

[美] E. G. 卡特 著

植物解剖学

试验和解说

上册



科学出版社



58.83
170
1:

植物解剖学

试验和解说

(上册)

[美] E. G. 卡特著

李正理译



科学出版社

1973

中科院植物所图书馆



S0017616

内 容 简 介

本书综合了近年来有关植物结构的许多生理和生化的试验结果，分章论述了植物的细胞、组织和器官在生长发育过程中的各种代谢变化。全书分上下两册，按一般植物的细胞、组织（上册）及器官（下册）的顺序，从描述入手，然后逐一介绍近年来有关这些方面的试验工作，力图将植物的结构和生长与代谢紧密结合。

上册的编排是先从“植物的分化”开始，接着说明近年来对于植物细胞的各种研究，随后论述了各种组织。本书可作为植物实验形态学和植物生理解剖学的教学参考书，也可供希望全面地了解实验形态学近年来进展情况的植物学、植物生理学和农、林方面各专科研究工作者参考。

Elizabeth G. Cutter
PLANT ANATOMY: EXPERIMENT AND
INTERPRETATION
Part I Cells and Tissues
Edward Arnold (Publishers) Ltd., London

1 9 7 0

植 物 解 剖 学

试验和解说

（上册）

[美] E. G. 卡特著

李 正 理 译

*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 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

*

1973年12月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1973年12月第一次印刷 印张：5 9/16

印数：0001—10,300 字数：125,000

统一书号：13031·165

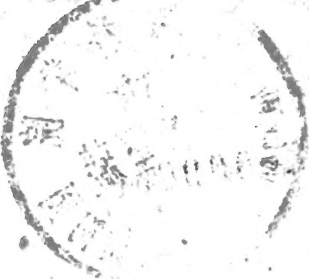
本社书号：291·13—8

定价：0.60 元



目 录

序.....	i
第一章 引论：生长的植物.....	1
第二章 分化.....	7
第三章 植物细胞.....	19
第四章 细胞壁.....	41
第五章 薄壁组织和厚角组织.....	55
第六章 厚壁组织.....	62
第七章 表皮层.....	74
第八章 木质部.....	97
第九章 韧皮部.....	114
第十章 分泌细胞和组织.....	132
第十一章 维管形成层和周皮.....	146
附录：课堂试验.....	155
补充读物.....	158
参考文献.....	159



五

1	第一
1	第二
7	第三
10	第四
11	第五
29	第六
32	第七
47	第八
71	第九
111	第十
130	第十一
149	第十二
157	第十三
178	第十四
180	第十五

五

五

序

本书试图说明植物的结构及其生长和代谢过程之间的联系。植物解剖学有时被认为是静态的学科，和比较动态的生理学及生物化学没有关系。不过，植物解剖学家或形态学家肯定不仅仅只是对他所观察的器官和组织给以正确的描述（固然这本身就是很好的任务），而且也试图对于它们如何会变成这种样子给予科学的说明。为此，解剖学家必须探索发现控制各种器官和组织的分化和发育的因素；他必须将植物的结构和它生长时的各种活动过程联系起来。植物的解剖结构最好看作是一种它的遗传全组和生理过程的可见的表现——植物和它的各种组织中已经进行的生长和发育的动态过程的一种半永久性的记录。不幸的是，从这些要求看来，我们解说植物结构的能力还很有限，很多工作仍有待于完成。

过去植物解剖学的研究已对不同的植物的各种器官和组织进行了仔细的观察，接着对所观察的也试图加以解释。这种经典的比较方法，自从最初用原始的显微镜时期，一直到现在的电子显微镜和其他复杂的仪器时代，变化很少，但它对植物的知识作了很多的贡献。较近时期，较大的注意集中到了发育解剖学方面，并且也不只限于成熟材料的观察。根据这些比较的和发育的观察，特别是对于植物各部分的结构和功能之间的关系上，已提出了各种假设。但是直到最近，科学方法的第二部分，即用来检定根据观察所提出的假设的正确性的试验方法，以及最后这些试验的解释，则还只是很少地应用到植物解剖学的研究。

现在开始逐渐流行的这种试验研究是有成果的,并且加强了结构和代谢之间的环节。不过,并不是植物解剖学的所有各方面都已有试验研究。在下述的各章中,我尝试对有花植物的组织,结合其中有关的试验结果,提供一个基本的说明;我也尽可能做到将植物的结构和生长过程联系起来。在稍后将出版的本书的下册,将以同样方式讨论植物中这些组织聚集形成的器官。有关范围较广而正统规划的植物解剖学教课书,可参考其他著作(参看“补充读物”),著名的如 Esau 的和 Foster 的植物解剖学,其中有基本概括和许多基本知识。本书和其他著作的主要区别是特别强调近代试验研究的成果,这是和目前植物结构方面已有的知识的一个整体。本书也指出我们现在知识上的许多缺陷,并提出进一步可能做的新的观察,尽量促进对植物学这一生动而迅速发展的领域的兴趣。当然,这将清楚,不仅这类工作有许多进一步研究的余地,而且有些经典的植物解剖学的基本教条,还将经受分析和近代试验技术的重新详细的考查。(下略)

E. G. 卡特

第一章 引论：生长的植物

绝大多数维管植物都具有一些不同的器官，即一般的根、茎、叶和花。每一个器官则又由一些不同的组织所组成。整个生长的植物这种复杂的结构都由单个细胞(受精卵或合子)所发育。当植物的个体发育时，发生了分化上的许多复杂过程(参看第二章)。

合子分裂往往形成一种线状结构。首先，高等植物的合子不相等的分裂，形成了一个较大的细胞，由此产生胚柄和一个较小的细胞，继续分裂，变成胚本体。接着发生细胞的分化，其结果小胚中有些细胞发育和其他细胞不一样。在早期可能就明显地分化出子叶(双子叶植物具有二个，单子叶植物有一个，裸子植物有几个，这些偶有例外)(图 1-1 a)。后来由于中间细胞的不断液泡化，在胚的两端划分出分生组织区域，其中的细胞可长时期地不断活跃地分裂。这种分生组织区域就是根和茎叶的**顶端分生组织**，当生长时，这些植物的重要区域，由于它们本身的活动，在它们之间不断分化出其余部分，而逐渐互相隔开(图 1-1b, 1-2)。在胚胎发育的早期，可能在合子时期，就已有极性，不久就在幼小的胚中划分出根端和茎叶端。极性的建立可认为是生理变化的结果。当然，一般说来，这是分化和发育的关键方面，这将在下一章中进一步讨论。

幼胚各端上所建立的根和茎叶的顶端分生组织是植物的非常重要的区域，它们保留着“长期的胚性”，并且由于它们的活动，产生出根和茎叶的所有组织。这种由一种顶端分生组织的“开放生长”类型是植物特有的，动物中就没有这种型式。

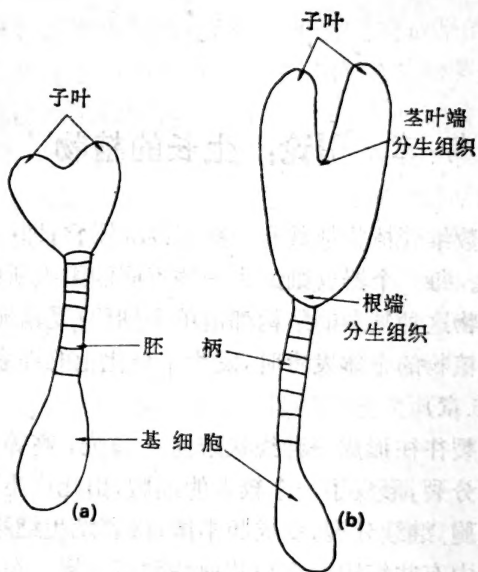


图 1-1 荠菜(*Capsella*)发育的胚。(a)已形成二子叶。
(b)已可区别茎叶和根的顶端分生组织。×150。

分生组织细胞一般常常认为是薄壁的，往往有较丰富的细胞质，只有一些小的液泡和有不断的活跃的细胞分裂。它们常常比周围较广泛液泡化的细胞染色较深。

从这些顶端分生组织的活动所形成的器官和组织，组成了初生植物体(参看 Esau^[91])，这就是说由初生组织组成的。这些组织由植物体的单位——细胞组成，而每一组织则是由有限的一些细胞类型组成；有许多组织则只有一种细胞类型。植物中组织的三个主要系统可以称为皮系统、维管系统和基本系统^[91]。皮系统包括初生生长时，覆盖在外面的表皮层。维管系统由植物的输导分子——韧皮部和木质部组成。这些在初生生长时，由原形成层发育。基本组织包括那些和皮系统与维管系统不同的组织。基本组织往往具有薄壁的薄壁组织

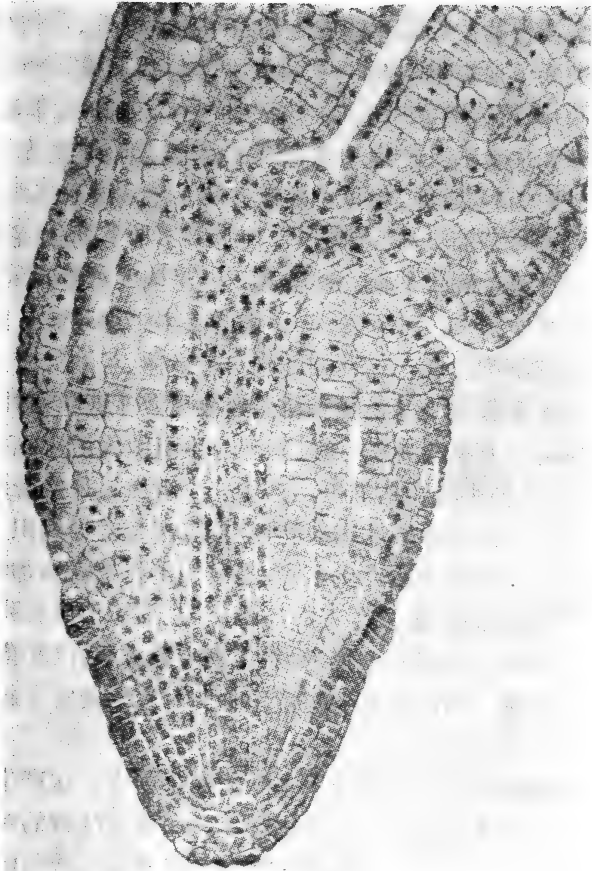


图 1-2 克拉花 (*Clarkia rubicunda* 亚种 *rubicunda*) 完全发育的胚的纵切面, 表示两个子叶(c)和茎叶端(sa)与根端(ra)之间的体轴, 以及早期的皮组织(d), 维管组织(v)及基本组织系统(g)。× 180。

细胞,和可能有较厚壁的强力分子——厚角组织和厚壁组织。这些不同的组织在下面各章将有较详细的描述。

组成植物体的各种**器官**上的组织排列不同。器官结构将在本书的下册详细讨论^[71]。维管分子往往形成一种杆状或圆柱状,周围围着基本组织,有时柱的中央也有基本组织,在周围则为皮组织。在皮和维管组成之间,通常叫做皮层;在维管柱里面的叫做髓。根里一般没有髓。茎的维管组织大多数含有许多分开的束——维管束,但是并不都是如此,它亦可形成一个柱或排列成其他一些形式。叶子内的维管系统往往在基本组织里形成一种束网。叶子里的基本组织叫做叶肉组织,常由薄壁细胞组成。这种细胞含有叶绿体,可进行光合作用。

在大多数双子叶植物和裸子植物以及少数单子叶植物的个体发育中有次生生长。通过特殊分生组织的活动,形成了次生组织,使初生植物体加粗。这些分生组织就是维管形成层,它们产生了次生木质部和次生韧皮部(次生输导组织)与木栓形成层。木栓形成层产生木栓,当次生生长植物体加粗,原来表皮层被撕裂后,就成了外面的覆盖层。维管形成层和木栓形成层有时由于它们的位置,称之为**侧生形成层**,以和顶端分生组织相区别。顶端分生组织将和它们发生的器官一起,在本书的下册详细讨论。

由顶端分生组织形成了茎叶的侧生器官。这产生了叶原基,即在分生组织丘上发生出叶子。一般在叶腋的芽原基也是由茎端形成,但是有时也可能由已经多少已成熟的组织中反分化(dedifferentiate)后形成。

侧根不是在根的顶端形成,而是在离开顶端一些距离的地方发生。它们往往在维管柱最外面一层的中柱鞘上形成原基而发育产生。

花或花序是由茎的顶端或侧生茎端形成,在这些区域由

于某些因素的作用，例如日照长度而发生变化的结果。

为了更深入地了解结构所常需要进行的试验和解释这些结果的原因，无疑的不可缺少地要对植物的各种组织和器官作一番正确的描述。虽然自从 Nehemiah Grew^[125] 和其他十七世纪的植物学家们（那时起他们也已用了许多现代的改进方法）已进行了植物结构的描述，但是解剖学中用试验的方法来研究，绝大部分是比较近年的事。这里试图将所能收集到的光学显微镜和电子显微镜下仔细观察到的试验结果加以综合，并提出了应用试验方法对各种问题进行适当的新研究。

专门名词

某些有关细胞分裂面和组织分化方面的名词将用在下面

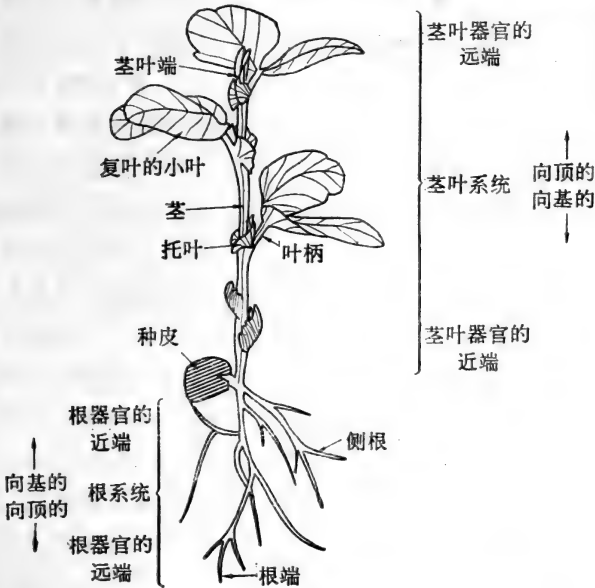


图 1-3 蚕豆 (*Vicia faba*) 的幼少植物，表示各种器官，并说明某些名词的意义。× 1/3。

几章。这些名词(其中有的在图 1-3 中说明了)如下:

近基的——位在靠近或向着一个器官的着生点。

远基的——位在离开着生点。

向基的——从顶端向着基部;例如,分化可能就是向基的。

向顶的——从基部向着顶端。

垂周的——用来描述细胞壁形成和器官表面成直角的。这是垂周壁。

平周的——用来描述细胞壁形成和器官表面平行的。

第二章 分 化

当一整株植物从单个细胞(受精卵或合子)发育时,必定发生各种分化过程。由于合子的重复分裂,随即开始形成一团相当均匀的分生组织细胞。随着细胞的分化过程,有的细胞分化了,和同一起来源的相邻细胞发生了明显的差异。所有这些都包含着复杂的生物化学和生物物理学的过程,这方面我们刚刚开始了解。的确,常常说分化是一个最复杂而未解决的生物学问题。分化的表现是比较容易描述的,但要说明细胞里面的生物化学的变化原因那就非常困难了。必须记住,看不见的生物化学的变化常常是发生在能看得到的形态变化之前;解剖特征可以说是反映了所看得到的形态,而较不明显的生理变化则在先前一些时候就已发生了。

植物的器官和组织的分化并不是杂乱无章的,事实上是依照各种植物很有规律地发生的。植物中机体形成的控制或有顺序的发育都还很少了解,出现了许多迷惑人的困难的问题。以前认为细胞分裂的分裂面,在控制发育器官的位置和形状上是非常重要的,但是最近从辐射小麦幼苗的研究表明,例如叶子,即使种子经过辐射,细胞核已被抑制,但是仍可能发育出它们特具的形状^[127,128]。辐射小麦种子,虽然抑制了DNA的合成和停止了有丝分裂,但并不能抑制萌发和幼苗的生长。这种幼苗称为“珈玛小植株”,可提供材料说明有些发育可以在没有细胞分裂下发生。不过,有趣的是这种生长仅仅是原来在胚中已存在的原基的展开,并且这似乎在胚胎发育时发生的有丝分裂,可能已经决定了它的形状和器官的极

性。这并不否认细胞的增大，在决定器官的形状或器官形状的发育上，可能比迄今所认识到的还有更大的作用。这些同一工作者最近指出，照射幼苗，根内的中柱鞘细胞增大，但是并不分裂，其开始发生的结构形式和发生的位置都象侧根原基一样^[113]。

