的二级结构和三级结构。2个以上的多肽链还可通过典型的装配形成四级结构,如1, 5-二磷酸核酮糖羧化加氧酶(ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase,简称rubisco酶,早先称为RuBP羧化酶)由8个大亚单位和8个小亚单位自动装配而成,一个亚单位代表一个多肽,大亚单位在叶绿体内形成,小亚单位在细胞质内形成,然后运到叶绿体内与大亚单位自动装配成完整的rubisco酶。大肠杆菌的丙酮酸脱氢酶是由88种蛋白质亚单位组成的复合体。与呼吸链有关的多种酶类也是一些埋藏在线粒体膜内的多酶复合体。

2. 病毒的装配 不同蛋白质不仅能装配成四级结构,而且还能与其他大分子装配成各种具生物活性的结构。病毒就是由蛋白质和核酸装配成的最简单生命。

烟草嵌纹病毒(tobacco mosaic virus,简称TMV)是自动装配的典型例子。TMV是一种极小的植物病毒,分子量只有 4×10^6 D,其组成成分为2130个完全相同的蛋白质亚单位(每亚单位为18000D)和一个单链RNA分子(含6395个核苷酸)。RNA分子盘旋成螺旋状,外半径为40nm,内半径为20nm,其外为蛋白质衣壳。蛋白质衣壳由蛋白质亚单位从一个起始点右手螺旋有规则排列而成,每转一圈约 $16\frac{1}{3}$ 个亚单位,每个亚单位约有3个与

核苷酸相结合的位点。TMV全体呈圆柱形,大小为 16×30 nm。在一定条件下,TMV的蛋白质衣壳和RNA可以相互分离,又可重新装配成完整的病毒颗粒。Fraenkel-Conrat与Singer用混合不同品系的TMV蛋白质和RNA,在离体条件下可以自动装配成杂种TMV。

装配时RNA大约起主导作用,但不是模板。其装配过程如下:



蛋白质亚单位在不同pH条件下能装配成不同程度的聚集体,pH9时各亚单位分散存在,pH8时,3~4亚单位组成A-蛋白;pH7(相当于宿主细胞中的条件)时,则可由34个亚单位组成扁平圆盘,圆盘分两层,每17个亚单位为一层;pH6.5时圆盘可进一步组装成圆柱体,但在生活细胞内条件下,蛋白质圆盘要与RNA相结合。与圆盘结合的RNA是特定的呈发夹结构区段,此区段称为装配原点,位于3'端1000个核苷酸处。RNA发夹形环通过圆盘中央孔插入后与蛋白质亚单位结合,此时发夹形环分开恢复单链构造。原来为环形的RNA区段即封于圆盘内,形成核心,这就是启动阶段。紧接启动阶段之后为延长阶段,最初5~7分钟内自核心向5'端方向延长,产生一个长260nm的中间体,以后的30~50分钟内,再向相反方向3'端延长,最后装配成完整的圆柱状TMV颗粒。

沙门氏菌噬菌体P22是一种DNA噬菌体,它的装配除需要衣壳蛋白以外,还需要一些辅助装配的蛋白质,叫做棚架蛋白(scaffolding protein),装配完毕后,棚架蛋白即脱离衣壳。棚架蛋白的作用和酶不同,因为它并不参与反应,而象修建房屋时所搭的临时性棚架一样。例如装配P22时,先由P5和P8两种蛋白质组装成原头部(prohead),此时掺入DNA,DNA与P5蛋白质结合后,P8蛋白质即撤离,然后再加入其他蛋白质,逐渐组装成完整的噬