在照射过的小麦幼苗中也发生组织的分化和成熟。这样至少可以在没有有丝分裂的情况下继续进行后期的分化，但是诚如作者们自己所指出的，在照射以前，胚中已有早期的分化^[112]。这一工作强调了非常早期的发育和分化对决定和控制以后各时期的重要性。

植物的许多体细胞常常是多倍体，过去曾认为细胞的这种倍性水平可能控制着分化。不过就一般来说，多倍性只是细胞分化的一种表现，而不是必须的前身或控制因素^[199]。因此我们必须研究细胞和组织分化的最后主宰，这不能只看染色体，而要研究基因本身或细胞质中的一些因素，同时还得注意最近的有益启发，就是染色体组本身对外界的控制也是有反应的^[126]。

发育的交错途径

从植物和动物的许多试验中，我们知道细胞具有许多不同分化方式的能力，这样在有机体内一个细胞的正常命运可以被改变。动物学家们已经发展出来的某些概念，看起来在植物的细胞分化上也是有用的。我们可以说，为了对可能影响它的分化的刺激产生反应，一个细胞（或器官）对反应必须具有某种**反应能力**。这可能沿着若干不同的发育途径：有些机制或刺激选择这些途径中的一个参加工作，并决定了细胞的命运。反应能力可能是完成信息的合成作用，随后依靠细胞质中的调节机制，对诱导的刺激发生反应^[137]。动物学家

们已发现了若干**启发物**，这些物质在有反应能力的细胞中将激发某一类型的分化。有的这种物质可能也存在于植物，但是更有可能是几种在分化上重要的物质之间的平衡。例如，生长素和糖的浓度之间的平衡，在控制产生木质部或韧皮部组织的分化上是重要的(参看第八章)。

细胞的分化潜能有不同的方式，它对刺激的反应能力可能长时期地保留而不表现出来。仙影拳 (*Cereus giganteus*) 髓的薄壁细胞在植物生活的 100 或 150 年中仍可保持着一种活动的状态^[170]，而且，如果将髓部切割，其细胞就能活跃地分裂，形成一种形成层状的组织，其中产生出木栓^[201]。这样，显示出了在正常时并不表现出来的一种分化潜能。有人曾已适当地指出^[252]，在植物内必定有一种限制系统正常地在起作用，当细胞在原来地方未受干扰时，只允许它们真正一小部分的分化和发育的潜能表现出来。

极 性

早期分化的最重要因素之一，就是极性的建立。这是在细胞或器官的一端和另一端之间显示出结构和生理上的差别。例如，正在发育的合子中，极性的建立是非常的重要，而在合子发育时，在某种程度上则可能受环境的控制。近年用电子显微镜研究棉花胚^[148]，非常清楚地说明在合子的早期分裂时，已有细胞质的极性分布(图 2-1)。

环境对建立极性的的重要性，已用一种褐藻，墨角藻 (*Fucus*) 的受精卵作了试验研究。这些合子在海水中游离发育，即完全离开了细胞的环境，因此有可能在它们上面加上各种单个环境因素。墨角藻受精卵上最初看到的分化是在细胞壁的一个地方突出假根。在与突出的假根成直角的地方形成了第一个新的细胞壁。因此决定了假根位置的因素也就决定



图 2-1 胚的发育时期, 表示细胞质的极性现象。(a) 荠菜(*Capsella bursa-pastoris*) 受精后不久的合子。细胞已极化, 一端具有大液泡(v), 另一端细胞质浓厚。en, 胚乳; p, 核内囊状结构——卵核和精核融合的暂时结果; sd, 退化的助细胞部分, sp, 持久的助细胞。× 4000。(b) 受精后第五天的棉花(*Gossypium hirsutum*) 胚。顶上的细胞(顶部)比基部的细胞, 细胞质较浓厚和较少液泡化, v, 液泡。× 2250。

了发育的合子极性的因素。Whitaker^[277, 278]及其他一些人已经用墨角藻作了许多试验。例如, 如果墨角藻受精卵成群地聚集在一起, 即使这些卵是属于不同的种, 其形成的假根也都指向这群的中央。这认为是由于形成了代谢产物弥散梯度的缘故。温度和 pH 的梯度, 在决定极性上, 也起了作用, 较酸的一边发育出假根。如果墨角藻的合子在海水中离心, 发生细胞质的分层, 假根就在离心极上发育^[277]。不过, 如果合子内可看到的内容物, 在假根形成以前, 结合先前离心后的分层, 再使重新均匀地分布时, 这些假根就会胡乱地发生。因此细胞内细胞质的分布显然是重要的。外部的环境因素, 在相当大的范围内可以明显地决定极性。高等植物中, 外部因素的影响看起来比较小, 这由于那些有极性的细胞组织可能不是直接和环境接触。不过, 植物的内环境因素显然是重要的, 但是极性的基础可能是在许多结构特征, 如细胞质外层的蛋白质排列等上面^[40]。

最近已提出设想, 极性真正是细胞分裂的一种自然而然的结果^[38]。据认为一新形成的细胞是由于核纺锤体引起了细胞质一端扰动的结果, 它两端上的代谢条件, 从一开始就不一样。因此, 细胞分裂的结果, 建立起了代谢梯度, 而这可能是极性的基础。不过, 在有些场合, 细胞的极化, 似乎发生在细胞分裂的前头。这已提出“细胞的分化可能是单个亲本细胞内特殊的生化系统分离的结果, 而这种分离到了最后, 在二个姊妹细胞之间形成了细胞壁”^[58]。要区别极性的建立和它的

后果往往是困难的。此外，极性是一个分化的控制因素呢，还是它的一种早期表现，可能是有争论的。

一个细胞内极性的建立引起以后它的不平均的分裂，由这种分裂形成了两个不同命运的子细胞。在各种结构的分化上，这种不平均或不对称的分裂是重要的^[41]。例如，形成许多气孔和根毛的原始细胞以及其他一些结构时，一个细胞不相等地分裂成两个衍生细胞，一个具有浓厚细胞质的小细胞和一个较大而较不活动的细胞(图 2-2)。这个小的细胞分化成保卫细胞的母细胞或根毛的原始细胞，而较大的这个细胞即成为一般的表皮细胞。在这些细胞上可看到发生分化，或伴随着各种不同的酶的分布、核仁的大小等(参看第七章)。值得注意的是，这些结构的分化是在不相等的细胞分裂以后。经照射以后的珈玛小植株发育时是缺乏这种样子的^[112]。因

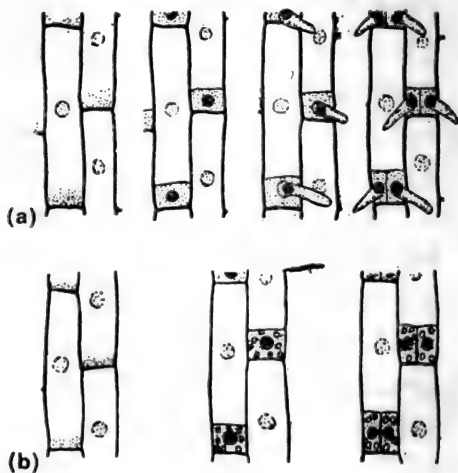


图 2-2 单子叶植物根毛(a)和 (b) 气孔的分化。图上从左到右表示连续的发育时期。随着核和细胞的分裂有不平均极性分布的细胞质，结果形成了一个较大细胞和一个较小细胞，小细胞发育成根毛或保卫细胞的母细胞。

此,不对称的有丝分裂在它们的分化上肯定是一个因素。

式样形成

分化的区域或结构,例如根毛、气孔和原形成层束,互相之间常常保持某种距离,形成了一种多少有些规则的式样。Bünning^[40]将这些生长活跃的位点称之为分生活动中心,并指出它们表示一种互相不亲和的等级,用以建立和保持一定的形式。一种特殊种类的分生活动中心,例如气孔,不仅能够抑制其他气孔,而且还抑制了具有不同命运(例如毛)的分生活动中心。当生长活跃的这些区域变得不活跃或者互相分开到一定距离时,在它们之间就能够形成新的分生活动中心。例如在露兜树(*Pandanus*)正在发育的根的基本组织上,可以看到细胞的一种式样是含有针晶体(针状)。这些细胞由于它们浓厚的细胞质,一开始就可辨认。这些形成针晶体的细胞死亡以后,在针晶体细胞之间的位置上就能够形成一种新的分生活动中心。这些新的分生活动中心发育出纤维束^[42]。在其他场合,例如在气孔的分化上,分生活动中心之间的距离,由于器官扩展的结果,可以简单地增加,在增大的空间中间就可能分化出新的分生活动中心。但在有些植物中,紧靠已经存在的分生活动中心的近基部,仍能分化出新的气孔,这给这种理论提出了困难^[197]。

有些分生活动中心之间明显地存在着不亲和的本质,还没有完全了解。这可能包含着争夺生长与分化所必需的物质,或者相反,而是生长活跃的地方产生出了抑制物质。不管它的本质如何,至少在有些例证中,抑制区域明显地远远超过分生活动中心本身所占有的区域。

评定分化所包含的因素的重要性时,一种组织对另一组织的影响必须加以考虑。例如,在单个组织(表皮层内),由于

细胞之间互相抑制,不仅产生毛的细胞影响了气孔的分化,而且毛本身的分布可能也受下面组织的影响。例如在向日葵 (*Helianthus*) 的叶子中,着生毛的表皮细胞则要看下面维管组织形成叶脉的式样 (图 2-3 a)。又如白睡莲 (*Nymphaea alba*) 叶子的叶肉组织里,石细胞的生长和发育与表皮上的气孔有明显的相互关系,石细胞从不长在气孔的下面 (图 2-3 b)^[42]。这些看得到的形态关系是很容易观察的,但是各种细胞和组织之间下面的生理关系就不很容易了解了。这可以设计一些有关系的试验来研究它们。例如,在幼叶上可切割分开正常在近轴处互相分化的这些组织。而且,已在其他植物中证明能够影响气孔和石细胞形成的生长素,也可以用在睡莲 (*Nymphaea*) 发育叶子的研究。

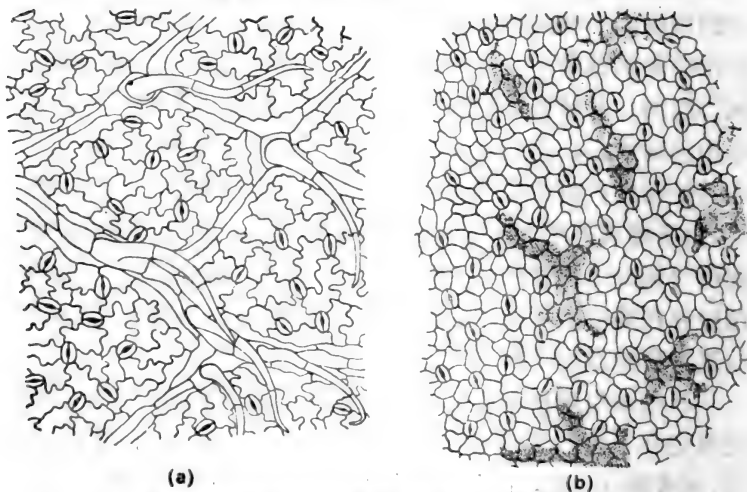


图 2-3 分化的式样。(a)坚硬向日葵 (*Helianthus rigidus*) 叶的下表皮。毛位在叶脉上面。(b)白睡莲 (*Nymphaea alba*) 的叶子。叶肉组织中的石细胞(点点的地方)绝不在气孔下面。

从蓬莱蕉 (*Monstera deliciosa*) 的某些分化方面,也可看到细胞的位置和其他组织关系上的重要性,其中各种组织层

中的细胞有相等的细胞分裂。在表皮，小的细胞产生出了根毛；在下皮层，它们只分化出短的细胞交替着较长的细胞；而在皮层，短细胞发育成毛状石细胞^[32]。

环境的重要性

刚刚引用的例子说明了细胞在控制它的分化上位置或环境的重要性。一个器官的所有或大多数细胞对外界环境的影响似乎是相当一致的，但是细胞的更较直接的环境可能是非常重要的。早在 1878 年 Vöchting^[263] 已强调了有机体中细胞位置的重要性，而后来 Driesch^[79] 将这种概括到动物的发育上，说一个细胞的命运是由于它的位置所决定。现在许多试验结果可以使人信服地证明，一个细胞的正常命运，有时候可为改变了的环境因素所左右。这可在许多日常的园艺实践上得到说明。取下许多种植物的叶子，往往可在叶子的基部组织上形成根和芽。如果它们在正常的环境下，就永远不会表现出这些潜能的任何征象。

环境因素在控制分化上的重要性的一个最好例子，就是近年从胚胎或成长植物的各种组织中，用一些分离的细胞或一团细胞就能成功地培养出整个植株。现在利用各种组织的衍生细胞，在各种条件下培养，已经在一些植物表现出了这种可能性。有些例子将扼要地加以讨论。

Steward 和他的同事们^[251, 253] 设计出了一种培养胡萝卜组织的方法，在无菌条件下，从胡萝卜根的次生韧皮部区域切下小圆片，并将这种小块放在液体培养基里培养。在有椰子乳（椰子营养胚的液体胚乳）时，韧皮部组织开始活跃地生长，它在正常的环境下就不可能这样地生长。当离体的胡萝卜组织培养在具有椰子乳的液体培养基的特制培养锥形瓶中，并加震荡和旋转，有些单个细胞和细胞的小群会松散在表面。

当这些分离的细胞分开培养时，可以看到只有相当小的比例的单个细胞继续发育。不过，有些细胞有若干生长和发育的方式。有些分裂产生线状细胞，这在某些方面很象正常的胡萝卜胚。这些细胞群后来形成小根；如果转移到琼脂固体培养基上，则可在长根的反方向上形成了茎叶。这些“试管”植物可能生长到成熟；当然，它们会开花，并结出有生活力的种子。

如果不用一小片韧皮部，而用野胡萝卜的胚，则可以引起多育现象，并可分离出游离的细胞，这些细胞如果培养在含有椰子乳的培养基中，就可诱导发育成象胚状的结构——胚状体^[252]。这样，从一个幼胚的每个细胞，如果提供适当的营养条件，显然能够象一个正常的合子一样发育。Halperin^[131]也已经清楚地表明，培养基的化学组成，对于控制胡萝卜叶柄中来的愈伤组织块上发育出具根的结构或胚状体是重要的。这种胚状体和正常胚胎发生的胚非常相似。许多游离细胞，例如低等植物的孢子，似可产生线状类型的生长，但是在胡萝卜胚状体中，子叶状结构的形成是引向真正的胚状形态，不过有些其他种植物从单细胞所得到的结构，则并不象胚。这些实验指出，不仅从胚里来的细胞行为能够象合子，而且完全分化成熟的细胞或它们的衍生细胞也能够象合子。其必须条件似乎是：(1)将细胞从它的正常环境移开，(2)给它以适当的化学环境。细胞必须活跃地分裂，但要防止增大。

因此，完全分化的胡萝卜细胞是保持着正常只有合子上出现的那种生长和分化的潜能；但是在植物体内的正常环境下，只有很少的这些潜能显示出来。对它发育能力的限制，必定是由它的环境所左右——就是由它在生物有机体内的位置所决定^[251]。

事实上，细胞周围对它的生长和发育控制的影响必定是

相当复杂的，也可能在个体发育中改变。从一些用胡萝卜试验说明，一群细胞的生长就比分离的细胞生长得更好。这被认为由于一种或几种物质的作用，刺激了细胞分裂，设想这是在一群细胞的有些细胞中产生，而可能经过细胞之间的细胞质联系，传到其他细胞^[28]。在这种场合，在一群细胞中，即使在细胞之间看不出形态上的差别，但可能存在一种生理上的分化。一小群细胞也许比完全分离的细胞仅仅只是少受损害。不过，在整个生长的植物中，分裂活跃的细胞也可能被附近较不活动的细胞所刺激。我们撇开这种显然是似是而非的理论，即细胞只有在不是一团组织而是分离后才能显出它们的全能性，这团组织其他细胞，在正常部位的发育上是作为一种约束力的。而另一方面，绝大多数的细胞，结合或接近其他的细胞时，显然生长得更好，其他细胞明显地刺激了它们的生长。这可能是一个通例，生长和分化多少是有些矛盾的。

分化的遗传控制

现在将明显地看到，分化的基本问题是：从一个细胞(合子)开始发生，衍生出遗传上假定是一样的细胞群体，分化成许多不同的组织。因此，分化似乎不象是遗传直接控制的。不过，固然植物的所有细胞可以有同样的遗传全组，但不是所有的基因在一个细胞的任何一时期都能够表现出它们的活动。例如，那些控制花发育的基因，要等到植物诱导开花时才开始发生作用。我们可以说当营养生长时，控制开花的基因被抑制，有适当的外界刺激以后，例如暴露在光、暗交替下一些小时，就会变得活跃或解除了抑制。Bonner^[33]已经指出，遗传的开关机制的整个次序可能是由开始发生的诱导或扳机使成有秩序的排列。控制基因的这种连续活动的作用物的本质和它们的作用机制必然是控制组织和器官分化的关键。已

知道某些激素物质能够控制基因活动,而在这种方面,组胚也是重要的。这可以看到,已在动物学上应用的启发物这一名词可能组成了扳机和细胞的反应能力,这要看它的遗传全组,以及对某些基因在那特殊阶段是否被抑制。如 Bonner^[33]所说的,“高等有机体专有的细胞中的小分子,例如激素,止住了单个或全组的基因,诱出了特殊酶分子的产生,并在适当的场合,激发出了一个或一些细胞新的发育途径”。有些人^[240]已认为酶的特异合成是细胞分化的基本过程,并且现在已肯定知道某些特殊酶的浓度常常先发生在某些细胞和组织的形态分化前头。

后面几章对激素物质控制分化和酶系统先在分化前头定位,将有一些试验证明的叙述。不过,至少在植物里,要完全阐明引起这些改变的机制,还需要去做许多研究。显然,整个生长的植物包含着遗传全组、生物化学和结构特性之间复杂的相互影响。

第三章 植物细胞

植物像动物一样是由细胞组成。有些植物只有一个细胞，但是本书所讨论的有花植物则是由许多细胞组成的，它们到成熟时，结构上有很大的不同。我们已可看到这些差别是分化的结果。细胞是植物体组成的单位，恰象原子是分子的单位一样。植物细胞组成的认识，可以回溯到十七世纪，并且细胞及其内容物的了解是与用来观察它的显微镜的发展并肩地前进的。生物学知识的增进很大程度上依靠其他学科的进步，生物学依赖它们作为工具，例如物理学和电子学以及生物化学。

1665年 Robert Hooke 用一个我们现在看起来非常原始的显微镜研究了瓶塞软木。他看到软木象蜂巢样的由有壁分开的小孔组成，他称每个单位为**细胞**，因为这很象蜂巢的小室。因此在那时，虽然植物学家已注意到生活细胞含有液体内容物，但是大部分的注意力却集中在细胞壁。这以后不久，在细胞内看到了绿色体——叶绿体；在1833年 Robert Brown 看到了在所有生活的细胞中都具有体积较大的细胞核^[147]（成熟的筛分子可能是例外）。

十九世纪中叶认识到所有的生物有机体都由细胞组成，并且进一步知道所有这些单位都是从已存在的细胞分裂衍生。还看到细胞核中有染色体，以及细胞核分裂时，这些染色体也分裂。细胞核分裂有二类：有丝分裂——由这种分裂产生植物的体细胞，植物体中染色体重复，子细胞有和原来细胞同样的染色体数目；减数分裂——这种分裂产生植物的生殖细胞，子细胞的染色体只有原来染色体数目的一半。

细胞由细胞壁和内容物——原生质组成。这种还包含一个大致成圆球形的细胞核,其中有染色体,带有遗传单位——基因;细胞核包埋在颗粒状的基质(细胞质)中。用光学显微镜还可看到各种其他的内容物,而生物化学的研究,对它们的作用也可以有一些了解。而且,随着电子显微镜的发展,大大地扩大了细胞结构方面的知识。电子显微镜是一种应用电子束来代替光束的仪器。它使得解剖学家们可以看到比光学显微镜所能见到的远为细小的结构,同时开始了植物细胞超微结构的研究。虽然早期在整体封固或细胞壁的小片上,已做出了一些有价值的工作,但是用切片材料来研究则是大约在1950年才开始的。

当 Robert Hooke 看到瓶塞软木的细胞时,他觉得他已经发现了“一个肉眼看不见的新世界”。电子显微镜的发展则显示了另一个远为微小的“看不见的世界”。光学显微镜放大上限大约是1200倍,而电子显微镜是160,000倍^[147]。光学显微镜最小的可见程度是由光的波长决定,可能看到最小的物体的直径大约是0.3微米。用电子显微镜可以看到相当小于100 Å(埃)的物体,其可用的分辨限度是8 Å或10 Å [1毫米=1,000微米,1微米=10,000 Å(埃)]。虽然电子显微镜术已大大地扩大了我们对植物结构的了解,但是本质上这不是一种新的学科,这仅仅只是在不同尺度上的比较解剖。电子显微镜术(或从经典的比较解剖上看)结合生物化学的研究,至少有些可能达到确定细胞各种组成的作用的目的。诚然,现在已有有可能在分子水平上观察细胞组成的活动。

现在将列举一些目前所知道的植物细胞的各种组成(图3-1);下面并将较详细地讨论每一组成。植物细胞有**细胞壁**围绕(参看第四章),这可能只是初生壁或者可能由初生壁和次生壁组成。在壁上可能有凹入的纹孔和一些横过细胞

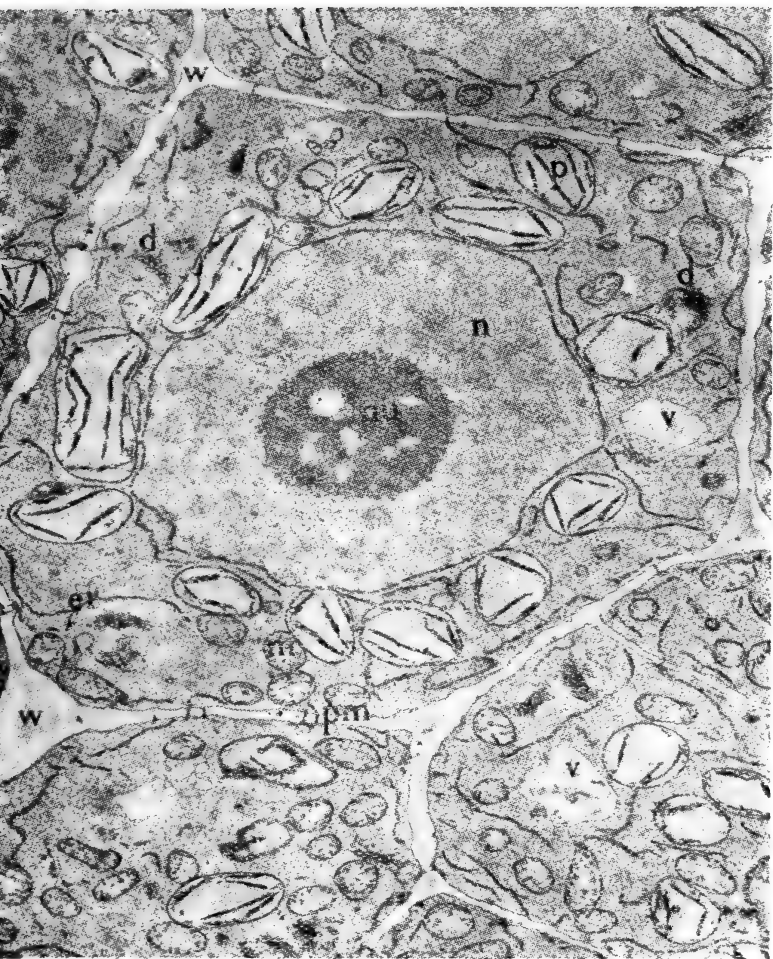


图 3-1 马尿花 (*Hydrocharis morsus-ranae*) 根的基本分生组织细胞, 表示细胞核及细胞质中的各种细胞器。d, 高尔基体, er, 内质网, m, 线粒体, n, 细胞核, nu, 核仁, p, 质体, pm, 胞间连丝, v, 液泡, w, 细胞壁。大约 $\times 14,000$ 。

质的线——胞间连丝。细胞里面紧靠壁有分界的膜称为原生质膜。细胞质中有一个或多个液泡，内含细胞液，并各围着一层液泡膜。还有内质网和高尔基体等膜系统。另外，有一些细胞器，包括细胞核，它由核膜包围，内含染色质和一个到几个核仁；质体，其中有一种叶绿体，有活跃的光合作用；线粒体，有活跃的呼吸作用；核糖蛋白体，有活跃的蛋白质合成作用。有些细胞中还含有其他一些物质，如脂肪和油类，淀粉，蛋白质体和结晶，这些通称为后含物。

Bonner^[33] 估计了植物细胞中可能存在的各种细胞器的大约数目，这可帮助我们了解细胞和它的连续活动。他说，细胞含有“(一般有一个)细胞核；一些叶绿体，50个左右……；500左右的线粒体；50万左右的核糖蛋白体；5亿左右的酶分子。”这着重说明，不仅这些物体的大小是非常细小，而且它们在每一个细胞内进行着各种重大的生理活动。

这里必须记住，我们所有在电子显微镜下观察到的和许多用光学显微镜下看到的那些细胞是已经杀死、固定了的，而且也往往染上了颜色。然而有生命的细胞是非常不同的。在生活的细胞中有各种各样的运动：布朗运动；常常活跃而迅速的细胞质流动，引起细胞器如质体和线粒体的运动；染色体先向着纺锤丝后又离开的运动；等等。这种运动可用光学显微镜在生活的细胞中看到，并且用电子显微镜观察杀死后的细胞，也指出这些运动必定是存在的^[35,36]。

细胞内容物

内质网

细胞质内有一种精致的膜系统——内质网。它具有双层

膜,包裹着空间——槽库(cisternae);这些大致成圆柱状,或扁平 and 条带状^[237]。内质网(简称 ER)的膜是一种脂膜,连接到核膜,并延伸到细胞的边缘;可看到相邻细胞的 ER 之间也有连接^[202]。因此,连接着一个细胞的细胞核和细胞质,以及邻近细胞的细胞核之间,都存在着复杂的膜网。生长活跃的细胞比静止的细胞往往有较多的 ER。

一般认为 ER 有平滑的和粗糙的二种形式。粗糙型,由于在它的外表面有许多核糖蛋白体的小质点表现出了粗糙或颗粒状,这些核糖蛋白体参加了蛋白质的合成。ER 的平滑的和粗糙的形式之间是连续的。

ER 的作用还不很明确,其中有些设想仍是矛盾的。现认为它形成了蛋白质的运输系统等等,以及对细胞壁的形成有作用。Northcote^[192]说明 ER 和其他细胞器(由细胞器产生出小泡),准备和运输材料结合到细胞板,确定了细胞的分裂面。他进一步指出,诸如植物生长素和激动素等生长调节物质可以影响细胞的分裂面,并且可推想当细胞分裂时,这些物质可能影响了 ER 的组成。细胞的分裂面是和极性现象联系在一起,它往往被认为在分化的基本过程中是非常地重要(参看第二章)。

高尔基体

植物细胞的高尔基体由高尔基体系统组成,分布在整个细胞质。高尔基体由平滑的双层膜包围着槽库(cisternae)的小堆(自 2 到 20)组成,它们的末端往往膨大;它们在边缘与一些由它们收缩形成的小泡结合。在高尔基体的横切面上可以清楚地看到这种结构(图 3-1, 3-2)。与上述意见相反的,认为组成高尔基体的槽库不仅只是一种扁平囊,而是这种槽库具有一个中央区域,另外,从中伸展出许多网结管状的层生

结构。这些管状结构分枝并且再接合，形成了一种复杂而有小孔隙的系统^[183]，在边上的小泡由一个或几个管子连到槽库(图3-3)。随着细胞的活动，小泡的数目似有变化^[276]。每一个细胞中的高尔基体数目也是变化很大，在有些植物细胞中可能多达几千个^[183]。

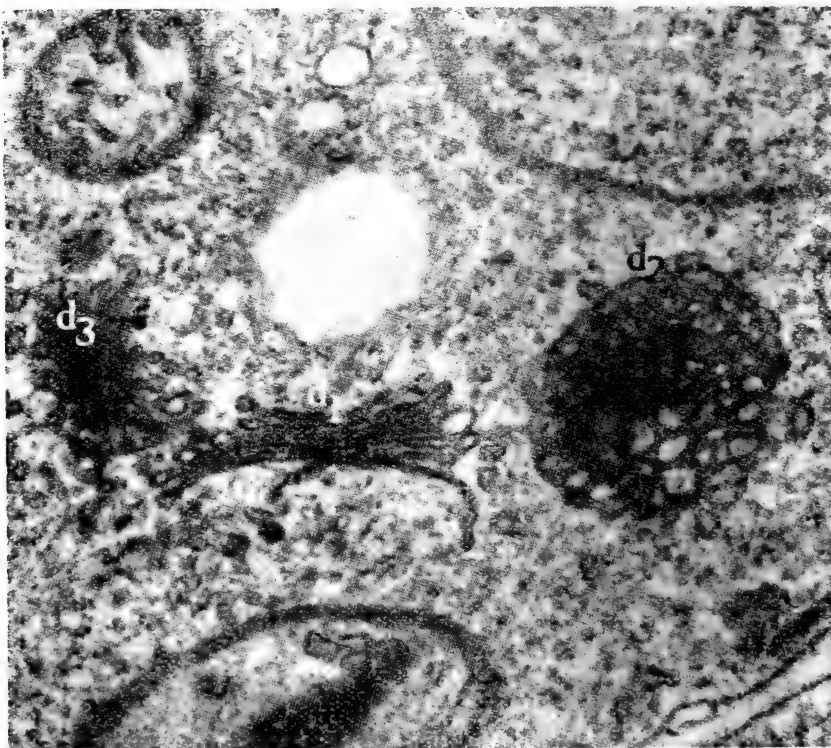


图 3-2 马尿花 (*Hydrocharis morsus-ranae*) 生毛细胞中的高尔基体。d₁，高尔基体的切面，表示叠置的槽库，d₂与d₁成直角的切面，可能表示一单个槽库（与图3-3比较），d₃，高尔基体的斜切面。×45,000。

现在知道高尔基体在分泌上起作用(参考第十章)。最近结合放射自显术和电子显微镜术的研究，已清楚地说明了它

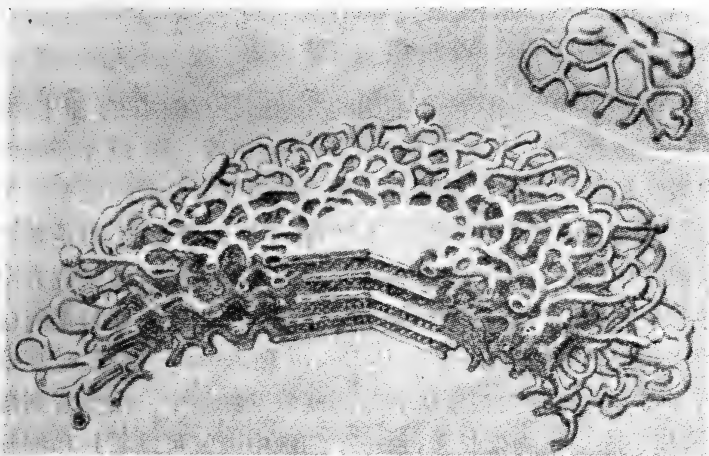


图 3-3 植物细胞中高尔基体的部分图解，由五个槽库组成。槽库是穿孔的，并由槽库间区域分开。槽库的边缘形成小泡（参看右上角小图）。

们在多糖的合成和运输上的作用。小麦根给以放射性葡萄糖，材料可用电子显微镜术的固定和切片以后，将它贴在感受放射的照相乳胶片上。这种技术的特点是显影以后，在片子上现出黑暗区域，表明这些地方的细胞器已和放射性物质结合。应用这种方法，在高尔基体和结合的小泡，以及细胞壁都可看到标记的材料。各种短时期中给以放射性葡萄糖，它可以显示出高尔基体中失去了放射性的时候，细胞壁中则增加了放射性，这表明高尔基体的产物已转移到了细胞壁^[193]。在玉米的根冠中，分泌多糖的高尔基体特显出肥大的槽库和形成大的小泡^[150,185]。

一般的植物细胞中都有高尔基体，并且不只限于活跃的分秘作用。高尔基体产生的小泡可结合到细胞壁，高尔基体的这种其他活动在根毛中特别明显。

微 管

细胞质的周围区域和细胞的其他部分有细小的伸长结构——微管^[162]。这些结构和细胞壁的并列位置,以及细胞壁上微管和微纤丝都具有整齐成列的相似性,微管可能在纤维素合成的方向性上有关系。不过,在萝卜的根毛上,不论微纤丝成有规则的方向,还是在靠近顶端区域的微纤丝排列方向并不规则,都有轴向排列的微管,由此认为微管可能只是间接的控制细胞壁的沉积^[191]。Halperin 和 Jensen^[132]最近观察培养在含有植物生长素培养基的胡萝卜细胞中,很少看到微管,但是除去植物生长素,每一个细胞中则就可以看到和细胞壁平行的微管,这是有意义的,因为可以认为植物生长素影响了细胞壁的可塑性。因此,微管的确实作用仍旧还不能肯定。

细 胞 核

在分生组织中,大致成圆球状的细胞核占有细胞体积相当大的比例,有时候可达 2/3 或 3/4;当分化时,这种比例变小。细胞核有一双层膜包裹,称为核膜,它在相当规则的间隔产生孔隙。核膜和内质网连接。核的基本物质中可看到电子密(electron-dense)的染色体;核的基本物质也象细胞质的基本物质,但是常常有不同的密度^[276]。核中可以有一个或几个核仁;核仁没有膜包裹。现在对负载基因的染色体它们本身的结构已有一些了解。染色体含有由去氧核糖核酸(DNA)和蛋白质组成的核蛋白,并有组胺。另一方面,核仁则具有核糖核酸(RNA)和蛋白质。

细胞核控制了细胞的发育。现在知道细胞核中的 DNA 可控制有一类 RNA (例如 *m*-RNA) 的合成。这种物质从细胞核运输到细胞质,并在那里发送编码的信息传达由特殊蛋

白质的核糖蛋白体进行合成的指令。按照细胞核中基因的活动或受抑制(在个体发育中,在某一时期,并不是所有它们都有作用的),不同种类的 *m*-RNA 将合成、制造出不同的蛋白质;这样依次将影响到细胞的发育。正如我们已经看到的,细胞核和细胞质之间,以及核膜和 ER(由此的核糖蛋白体)之间都有联系,这可以想到细胞核的作用在控制发育上是非常重要的。

核糖蛋白体

核糖蛋白体是小而大致成圆球状的细胞器,它们游离在细胞质,在内质网的外侧和在细胞核及叶绿体中。应用在许多植物细胞上的固定剂都不能保存核糖蛋白体,因此 ER 上常常看不见这些物体。核糖蛋白体直径约为 100—150 Å,由 RNA 和主要是组氨酸的蛋白质组成。它们的作用非常重要,是蛋白质合成的场所,但是还没有看出它们的特殊的结构。一簇簇的核糖蛋白体称为聚核糖蛋白体(polyribosome),这可能是在蛋白质合成上最重要的真正结构。植物上突出的例子是在萝卜根毛上的这种观察^[34]。

线粒体

这些细胞器差不多在光学显微镜的分辨限度上刚刚可以看到成小棒状或圆球状。在生活状态,它们可以有选择地染上贾纳斯绿 B。电子显微镜下看到它们外边有双层膜;内层膜延伸到细胞器的里边形成管状突起。这些突起称为脊膜(cristae)(图 3-4)。线粒体被认为具有能量变换过程,已被称为细胞里的发电厂。它们是细胞中许多酶(特别是那些 Krebs 环中的酶)的聚集点。因此线粒体与呼吸作用有关系。线粒体的起源还不能肯定,各种工作者认为它们来自细胞中的其

他组成；但是很可能它们是由原来的线粒体分裂发生。线粒体中含有一些 DNA 和显然也有少量的 RNA^[25]。

每一个植物细胞，不论是分生的或已分化的，都有许多线粒体，腺细胞内往往含有更多的数目^[119]。有些细胞，例如筛管分子，线粒体退化。



图 3-4 将线粒体部分双层膜切去后的图形。脊膜是由膜褶皱形成。

质 体

质体可以分为两种类型：具色素的和不具色素的。具色素的质体有**叶绿体**（它是绿色的，色素中主要为叶绿素）和**有色体**（这含有胡萝卜素，常成黄色、桔红色或红色）。无色素的质体或叫白色体，包括合成淀粉的**造粉体**，合成脂肪和油的**造油体**，有些作者还包括合成贮藏蛋白质的质体。关于质体的化学、遗传和结构的广泛说明，近年已有专著出版^[154]。

这些质体都从非常小的前质体所衍生，前质体存在于卵细胞和顶端分生组织的细胞^[124,270]。这些物体的发育成造粉

体(例如在玉米的根冠)已有观察^[276]。前质体可以进行三或四次分裂。白色体和有色体的发生,有人认为是由于前质体发育成叶绿体的正常过程中某一特殊阶段受到了抑制^[124]。

造粉体常在贮藏器官,如马铃薯块茎以及其他的深层组织。在光照下,它们能够发育成叶绿体。造油体主要在某些单子叶植物。有色体在许多花的部分,例如花瓣和果实(图3-5),并且也可在根里,如胡萝卜。它们的形状和大小变化很大,并且往往具角的。它们可以从叶绿体发育,如柑桔和番茄的果实,但是也可以直接从前质体发育。

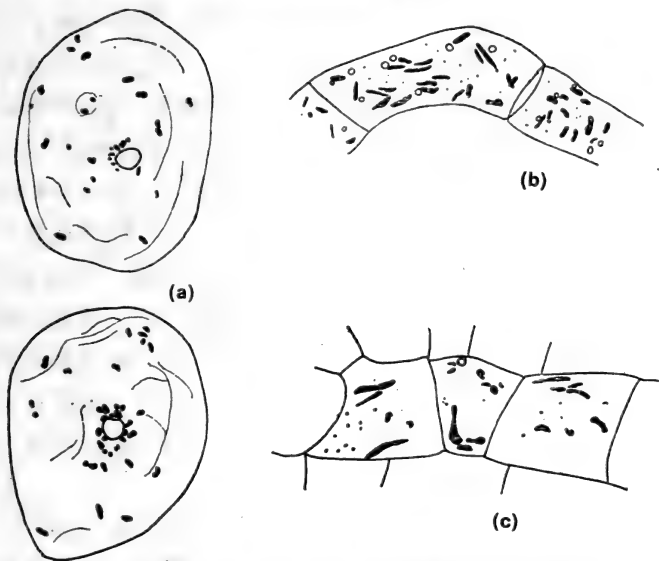


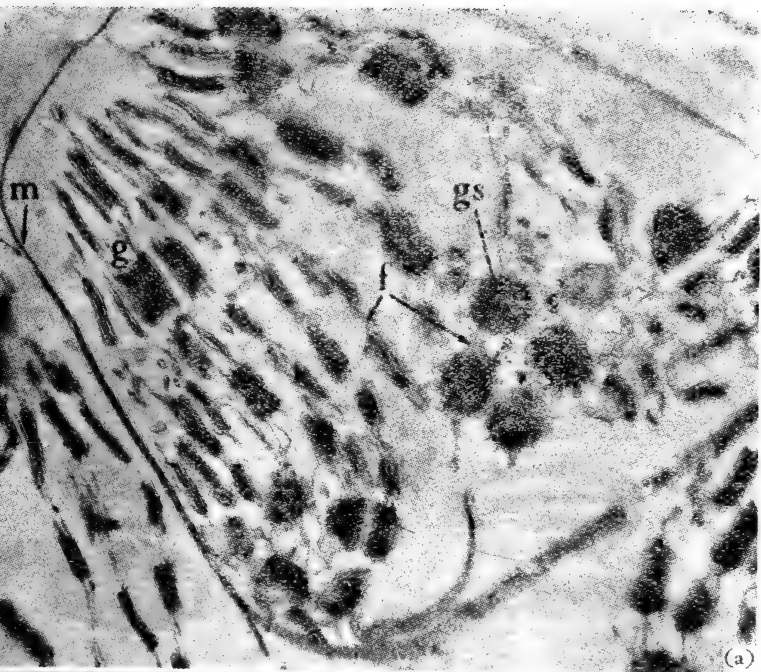
图 3-5 细胞中的有色体(黑色), (a)树番茄 (*Cyphomandra*) 果实; (b)辣椒 (*Capsicum*) 果实; (c)胡萝卜 (*Daucus*) 根。(a) $\times 150$ 。(b)及(c) $\times 240$ 。

叶绿体主要在叶子和幼茎的皮层, 曝光的薄壁组织和厚角组织。它们被认为是细胞中进行光合作用能量反应和暂时合成淀粉的场所。它们除了有叶绿素和其他色素以外, 还含

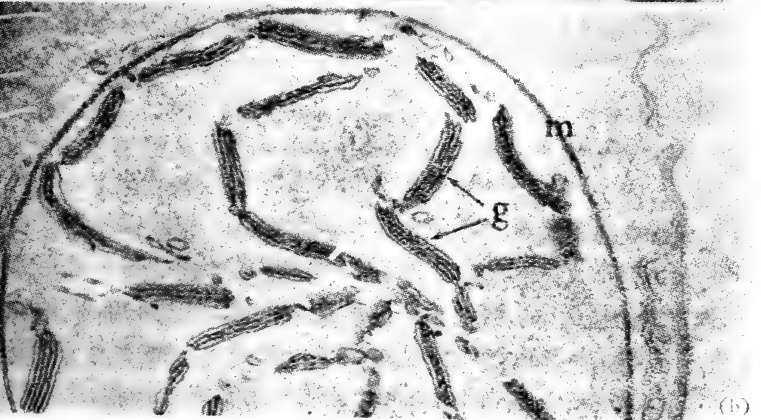
有蛋白质和 RNA，并且至少在某些植物中还有一些 DNA。最近研究结果说明叶子中蛋白质代谢和叶绿体中的光合作用活动有密切的关系^[205]。每一个细胞中往往有几个叶绿体，按照一位研究者的估计，蓖麻(*Ricinus communis*)叶子的每平方米可有 403,000 个叶绿体^[124]。如已指出的，植物细胞内有各种各样的运动，叶绿体也具有一定程度的移动性。例如，在许多植物，光强度影响了叶绿体的排列方向，在弱光下，质体的宽面面向光照，而在强光下，质体的边缘面向光照，表明这些细胞器是能有一些运动的。

在光学显微镜下，叶绿体呈现出大致是均匀的或稍成颗粒状，但在电子显微镜下，它们却现出一种复杂的结构。它们外边包裹一双层的半透膜，里面为无色的**基质**，其中常有淀粉粒。基质里有几个**基粒**，每一基粒由一系列双层膜层、称为基粒双层膜(thylakoids)象盆子一样地迭置在一起(图 3-6 a,b)。基粒之间由粒间膜层系统称为基粒间膜(frets)经过基质互连接在一起(图 3-6 a)^[124,269]。每一叶绿体中有一些基粒，例如，每个烟草的叶绿体内具有 40—80 基粒^[124]。最近从烟草髓培养愈伤组织的工作中知道，在照光下生长的愈伤组织细胞，其叶绿体内的基粒只有 4—7 层层膜。但是，接近衰老而没有生长的愈伤组织细胞的叶绿体基粒，则可和成熟叶子中的差不多^[158]。

前质体由其内膜出芽形成了扁平的小泡而发育成叶绿体。这些小泡增加数目并形成坍塌的双层膜层，它们在某些区域聚集成行，成为基粒和变成绿色。如果让大麦的幼苗生长在黑暗中，小泡併合的速度就减慢，它们反而积聚成一种称为前层膜体的结构。如果在黑暗中 3—10 天，可发育出一种“结晶的格子”结构；如果将幼苗保持在黑暗中，后来可以发生出同心层膜(图 3-7)^[124]。但是，生长在黑暗下的烟草愈伤组



(a)



(b)

图 3-6 浮萍 (*Lemna minor*) 的质体。(a) 二个质体相邻部分。可看到侧面和正面的基粒。×14,200。(b) 较幼少质体的一部分,表示基粒只由少数层膜组成。×19,500。f,基粒间膜; g,基粒侧面观;gs,基粒正面观;m,质体的膜。

织的前质体中则没有看到前层膜体。在黑暗下，层膜并不象见光的一样併合形成基粒^[158]。光照对于质体发育的影响，还需要有更多的研究。

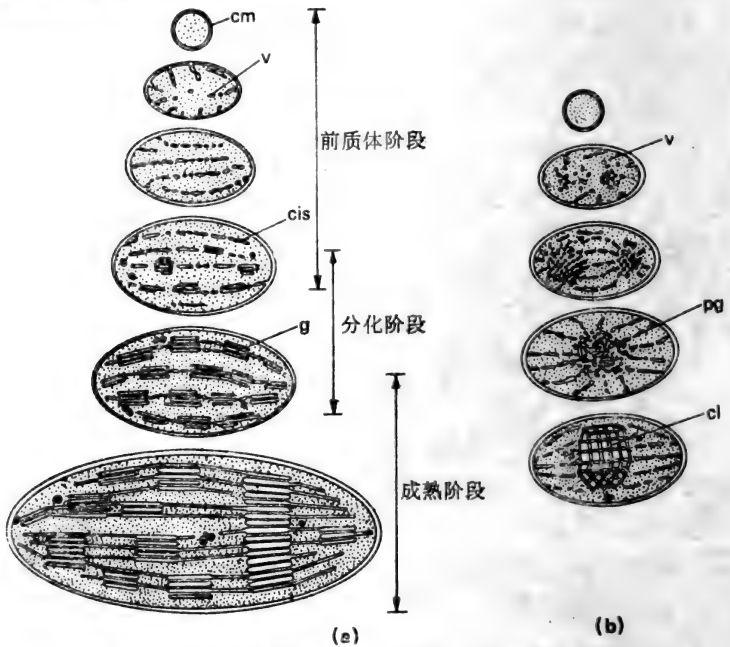


图 3-7 前质体发育成叶绿体的各时期。(a) 光照下。(b) 黑暗中，表示前层膜体(pg)和晶格(cl)的发育。cm, 叶绿体的双层膜; v, 小泡; cis, 变扁平的槽库; g, 基粒。

许多细胞显然并不正常地形成叶绿体，但是保持着产生叶绿体的能力。例如由正常没有叶绿体的胡萝卜根中的单个韧皮部细胞或一小群细胞诱导出来的植株，和由亚麻茎、质体发育早期就阻断的表皮细胞中诱导出来的芽，都产生了叶绿体。问题是在表皮细胞里，为什么质体的发育被抑制，而在叶肉组织和皮层里却不是如此，这是发育上一个有意义的问题，但是至今还没有研究。

Weier^[270]曾讨论了线粒体和质体的起源，并指出如果线粒体和质体在分生组织中从一个共同的前身细胞器发生（这些还没有试验证明）的话，则在呼吸作用和光合作用的酶系统必定也有一个共同的前身。如果酶系统有这样一种共同的前身，则它必定是非常古老，也会存在于简单的有机体中，而事实上，这些简单有机体的后代并没有有组织的细胞器。其他人^[119]认为线粒体系统在系统演化上可能来自质体。Weier提出，鉴于质体的结构在不同的分类群中的变化幅度非常大，光合作用的途径可以有变化，这在演化上可能是一种因素。反之，不同植物类群中的线粒体则都是很相似的。

后 含 物

淀粉

淀粉粒，以及下面要讨论的其他细胞内含物，其形成是细胞代谢活动的结果，有时通称为后含物。它们有一些是废物，其他的则是贮藏的食物材料。淀粉粒遇到碘-碘化钾溶液，特别可染成蓝色。

碳水化合物的淀粉由长链分子组成，它们有对称的间隔，因此在淀粉粒上具有一些结晶的性质。将淀粉粒放在偏振光显微镜下，可看到它们在黑的背景上现出像结晶那样清楚发亮。在淀粉的脐点上可看到一个暗十字。脐点是淀粉粒的发生中心，碳水化合物沿着它层层沉积。在淀粉粒上，由于连续淀粉层之间衍射的不同，可显出象等高线状的条纹，使淀粉粒在表面上有点象贻贝的贝壳。脐点可以位在淀粉粒的中央，或者例如马铃薯的淀粉可以偏向一边（图 3-8 a）。这种情况使淀粉粒之间有相当大的形态变化。有些植物，例如水稻（*Oryza sativa*）和甘薯（*Ipomoea batatas*），特具有二个或几个脐点的

复淀粉粒(图 3-8 b)。

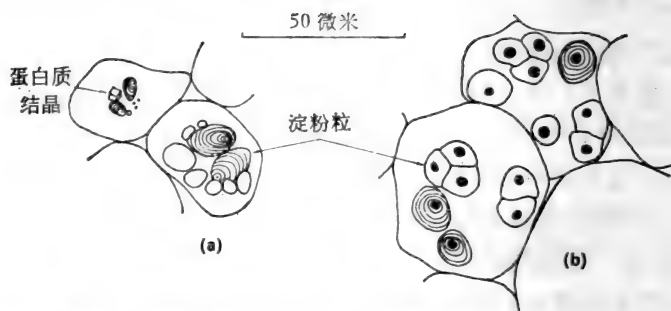


图 3-8 具有淀粉粒的细胞。(a)马铃薯(*Solanum tuberosum*), 淀粉粒是具有一个偏心脐点的单淀粉。并可见蛋白质结晶。(b)甘薯(*Ipomoea batatas*), 具有一些复合的淀粉粒。有些淀粉粒上可见轮层。×430。

谷类的淀粉粒上,其轮层的数目和生长的日数一致,但在马铃薯的淀粉上,其分层可再分成经 $18\frac{1}{2}$ 小时形成的厚区和经 2 小时形成的较薄区。用这些植物生长在恒温和连续光照下试验,可看到谷类淀粉就不表现出成层现象,而马铃薯淀粉则仍现出分层。因此马铃薯淀粉生长的周期性,显然与外界条件无关^[119]。

在所有薄壁组织细胞中可能都可看到淀粉粒,特别是在贮藏器官,如块茎、球茎、根状茎、种子的胚乳或子叶。淀粉由叶绿体合成,其后分解成糖,运输到植物的其他部分,再在那些部分由造粉体重新合成。

商业上用淀粉,由植物各种不同部分提取,例如西米淀粉从茎,马铃薯淀粉从块茎,小麦、玉米和水稻的淀粉从种子,参茨(tapioca)和卡萨瓦(Cassava)淀粉从根部提取。

蛋白质

蛋白质有时是贮藏物质。贮藏的蛋白质可以是无定形

的,或结晶的,或成一定的形态——糊粉粒。在马铃薯块茎的边缘区域的细胞中可以看到蛋白质的立方形拟晶体(图3-8a)。这样,从营养上看,马铃薯削皮会去了许多贮藏蛋白质,是一种不好的做法。

糊粉粒有时结合着无定形的和拟晶体的蛋白质。它们存在于许多种子、胚乳和胚的细胞内,有时存在于特殊层。例如,谷类的糊粉层,这是胚乳最外面的一层或几层,刚好在颖果果皮的里面。

糊粉粒由一层蛋白质膜包围,其最简单的类型仅包裹着一团无定形的蛋白质。较复杂的类型则有各种内容物——拟晶体、球状体或草酸钙的结晶。例如蓖麻(*Ricinus*)的糊粉粒,往往具有一个拟晶体和一个球状体,在肉豆蔻(*Myristica fragrans*)只有一个拟晶体;而在有些伞形科植物中,则含有草酸钙的莲座状结晶。

糊粉粒一般是较小的,比大多数淀粉粒要小。它们用碘-碘化钾可染成褐色,用苦味酸的酒精溶液染成黄色。

质体对糊粉粒的合成有关系,它们明显地聚集在液泡,在此,它们的产物积聚形成了糊粉粒。近年来电子显微镜的工作已经肯定糊粉粒的液泡起源^[45,194]。在小麦的胚乳中,贮藏蛋白质是在ER的核糖蛋白体上形成,然后由内部分泌,显出象是在液泡^[123]。用电子显微镜研究,至少在有些植物,表明周围包裹的膜,包围着基本物质,其中通常分不出什么结构;不过,在有些植物,可以看到电子密的球状体^[194]。

近来,已证明了含糊粉粒细胞,对胚胎有非常重要的作用。在大麦中,已可看到赤霉素(GA)刺激了萌发和消化淀粉的酶(淀粉酶)的活动。除去胚以后,用GA处理一片片具有或没有谷类特有的特殊糊粉层的胚乳时,发现只有具有糊粉层的,才可激发淀粉酶的活动^[195]。糊粉层的细胞由于分

泌出 α -淀粉酶,对GA特别敏感^[262]。在正常条件下,萌发的种子胚内产生赤霉素,它刺激了糊粉层产生 α -淀粉酶;而这种在胚乳细胞中的顺序作用,使淀粉转变成了糖,便于胚的生长。用分子生物学的话来说,在这种系统里,赤霉素的作用象是一个推行者(effector),它使控制 α -淀粉酶合成的正常抑制基因活动。经过GA处理以后,糊粉层细胞的RNA和蛋白质合成的速度增加了一倍,而差不多整个蛋白质形成的一半是 α -淀粉酶^[33]。

经过GA处理后,早到8小时,就能够在电子显微镜下看到糊粉粒和它们的膜的改变,而这些在离体的糊粉层组织中,由GA诱导发生的细微结构变化,和正常萌发时的一样^[195]。

这是一个好例子,说明植物中结构上特化的区域,也有其特殊的生理上的作用。在组织中,生理活动和结构变化显然是非常紧密地结合的。

脂肪和油类

脂肪和油类广泛地分布于植物细胞;它们在化学上相似,脂肪一般是固体,而油则是液体,不过这是相当人为的区别。细胞壁和壁内的蜡质、角质和木栓质也是脂肪性的物质。

脂肪和油类是有价值的储藏食物材料,并且非常普遍地存在于种子的组织。它们成固体的或液体的小滴,常常分散在细胞液的细胞质部分。它们可以形成造油体。或由单层膜包围成小的细胞器——圆球体。脂肪和油类常在种子的胚乳或外胚乳细胞,但也可能在特殊层,例如在小豆蔻(*Ellettaria cardamomum*)种子的表皮下面的第二层。香油或挥发油一般由特化的分泌组织形成,这将在第十章中讨论。

油类和脂肪用加热的苏丹Ⅲ或Ⅳ可染成红色。

种子和果实是商业油的重要来源。例如杏仁、亚麻子和

蓖麻子油各由扁桃(*Prunus amygdalus*)、亚麻(*Linum*)和蓖麻(*Ricinus*)的种子中提取,而橄榄油则从木犀榄(*Olea*)的果实中提取。

结晶

在许多植物的细胞中,结晶沉积成各种形式。大多数由钙盐组成,最普通的是草酸钙,但也有碳酸钙。一般认为结晶是由废物沉积组成。在偏振光下观察时,可在黑暗的背景上看到它们成发亮的东西。

植物中有几种不同形式的结晶,但是都来自单个结晶。随后,结晶可以聚集在一起。

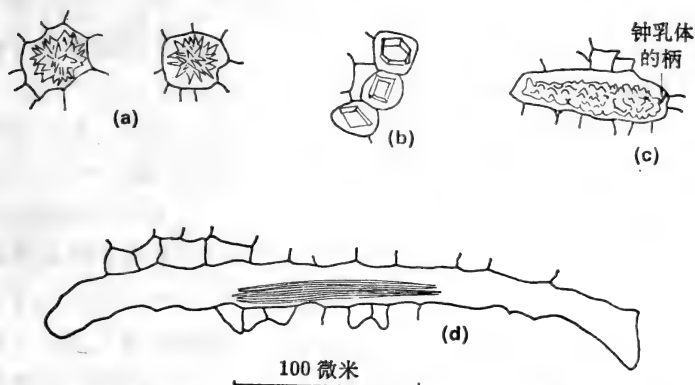


图 3-9 结晶。(a)柳(*Salix*)叶叶肉组织中的晶簇。(b)橙(*Citrus*)叶中的棱状结晶。(c)水蓑衣(*Hygrophila*)叶中的钟乳体;钟乳体水平地着生在细胞内(比较图 3-10)。(d)凤仙花(*Impatiens*)花瓣中的针晶体。(c)和(d)含有结晶的细胞比邻近的细胞要大得多。 $\times 245$ 。

图 3-9 b 可以看到单个或成双的成矩形或角锥形的棱状结晶。在天仙子(*Hyoscyamus niger*)、巢菜(*Vicia sativa*)等等的叶子中可见棱状结晶,而在皂树(*Quillaja saponaria*)的次生韧皮部中可有非常大的棱状结晶。

结晶的另一普通形状是**晶簇**。由许多棱形或角锥形结晶大致聚成球状，它们的尖端突出在整个表面(图 3-9 a)。这些结晶存在于食用大黄(*Rheum rhaponticum*)的根状茎、曼陀罗(*Datura stramonium*)的叶子等等。

莲座状结晶也是聚集在一起，具有一相当大而均匀的中心。所有它们的组成差不多是等长的，并且从中心辐射状分出，使得整个结晶外表现出具齿状的边缘。莲座状结晶存在于伞形科种子的糊粉粒中。

针晶体是长形、针状、二端尖锐的结晶，并且一般聚集成束。它们存在于绵枣儿(*Scilla urginea*)的鳞茎细胞和凤仙花(*Impatiens*)的花瓣细胞。

砂晶是非常小的结晶，一般成团地在一起。它们存在于一些特殊的科，例如茄科。每一个单个结晶的形状常成楔形或微楔形，例如在颠茄(*Atropa balladonna*)的叶子。

上面所描述的结晶类型常常是草酸钙的沉积。在植物的某些种中，还可看到碳酸钙特别沉积成**钟乳体**(图3-9c,3-10)。这些由 CaCO_3 沿着细胞壁的木钉状向内生长物沉积组成，可在薄壁组织和表皮细胞(包括各种表皮毛)上看到，例如啤酒花(*Humulus lupulus*)。印度橡胶树(*Ficus elastica*)的叶子上，钟乳体存在于增大的表皮细胞——**晶细胞**中。在叶子发育的早期，所有的表皮细胞看起来都一样，但是稍后，有些将来要发育成晶细胞的细胞，由于它们较浓厚的细胞质和较大的细胞核，显出可以区别。这些细胞并不与邻近的细胞一起分裂，而是外壁加厚时细胞增大，发育出一个纤维素柄，突入到细胞腔内(图 3-10 b,c)。在叶子发育的较后时期，开始 CaCO_3 的沉积(图 3-10 c,d)。晶细胞内的细胞核显然仍起着作用^[1]。

大多数髓、皮层和次生韧皮部的细胞普遍地可看到结晶，

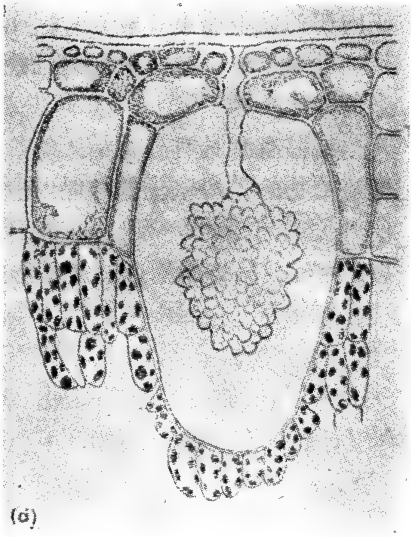
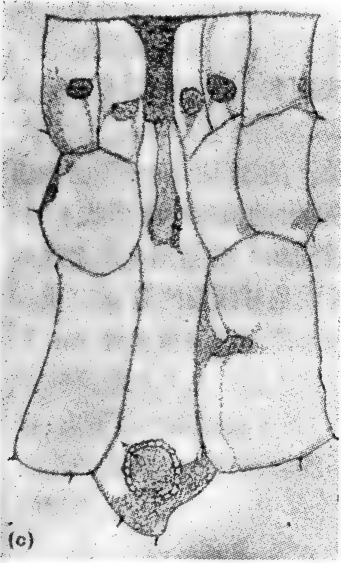
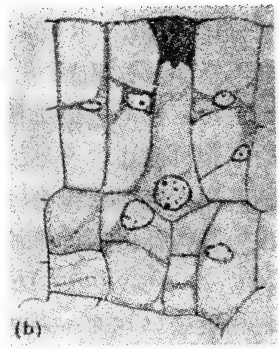
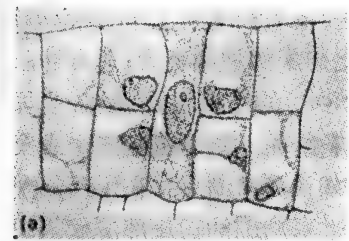


图 3-10 印度橡胶树 (*Ficus elastica*) 叶中晶细胞的各发育时期。(a) 具有增大细胞核和浓厚细胞质的原始晶细胞。(b) 外壁已加厚, 钟乳体的柄刚发育。细胞核在细胞底部。(c) 柄形成的后期。晶细胞已不能分裂, 而邻近细胞已分裂。细胞质在细胞的底部聚集在细胞核周围。(d) 柄上沉积了碳酸钙的成熟晶细胞。(a)、(b)和(c) $\times 855$, (d) $\times 700$ 。

它们可以不规则地分布在细胞内，或者可以在异细胞内。这些是特化的细胞，和它们的邻近细胞，在大小、内容物或作用上都不一样。例如绵枣儿(*Scilla*)鳞茎上和凤仙花(*Impatiens*)花瓣上含有针晶束的细胞，都远比周围的细胞要大；含有针晶体的细胞可能还含有粘液。榕(*Ficus*)的晶细胞显然也是异细胞，在细胞中可以有一个或许多结晶。结晶可以限于或集中在一些特殊区域的细胞内，例如棱形结晶可存在于药鼠李(*Rhamnus purshianus*)树皮中纤维束周围的韧皮部薄壁组织细胞和巢菜(*Vicia sativa*)邻近叶脉的细胞中。这种含有结晶的细胞的局部分布是非常有意义的，值得进一步观察。现在内在的原因还不了解。

近来用电子显微镜研究已经表明各种各样的结晶具有复杂的内部结构^[7,8]。

结晶有时具有分类学上的价值。例如 Dormer^[77]已指出菊科植物的子房壁上的结晶，在不同种的植物中其形状不同。他对矢车菊属(*Centaurea*)的较广泛的研究指出，这个属的112种可根据结晶的形态是棱形的或是弯线形的分成二类。

第四章 细胞壁

对细胞壁的主流看法是，它缺少原生质体，本质上不是一种生活的系统，而仅仅只是一种无生命的外壳。但是，它也决不是同细胞质没有关系的。

细胞壁的形成

细胞壁是在细胞分裂过程中形成的。当细胞核分裂时，在纺锤丝的赤道面地方逐渐产生出细胞板。电子显微镜术的研究指出，细胞板显然由高尔基体形成的小泡并合而成^[188,275]；这一过程在两端继续进行，直至细胞板到达已存在的细胞壁为止。内质网的分子间隔地结合到细胞板，划分出了将来胞间连丝的地位，这是横过相邻细胞之间的壁的细胞质连接。

细胞板早期发育时的正确化学本质还不了解，但它产生了由果胶质组成的中层。这层有时称为胞间质，将邻接细胞的初生壁结合在一起。它可以为各种物质(包括果胶酶)所溶解；离析植物组织的各种技术，就是根据这一事实，用来观察分离的细胞。有些真菌能够产生果胶酶，溶解中层，穿透植物的组织。

初生细胞壁

初生壁是细胞最初形成的壁，由邻接的细胞沉积在中层的各边。在化学上，它主要由纤维素、半纤维素及其他多糖组成。纤维素层可以为一些果胶质层隔开，例如表皮细胞的壁。

所有分生组织细胞都具有初生壁，许多仍有生活内容物

的成熟细胞也有初生壁。由于初生壁是在细胞幼小时形成的，因而它必定也进行着相当多的生长；它的生长机制下面将有讨论。通常认为植物生长素的作用之一就是增加了细胞壁的可塑性，从而增加了伸展性。初生壁可能不只是进行表面生长，而且也明显地增加厚度。当初生壁生长时，厚度的改变，认为是可逆的，这和次生壁的形成发生比较永久性的改变不同^[91]。有些植物，例如海枣(*Phoenix dactylifera*) (图4-1)和美洲柿(*Diospyros virginiana*)的胚乳的初生壁非常厚，是作为储藏碳水化合物的来源的。

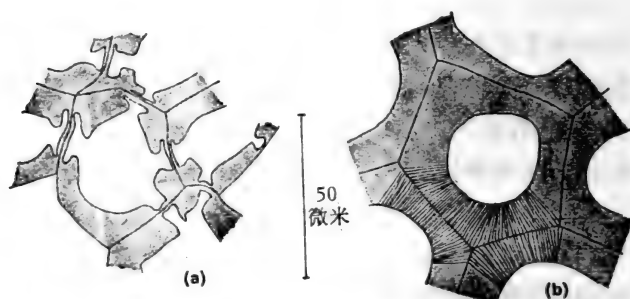


图 4-1 胚乳细胞。(a)海枣 (*Phoenix dactylifera*)。 (b)马钱子 (*Strychnos nux-vomica*)，具有厚的纤维素细胞壁。在 (a) 的细胞壁上可看到近似的具缘纹孔；在 (b) 表示一些胞间连丝。×430。

次生细胞壁

次生壁的形成就沉积在靠近细胞腔已存在的初生壁内侧。它由纤维素和其他多糖组成，但是半纤维素比起在初生壁上的相对地较不重要。半纤维素象纤维素，但不是由葡萄糖分子而是由其他糖类组成。各种其他物质，特别是木质可能沉积在壁上。木质的结构没有完全了解，它不是碳水化合物，而是苯基丙烷(phenylpropane)的衍生物单位构成的聚

合物。在次生壁变成木质化的地方，初生壁也常常木质化，其实，一般在初生壁或中层上就已开始木质化。次生壁一般由三层组成，这样，细胞壁一共可以有五层：中层、初生壁和三层的次生壁(图 4-2)。

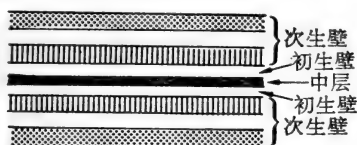


图 4-2 图解表示二个相邻次生细胞壁的结构。

次生壁一般在细胞已经完成了伸展以后才形成，因此正常并没有多大程度的扩展。它们一般存在于成熟后无生命的细胞中，如石细胞，纤维和导管分子。在原生木质部仍能伸展的分子中，次生壁并不连续，而是沉积成环状或螺旋带；在这些区域之间的初生壁则随同这些分子所在的器官的生长继续扩展。次生壁的这种局部沉积的原因没有完全了解，还需要进一步的研究。次生壁被认为是提供机械强度的。

细胞壁的成分和结构

电子显微镜研究表明细胞壁上的纤维素组成了许多细束——微纤丝。这些微纤丝可以任意排列或大致成规则地排列。微纤丝本身还有更小的单位，称为微团，它们是纤维素分子的小聚集，互相平行排列，因此使微纤丝中显出结晶的结构。最近认为细胞壁最终的结构单位是直径大约为 35 \AA 的基本纤丝，它们并不聚集成更大的束^[189]。微纤丝较不规则排列的分子之间的空间充满了水、果胶质、半纤维素以及在次生壁有木质、角质等等^[237]。因为在已存在的纤维素构架中这种木质的沉积，所以细胞壁在木质化时就发生了膨胀^[187]。最近的研究说明各种组织的初生壁，当生长时，有一类含有羟

基脯氨酸的蛋白质,数量增加,并且认为蛋白质可能有酶的和结构的作用^[153]。用放射性同位素试验证明,细胞质中的蛋白质合成,经常地运输到细胞壁。蛋白质可能参与纤丝的方向排列^[189]。其他工作者认为壁蛋白质在细胞伸展时起着重要的作用^[161]。

脂肪性的角质大多和表皮细胞的壁结合。角质层的膜贴着在细胞壁上,由纤维素包裹角质的角质化层和外面的角化层或含有角质的角质层组成(图 4-3)^[237]。纤维素层和角质

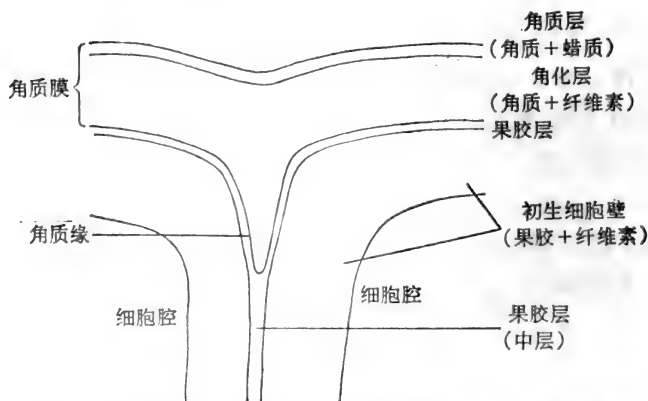


图 4-3 图解说明二个相邻的表皮细胞连接处的角质化壁的结构。

之间,有一层非常清楚的果胶层分界(图 4-4)^[187]。在邻接的表皮细胞的壁之间,角质层的膜可以产生出角质栓。还没有看到角质本身的内部结构。叶子和果实的表皮细胞表面,可能具有蜡质(参看第七章)。

有些细胞,特别是那些木栓细胞的壁上具有脂肪性的木栓质(参看第十一章),不含有纤维素。

细胞壁上的微纤丝排列方向有各种方式,在次生壁上则往往比较有规则。初生壁上,微纤丝一般约和长轴成横向排

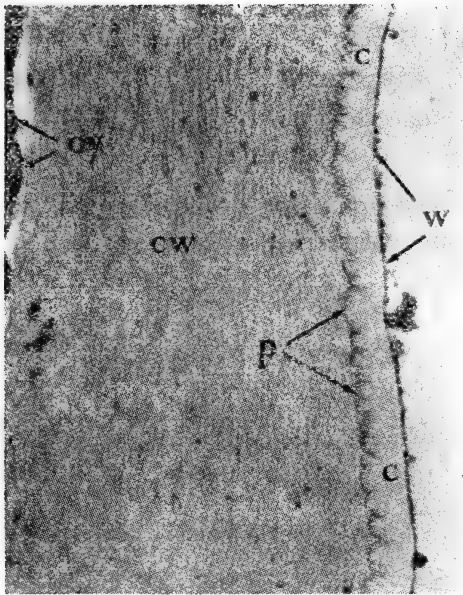


图 4-4 车前 (*Plantago major*) 叶表皮细胞壁的切面。c, 角质; cw, 细胞壁; cy, 细胞的细胞质; p, 果胶质的暗层; w, 蜡质的暗层。×22,000。

列;当细胞生长时,它们变得较成纵向的排列。随后形成的壁层,微纤丝逐渐成纵向排列。这是逐渐转变的;在连续的壁层上微纤丝方向的改变可以约成 120° (图 4-5)。到了壁形成的最后时期,可以形成三生壁;这种壁与初生壁和次生壁都不一样,可能不是纤维素的。裸子植物中这层可以布满了赘瘤。在细胞壁方面已做过许多研究的棉花毛,外表面的微纤丝差不多是轴向的,经过微纤丝交叉的中央区域,逐渐过渡到内层的横向排列(图 4-6)^[207]。

正在发育的器官,不同区域的细胞壁可能表现出不同的微纤丝排列方向。例如洋葱(*Allium cepa*)的根,顶端原始细胞的细胞壁显出微纤丝交织成疏松网状;在较老的细胞,微纤

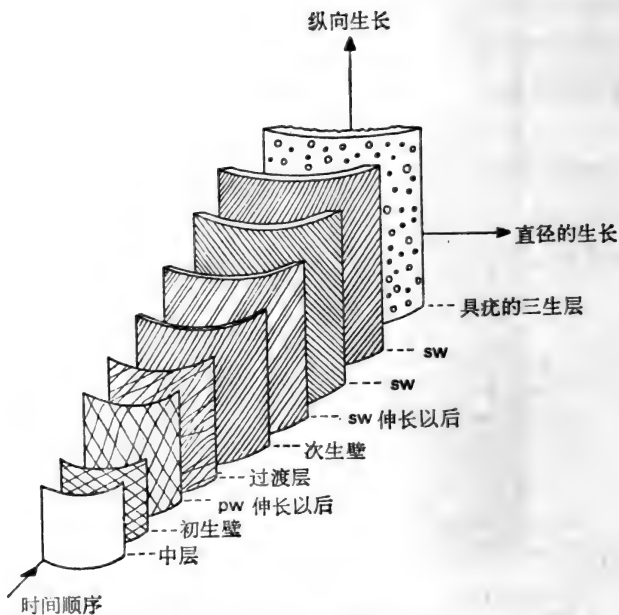


图 4-5 管胞上细胞壁层形成的时间顺序。pw, 初生壁; sw, 次生壁。

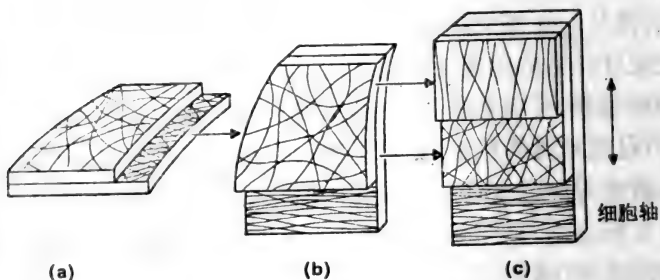


图 4-6 正在生长的棉花毛细细胞壁的多网生长。(a) 靠近顶端; (b) 毛的顶端和管状部分混合的地方; (c) 管状部分。这种转变比图解的较渐进。

丝主要成水平排列,而且在活跃伸展时,也仍如此。但在较老的伸展细胞,又改变了式样,微纤丝又出现交织成网状。在根毛区,螺旋的微纤丝成顺时针和反时针的连续层交替排列,沉积成十字交叉的样子^[221]。

洋葱根上另一有意义的研究表明^[146],细胞壁结构上的这些变化,显然和两种细胞(就是离根尖不同距离的细胞与任一水平上不同组织的细胞)不同的发育时期的细胞壁成分相

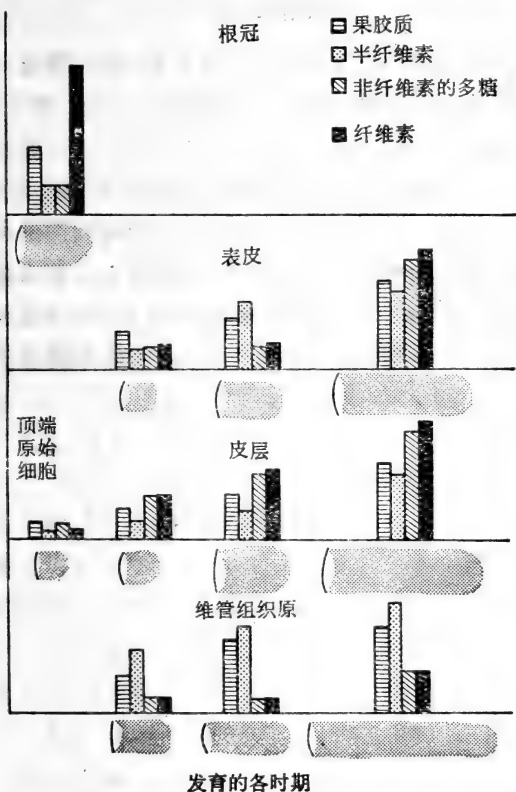


图 4-7 根据数量组织化学处理和细胞化学数据说明正在发育的洋葱 (*Allium cepa*) 根上的各种组织细胞壁的组成。各种组织细胞发育时期的轮廓在横轴上表示。

对数量的改变相关(图 4-7)。尤其在根的径向增大及迅速伸长之间的过渡区域,由于壁组成之间关系的改变,显得更为突出。

Northcote^[192]已指出细胞壁在发育时,其材料的合成和增大的范围能被正在生长的细胞的营养所影响。因此影响生长的因素,在影响细胞壁的结构和生长上也是重要的。

细胞壁的生长

关于细胞壁是如何加厚生长,以前有两个学说: **内填生长**——新的微纤丝填充在已存在的微纤丝之间(图 4-8 a); **敷着生长**——新的微纤丝铺设在已存在的微纤丝上面,形成新层(图 4-8 b)。现在认为初生壁和次生壁的形成主要是由敷着生长^[187]。不过,由内填的一些生长是可能存在的。有些次生壁,例如棉毛和韧皮部纤维,其连续层上可使人信服地看到敷着生长(图 4-6)^[207]。用放射性同位素¹⁴C已证明纤维素均匀地沉积在整个细胞的表面,结合到初生细胞壁是整个长

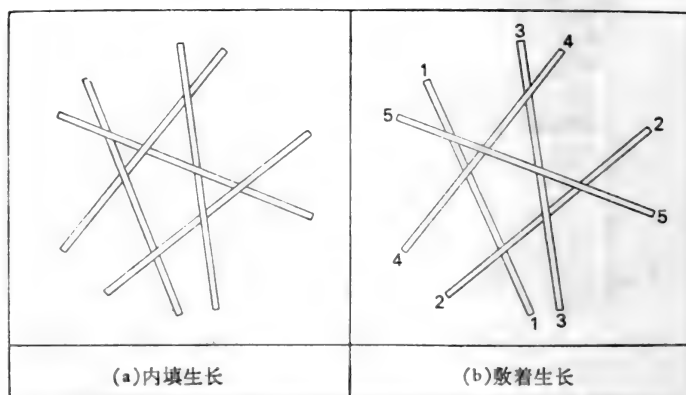


图 4-8 初生壁上的微纤丝。图解表示(a)内填生长和(b)敷着生长,最初形成的纤丝为1,第2为2,依次类推。

度^[207]。

关于纵向生长，现在最广泛接受的理论是细胞壁生长的多网学说；这种学说也说明了壁连续层上观察到的微纤丝的排列方向。根据这一观点，微纤丝最初稍沿横向细胞的长轴沉积，后来由于里面层敷着生长形成的结果，这层被推向外面。当细胞伸长时，微纤丝最初形成的层被拉伸，因此，逐渐趋向纵向面（图4-6）。近年来应用电子显微镜在纤维和管胞的细胞壁形成上的观察（图4-5），以及追踪示踪同位素路线的放射自显术的研究，都符合细胞壁生长的多网学说^[267]。象早期在初生壁的研究，标记的碳也大致均匀地沉积在纤维和管胞的次生壁。

纤维的次生壁的形成可能从靠近细胞的中央开始，逐渐趋向尖端。因此靠近中央的细胞壁较厚。

有些细胞，例如根毛、花粉管、管胞和纤维，只有尖端生长^[207]。这种尖端生长被认为是多网生长的局部类型。这种决定细胞的整个壁的生长或只有局部的生长，例如根毛或星芒状薄壁组织细胞，全在于细胞质^[208]。

胞 间 隙

成熟的组织，细胞之间常有空隙。这些空隙是由于相邻细胞的壁裂开形成，所以叫做裂生的。许多水生的植物具有很发达而复杂的胞间隙连续系统。甚至于陆生植物有时胞间隙也变大，形成分泌腺或分泌管（参看第十章）。

分生组织区域的细胞，常被认为都是紧靠在一起的。不过用电子显微镜观察洋葱根尖，看到离根尖只有20微米，就出现了胞间隙^[221]。这样，即使在光学显微镜不能看到的细胞之间可能已有很小的胞间隙。

胞间连丝

细胞质的细丝——胞间连丝,间隔地通过细胞壁,这样,连接起相邻细胞的生活原生质。胞间连丝有时在将来初生纹孔场的地方(参看下面),但是也可能任意地分布在整个壁上。某些种子如海枣(*Phoenix dactylifera*)、咖啡(*Coffea arabica*)胚乳的厚细胞壁上常可看到横过的胞间连丝(图4-1)。用电子显微镜可以明显地看到细胞壁上的胞间连丝;它们可能数目很多。已可看到内质网连接到胞间连丝,因此形成了一种膜系统,能够连接起邻近细胞的细胞核。

近年的染色技术已有办法表示生活细胞的壁上胞间连丝的存在(这是以前不可能证实的),说明它们是真有的,而不是由于处理所产生的赝象^[167]。

纹 孔

初生细胞壁一般不是均匀加厚的,它们间隔地有明显的凹洼,这些称为初生纹孔场。次生壁也有各种各样腔室——纹孔。不过,变薄的壁也可能就是纹孔或初生纹孔场的区域,这些区域形成了一种连续膜;真正在壁上大到可以在光学显微镜下看到的孔,则并不普遍。胞间连丝横过初生纹孔场,但也可在壁的其他地方。在壁发育时,纹孔可以相应地在较早

时期的初生纹孔场的位置,但是这种部位上的对应决不是绝对的。初生壁上纹孔的区域没有再加厚,所以这些地方次生壁完全被间断。

一个纹孔由纹孔腔和纹孔(封闭)膜组成,纹孔膜只包含中层和初生壁的薄层。在邻接细胞的壁的纹孔,它们所在的位置往往相应,形成了纹孔对,而其纹

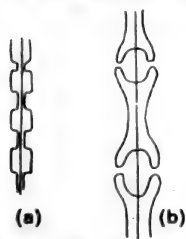


图 4-9 从纵切面上看单纹孔和具缘纹孔的结构。(a)单纹孔,(b)具缘纹孔。

孔膜则同由相邻细胞的中层和初生壁组成。纹孔可以分为两种主要类型：单纹孔，在纹孔腔上面没有次生壁；具缘纹孔，次生壁在纹孔腔上面形成拱形(图 4-9)。

单 纹 孔

某些薄壁组织细胞，如药西瓜 (*Citrullus colocynthis*) 果实的果肉或接骨木 (*Sambucus nigra*) 茎的髓，其壁上可以看到明显的单纹孔区域。有些单纹孔，特别是在厚壁的石细胞中，纹孔腔可以分枝，不过向细胞内部的开口(纹孔口)则是简单的。这种纹孔称为分枝纹孔(图 6-1)。

纹孔腔可以整个都是一样宽的，或者在邻接细胞腔处它可以较宽或较窄。如果向着胞腔的一端变窄时，它就有点近似一般具缘纹孔的结构。

洋葱根尖细胞的壁上，每平方微米可以多到 6 或 7 个初生纹孔场。这种表示一个每侧 20 微米长的分生组织细胞和邻近细胞可能具有 20,000 细胞质连接体系通过初生纹孔场。当细胞生长时，初生纹孔场的数目可能保持恒定，但增加了它们之间的距离^[187]。这是另一种表示，在大多数细胞中初生壁是全都生长的。

在洋葱根尖的细胞可以看到这些初生纹孔场最初在顶端原始细胞的壁上象细小的圆形凹洼。电子显微镜下可以看到在幼少时期每一个初生纹孔场由许多小孔组成，其中有些含有胞间连丝的遗留，不过，胞间连丝并不限于初生纹孔场。在伸展的区域，纹孔可以由微纤丝束分成两个或多个部分。纹孔的最后发育时期，它可用这种方式再分成两部分，每部分在微纤丝之间有几个清楚的孔^[221]。当然，这些孔是非常地小，光学显微镜下是看不到的。

具缘纹孔

具缘纹孔一般在木质部分子中，如导管、管胞、纤维，并且结构上比单纹孔更为复杂。次生壁在纹孔腔上作成拱形，形成了纹孔缘。它包围着纹孔室经过纹孔口开向细胞腔（图4-9b, 4-10）。裸子植物中可看到纹孔膜上加厚的区域——纹孔塞。如果壁很厚时，从纹孔室向细胞腔可能形成纹孔道。这样，向着细胞壁有一纹孔外口；向着细胞腔有一纹孔内口。纹孔内口有各种形状；细胞壁越厚，纹孔内口就愈长愈窄，并且甚至可成缝隙状。在这种情况下，内、外纹孔口常交叉形成“十字纹孔对”，一般见于木质化的纤维或管胞。

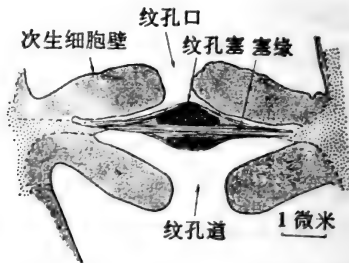


图 4-10 欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 针叶中转输管胞上具缘纹孔的横切面，表示纹孔膜。纹孔塞(黑色)两边都由塞缘发生的微纤丝覆盖。淡点示次生壁，粗点示纹孔腔的木质化缘。

管胞上的具缘纹孔能有活门的作用，控制水的经过细胞流动，因此认为在植物里它们有生理上的重大意义。纹孔塞的作用象是活门中的塞子，如果液体流过纹孔太快，纹孔塞被推到靠着纹孔缘的一边，可以防止继续流动^[187]。要了解液体进入的机制，纹孔膜的结构是重要的。纹孔塞显然是不适的，它由辐射方向疏松排列的微纤丝群悬挂着；这些微纤丝形成了纹孔膜的隆起边缘，称为塞缘(margo)；在这个区域有小

的穿孔(图 4-10,4-11)。纹孔膜的这种结构,近年用电子显微镜的研究已加证实^[165,259],而其全部在 1913 年就已由 Bailey 根据光学显微镜的观察和用碳质点的水悬浮液经过木材组织的试验作出了假定^[21]。这是事实上的一个好例子,说明研究工作者的技能、机巧和眼光比起占有精密仪器更为重要。任何学校或学院实验室中已有的一些非常简单的工具,也可能做出许多有价值的工作。不过,借助于较为精密的仪器,可以使研究工作更加容易和使结果的解释更为明确而已。

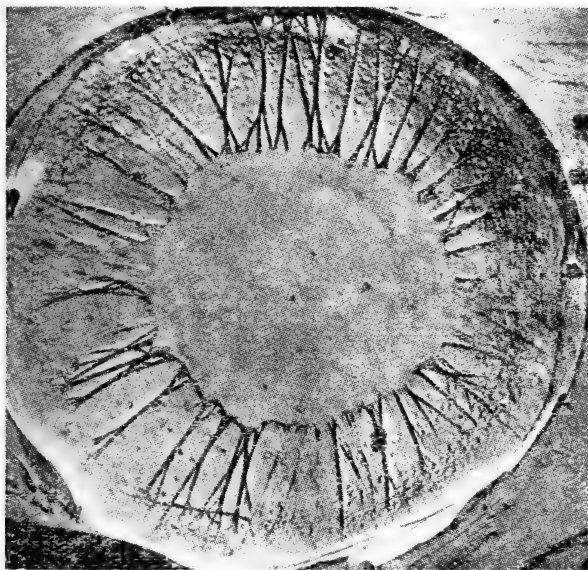


图 4-11 欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 的具缘纹孔, 表示纹孔塞 (t) 和具有辐射状纤丝的塞缘 (m)。×5,000。

被子植物木材(硬材)的具缘纹孔,其纹孔道和纹孔室都衬有三生壁。分隔生活细胞的纹孔膜上,往往可见胞间连丝。有些双子叶植物具有附物纹孔;这些纹孔特具有由纹孔壁上形成的小突起伸入纹孔腔^[268]。这些笼罩着的东西(附物)显

然是细胞质物质的积聚，形成了疣状层覆盖在细胞壁上^[215]。

细胞或分子上纹孔的排列可以有相当大的变化。主要有三种排列类型：梯状的、对列的和互列的。不过，近年研究认为在生长和发育时，一种排列可以容易地改变成另一种排列^[26]。

第五章 薄壁组织和厚角组织

薄壁组织

前面几章对植物细胞的许多讨论都和薄壁组织有关系，这是分化细胞的最基本的类型。薄壁组织细胞一般比较不特化，它们形成了植物的基本组织，即茎和根的髓和皮层、叶的叶肉组织、种子的胚乳、果实的果肉和髓射线。薄壁组织细胞也与初生的及次生的木质部和韧皮部的输导分子结合。因此，它们可以有下面各种不同的来源：来自茎或根的顶端分生组织，来自叶子的边缘分生组织或者维管形成层，或甚至于来自具有次生长而已较成熟器官的木栓形成层。

薄壁组织常由薄壁的、有生活原生质体而液泡化的细胞组成，其细胞常常(但不全是)近乎等径的。上面概括植物体内薄壁组织细胞的部位情况，在许多功能活动上，已可看出这种细胞的一些重要性。这些活动是光合作用、呼吸作用、分泌作用以及各种类型的食物材料的储藏。薄壁组织的内容物可以有结晶、丹宁、油类和其他分泌物、淀粉、糊粉粒和质体。含有许多叶绿体的薄壁组织，主要是和光合作用有关系，可以称为绿色组织。这不仅可以在叶子里，而且也常常在幼茎的周围区域。食物原料不仅可以储藏于细胞内，如糊粉粒或淀粉粒等细胞内含物(图 3-8)，而且有时也在某种种子，如马钱子(*Strychnos nux-vomica*)、美洲柿(*Diospyros virginiana*)或海枣(*Phoenix dactylifera*)的胚乳的厚细胞壁上(图 4-1)。这

些细胞厚壁上的半纤维素可以看做储藏物质。这些胚乳细胞的壁虽然厚,但仍是初生壁;不过,薄壁组织细胞有时候也可以有次生的木质化壁,例如在次生木质部和偶然在髓的薄壁组织。

虽然薄壁组织细胞一般描述成等径的,但它们的形状绝不是简单的。分离的薄壁组织细胞可以大约成圆球状,但是当它们形成组织中的一部分时,它们受到了各种力量的作用,影响了它们的形状。事实上它们是多面体,它们和邻近细胞的接触形成许多小平面;理想的,它们有14面(图5-1)^[139]。在组织内,对细胞的形状、压力和表面张力都起一部分影响。薄壁组织细胞可以向一面伸长,例如叶子中的栅栏组织细胞,或者它们可以成几个分支,例如美人蕉(*Canna*)叶子中的叶肉组织和灯心草(*Juncus*)髓的“星芒状”薄壁组织细胞(图5-2)。当这些细胞之间的胞间隙生长时,伸展的机械影响,显然最初时期就引起了这些细胞分枝的发育^[121]。这些分枝在它

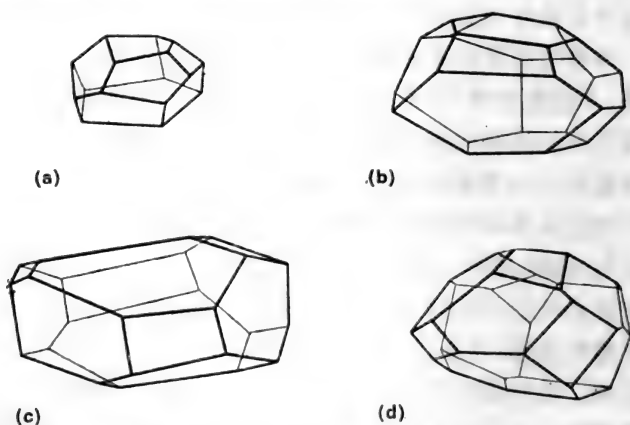


图 5-1 臭椿 (*Ailanthus*) 的髓细胞。(a) 具有 10 面的小细胞。(b) 和 (c) 具有 14 面的细胞。(d) 具有 17 面的细胞。

× 200。

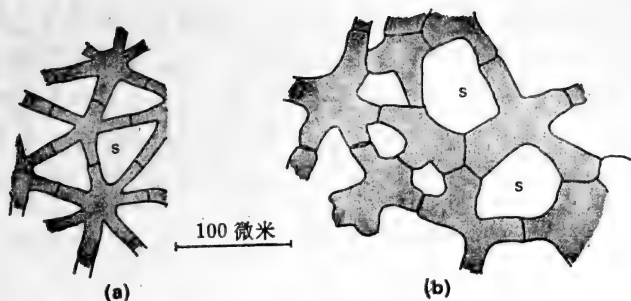


图 5-2 分枝的薄壁组织细胞。(a) 灯心草 (*Juncus*) 的髓部。(b) 美人蕉 (*Canna*) 叶的中脉部分。可见大的胞间隙 (s)。×155。

们整个长度上都明显地进行伸长，而不只是靠近空隙的地方才伸长。

胞间隙的发生，是由于细胞之间中层地方的裂开，或者较少见的，由于细胞的破坏或分解。在某些组织，特别是许多水生植物的组织，其胞间隙可以非常发达，在整个植物里形成联结的系统。这种组织常称为通气组织，这一名词其他工作者却保留作为水生植物中从木栓形成层发生的组织。以前相信具有大量空间的这种组织使水生植物通气和飘浮，近年则指出这种系统特具有用最少量的组织可得到非常大的强度，并认为象蜂巢状系统的胞间隙可以有效地抵抗植物在水生的环境中所面临到相当大的机械应力^[283]。不过，至少生根在浸饱水的土壤的植物，空间系统作为通气作用可能是重要的^[59]。

薄壁组织细胞在正常情况是比较不特化，表面上好象是一种较不引人注意的组织，然而，它们的生活原生质体，保留有再开始分生生活的潜能，并具有显著的多变性。因此，在园艺实践上，从植物体上切下一个器官作为插条，一般就可以从这器官的薄壁组织细胞中发生出新的根或芽的原基。说明薄

壁组织细胞具有潜能的最好例子，可能就是第二章中已描述的胡萝卜根的韧皮部薄壁组织细胞，当从它们的正常环境中取出，可使发育成一个完全的植株。因此，一个薄壁组织细胞或一小团这种细胞具有发育成一整套分化组织的完全植株的能力，但是在正常情况下，由于它在植物体内位置上的限制，受到了抑制，就并不能这样发育。

厚角组织

厚角组织细胞具有生活的原生质体和增厚的纤维素壁。它们是具有相当大程度的可塑性而可伸展的细胞，作为正在生长的器官的支持组织。它们也可以含有叶绿体而进行光合作用。所以，它们和薄壁组织细胞的主要不同只是它们具有厚的壁和它们一般位在器官之与长轴平行面上有一些可以延伸的地方。

单个厚角组织细胞稀见的可长达二毫米。厚角组织细胞之所以和厚壁组织的纤维不同，在于它们成熟时仍具有生活的内物物和纤维素的细胞壁。这样，厚角组织用试验木质的间苯三酚和盐酸染色，不现出红色，但是如果用试验纤维素的碘-碘化钾溶液，再加66%硫酸处理，则染成蓝色。不过，厚角组织细胞在发育后期可以偶尔变成木质化。器官中具有厚角组织时，一般多在它的周围部分。茎上它可以就在表皮下面或者外面几层薄壁组织层下面。厚角组织细胞可以靠近茎的周围形成一完整的圆柱，或者它们可以成为分离束的形式，特别在具脊的结构，如芹菜(*Apium graveolens*)的叶柄，或许多具脊结构的茎[金盏花(*Calendula*)，千里光(*Senecio*)]。厚角组织的加强组织普遍存在于茎、叶柄和花梗；它在根里很少见，但如曝光则就常可发生^[80]。

厚角组织还很难肯定是来自原形成层，还是由分生组织发生而成的基本组织。例如芹菜的叶柄，在原形成层束的远轴一侧发生活跃的平周分裂。这些细胞排列成径向列，并且分裂，形成染色深而细胞伸长的柱，由分泌管与真正的原形成层束隔开。这种外柱细胞分化成了厚角组织^[84]。当发育时，伸长的厚角组织细胞可以横向分裂，因此外表上和分隔纤维相似。

细胞壁的加厚一般在细胞的角隅上开始，但是在不同植物中，它可能由那里扩展成各种形式。除了具有比较均匀加厚壁的厚角组织细胞以外，按照细胞壁加厚的状况，厚角组织可以分成三个主要类型，这些是：(1) **角隅厚角组织**，是最普通的类型，壁的加厚主要是沉积在角隅，例如芹菜叶柄、大丽花(*Dahlia*)和曼陀罗(*Datura*)的茎；(2) **片状厚角组织**，壁的加厚，在细胞的弦向壁沉积比径向壁厚，例如接骨木(*Sambucus*)和鼠李(*Rhamnus*)的茎；(3) **腔隙厚角组织**，最初加厚是沿着细胞之间的胞间隙沉积，例如蜂斗菜(*Petasites*)的叶柄、蓬菜蕉(*Monstera*)的气生根。这些各种类型的例子，在图 5-3 说明。控制这种壁加厚的分化沉积的机制显然还不了解；这些非常特化的各种加厚式样，必定是个特别有意义的问题。

厚角组织细胞壁上有大量的果胶和半纤维素。例如蜂斗菜(*Petasites*)的厚角组织含有 45%果胶和 35%半纤维素，剩下最多只有 20%的纤维素^[207]。细胞壁上的微团在轴面上的方向显然是相当有规律的。用电子显微镜研究芹菜，表明壁的加厚是由纵向排列的纤维素微纤丝层和非纤维素物质层交替组成^[23]。

对厚角组织发育的控制因素，虽然有足够的研究余地，但是只有很少的一些探索试验，这将在下面叙述。例如，试验表

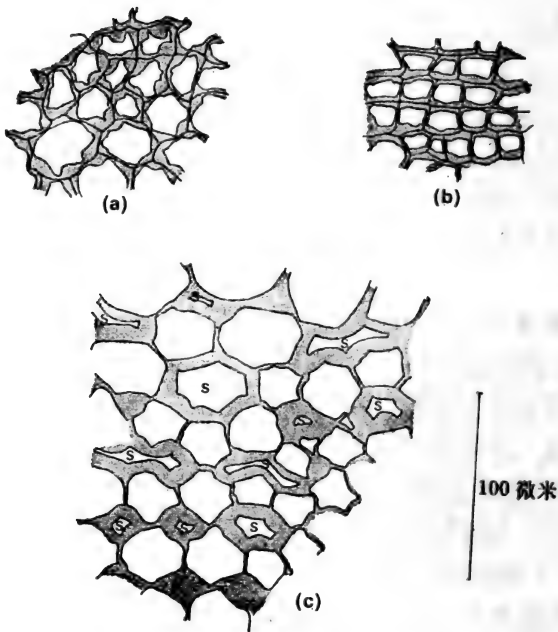


图 5-3 厚角组织的类型。(a)南瓜 (*Cucurbita*) 茎上的角隅厚角组织。(b)接骨木 (*Sambucus*) 茎上的片状厚角组织。(c)蜂斗菜 (*Petasites*) 叶柄上的腔隙厚角组织。s, 胞间隙。× 240。

明植物的机械震动，对厚角组织细胞壁加厚的数量有相当大的影响，但是它不影响厚角组织类型的形成。芹菜叶柄保持在机械振动器，每天 9 小时，经过 27 天，可对照植物的叶柄上有 100% 以上的厚角组织分化，细胞壁也加厚了 42%^[265]。对曼陀罗 (*Datura stramonium*) 用这种比较处理 40 天，厚角组织的壁厚也可增加了 100% 以上(图 5-4)^[266]。这种细胞壁加厚的刺激可能伴有厚角组织细胞伸长的抑制。这样，厚角组织的发育可以由某种试验处理所影响，但是控制它的原发分化机制，则仍有待于阐明。根据正常就有厚角组织的和有些正常就没有厚角组织的两类植物，在它们的整个个体发

育中,从萌发时起,就给以这种机械振动,可能是有研究意义的。

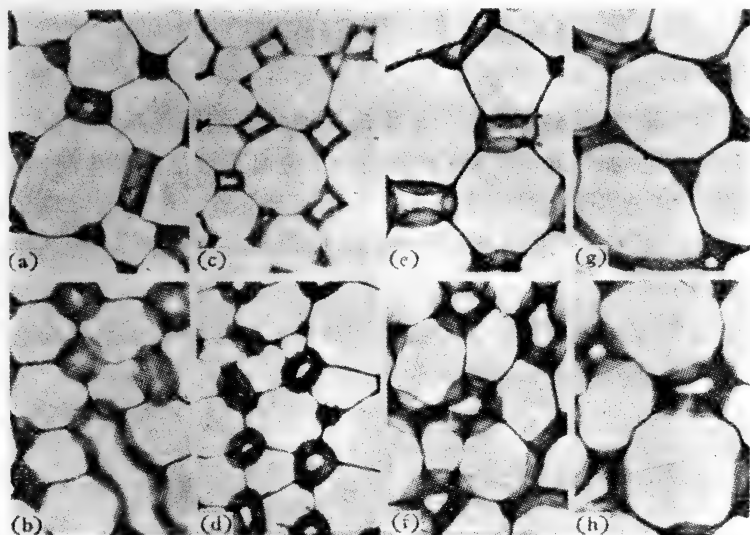


图 5-4 曼陀罗 (*Datura stramonium*) 对照和震荡处理的茎和叶柄的切面。上面为对照; 下面为震荡处理。(a) (b) 叶柄; (c) (d) 第四节间; (e) (f) 第三节间; (g) (h) 第二节间。×160。

厚角组织组成了活的而可塑的组织, 具有相当大的张应力。试验测定束的断裂载荷, 表明芹菜的厚角组织束的强度比同一叶柄中的维管束更强^[84]。新鲜厚角组织细胞壁的可塑性也比韧皮部纤维的更大^[207]。

第六章 厚壁组织

这种组织由厚壁分子组成，通常它们是硬而木质化。细胞壁有加厚的次生壁；成熟细胞一般没有生活的原生质体。厚壁组织和厚角组织的区别，在于这种缺乏生活的内容物和壁的木质化，不过，它们在植物里可有相同的作用——都是作为支持的。

厚壁组织可以分成石细胞和纤维；一般纤维远比石细胞伸长，但是也有许多中间的形式。

石 细 胞

石细胞因为它们有硬的壁，所以叫做石细胞，形状上远比纤维的更近乎等径。梨(*Pyrus*)果实里的硬渣，就是由于果肉里面有一群群等径的石细胞的缘故。石细胞一般直径的宽度不会超过其他面的大小三倍以上，但是有些石细胞，称为毛状石细胞，从它们的外表上看很象毛，而且很长（长比宽可大到10倍），因此这种情况就不合乎上述的描述了。木犀榄(*Olea*)的叶子中就有这种石细胞。石细胞的形状变化的确非常大，从这一方面，以及它们在植物内的分布上看，这是非常值得注意的一些细胞。它们成单个或一群，有时并和木质部或韧皮部结合，例如樟(*Cinnamomum*)的树皮，但是在薄壁组织中则更为普遍，例如毯兰(*Hoya*)茎的髓和皮层及叶柄、或如睡莲(*Nymphaea*)的根、昆栏树(*Trochodendron*)和睡莲(*Nymphaea*)的叶肉组织、梨(*Pyrus*)的果肉、豌豆(*Pisum*)和菜豆

(*Phaseolus*)的种皮。它们在种皮中可以成完整的一层,但是较普遍的是在组织中形成异细胞。什么原因使这些常常是分散、分离的细胞分化成石细胞是很有意义的问题,也容易试验观察。石细胞的分布可以是不定的,如在黄杉(*Pseudotsuga*)和昆栏树(*Trochodendron*)叶子中^[248]和梨的果实中^[249],或者它们可以在特定的地方(例如在小脉的末端),如蒙利里阿(*Mouriria*)^[115]、博罗尼阿(*Boronia*)^[117]和木兰科中许多植物^[260]的叶子。这些最近称之为末端石细胞。山茶(*Camellia*)叶子中的石细胞主要是在靠近叶子的边缘^[111]。

石细胞的类型

石细胞可分成许多类型,一般是根据这些细胞形状上的非常变异。

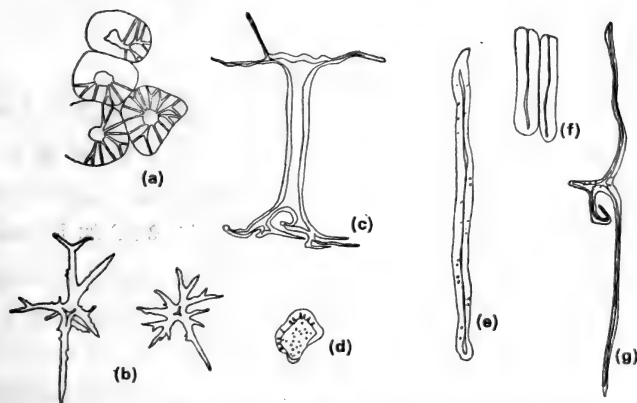


图 6-1 石细胞的类型。(a) 梨 (*Pyrus*) 果肉中的短石细胞。注意分枝纹孔。×180。(b) 昆栏树(*Trochodendron*)叶中的星状石细胞。×50。(c) 黑克木(*Hakea*)叶中的骨状石细胞。×115。(d) 樟(*Cinnamomum*)茎皮层中细胞壁不均匀增厚的短石细胞。×115。(e) 苹果(*Malus*)内果皮的大石细胞。×115。(f) 豌豆(*Pisum*)种皮的大石细胞。×180。(g) 木犀榄(*Olea*)叶中的毛状石细胞。×50。

短石细胞,形状象薄壁组织细胞。它们存在于梨(*Pyrus*)、木瓜(*Chaenomeles*)的果肉和樟(*Cinnamomum*)、毯兰(*Hoya*)的薄壁组织或茎的韧皮部。

大石细胞,形状伸长成柱状,在豌豆和菜豆的种皮。

骨状石细胞,也成柱状,但末端稍膨大,象骨状。这些也在种皮和叶子中,例如黑克木(*Hakea*)。

星状石细胞,分枝并大致成星芒状,存在于叶柄和叶内,例如茶(*Thea*)、昆栏树(*Trochodendron*)和睡莲(*Nymphaea*)。

毛状石细胞,非常伸长的石细胞,形状有点象毛,并且有时分枝。它们存在于蓬莱蕉(*Monstera*)的气生根和木犀榄(*Olea*)的叶子中。

这些石细胞类型的例子,在图 6-1 说明。

起源和发育

石细胞的分布不一定,一般由薄壁组织细胞中形成,最初可由于它们有较大的细胞核而与邻近的细胞相区别^[13, 120, 248]。随后这些细胞生长非常迅速,并可以产生分枝伸入附近的胞间隙。细胞壁表面的任何部分都参加了这种生长。在睡莲(*Nymphaea*)的叶柄,石细胞的分枝生长入胞间隙,可以发育出 T-形的石细胞;如果石细胞开始分枝进入二个胞间隙,可能形成 H-形的石细胞(图 6-2 d—g)^[120]。在蓴菜(*Nymphoides aquatica*)的根中,有些皮层细胞发育成石细胞。这些是立方形的细胞,在立方体角上发育出 8 个分叉(图 6-3)。并且,这些分叉生长到皮层细胞行列的间隙之中(作为水生植物的睡莲,有很发达的胞间隙系统)。因此,石细胞的最后形状,部分要看性质和伸入邻近组织的难易。当石细胞成熟时,次生壁沉积,并且后来可以变得很厚。叶肉组织中结

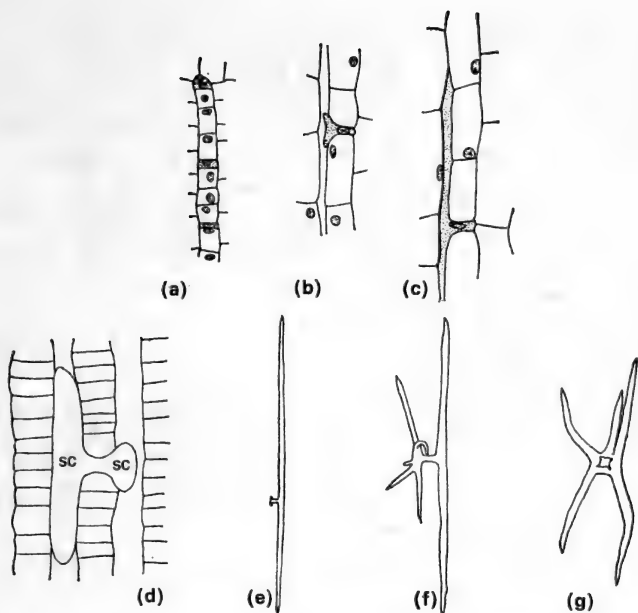


图 6-2 石细胞的发育 (a)—(c) 蓬莱蕉 (*Monstera*) 根的分生组织纵切面。(a) 在细胞列的基端毛状石细胞 (点点) 的形成。(b) 离根端 2200 微米处, 表示突入胞间隙。(c) 后期。 $\times 120$ 。(d)—(g) 香睡莲 (*Nymphaea odorata*), (d) 幼少叶柄的纵切面, 表示幼少石细胞 (sc) 延伸入胞间隙。 $\times 215$ 。(e) 二极式, (f) 双二极式, (g) 成熟叶柄上的星状石细胞。 $\times 67$ 。

合在小脉末端的末端石细胞, 显然是在分生组织(一起产生原形成层束形成小脉)的同一细胞层上形成的^[115]。这样, 石细胞原始细胞的形成和最后小脉的分化与成熟的次序是一致的^[117]。

在蓬莱蕉(*Monstera*)的气生根中, 毛状石细胞的原始细胞由近端的皮层细胞行列上不等的极性分裂产生^[30]。这样形成的小细胞有浓厚的内容物和大的细胞核, 并且它们的分枝很快地生长入胞间隙系统(图 6-2 a—c)。这种不等的极性

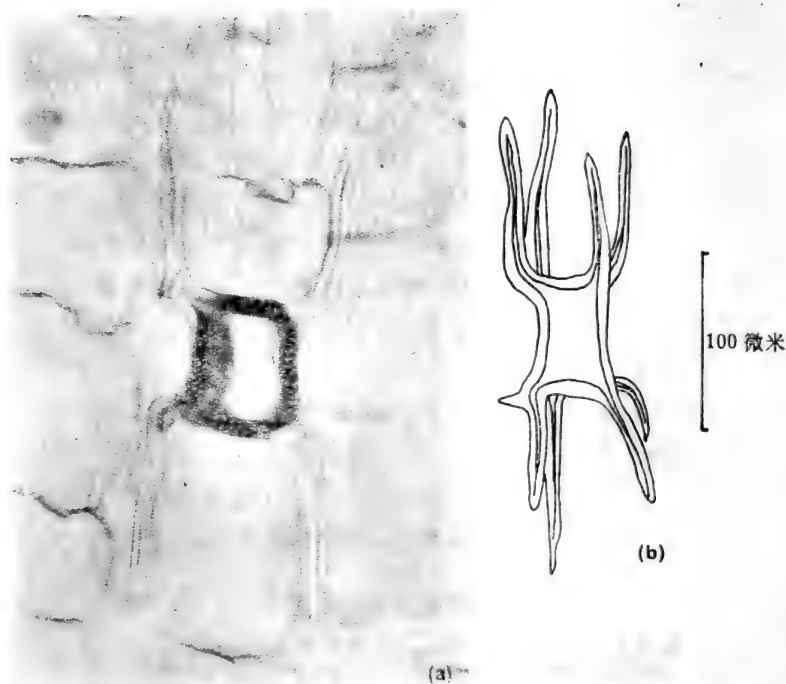


图 6-3 茗菜 (*Nymphaoides aquatica*) 根的皮层中的石细胞
 (a) 在根的纵切面上的石细胞，表示在皮层中伸入胞间隙的位置。× 300。(b) 单个石细胞的线图，表示从细胞角上伸出
 8 叉。× 230。

细胞分裂，是分化上的另一个非常重要的例子(参看第二章)。

石细胞是厚壁的，但是壁的厚度可能是不均匀的。例如肉桂树皮上砖形的石细胞，其内弦向壁最为坚厚(图 6-1 d)。石细胞的壁上可以有许多纹孔，一般是单纹孔，这些纹孔通常成枝状分叉。大多数石细胞是木质化的，用间苯三酚和盐酸可染成红色。

控制分化的因素

石细胞可以由这么多不同的途径发生，而且可以在这么多不同的组织里，这些事实，更可以看出研究影响它们形成和发育的因素问题的重要性。是什么因素控制了异细胞（例如含有结晶的细胞、管胞状细胞、石细胞、分泌细胞、毛）分化的这个问题，是一个重要的问题，但是还没有什么研究。

有些组织当靠近表面时，显然就分化。确实如此，如蓬莱蕉 (*Monstera*) 气生根中的短石细胞^[228]，和山茶 (*Camellia*) 叶子中的星状石细胞，在它的叶子上，经过试验切割可能沿着新的表面诱导形成额外的石细胞^[111]。在蓬莱蕉 (*Monstera*) 的叶子和气生根，加以损伤，从薄壁组织细胞中可以诱导出石细

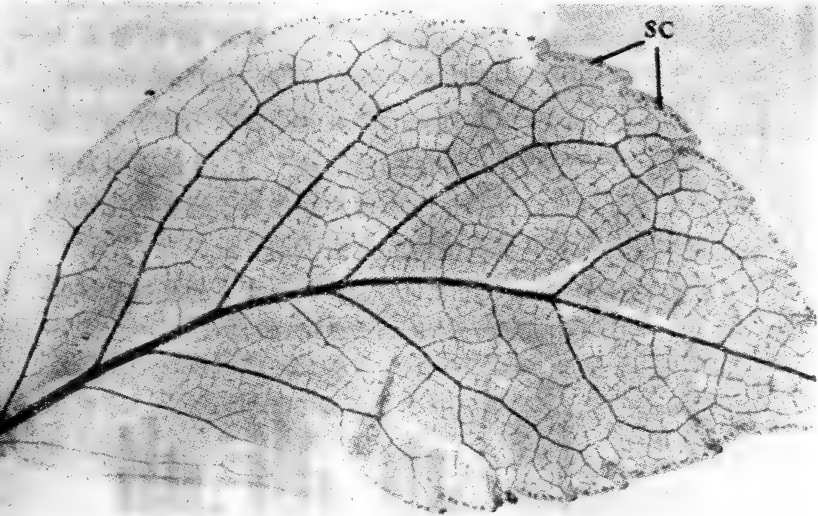


图 6-4 昆栏树 (*Trochodendron aralioides*) 茎叶端，在人工培养下生长的幼叶，经透明与染色。星状石细胞 (sc) 只在叶子边缘的叶肉组织中。×8。

胞的分化^[29]。昆栏树(*Trochodendron*) 离体芽生长在人工培养基,可以看到最初沿着发育的叶子边缘分化出石细胞(图6-4)。第二章中讨论了植物体内细胞的位置可以影响到它将来的分化,也说明了这种例子。

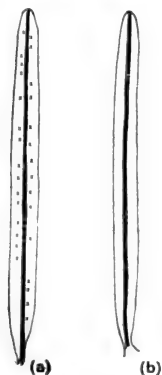


图 6-5 黄杉(*Pseudotsuga menziesii*) 透明后的叶子图解。(a) 第一年枝基部的叶子,可见大量的星芒状石细胞(用×表示)。(b) 第一年枝最上面部分的叶子,看不到石细胞。×1。

有些其他的观察和试验说明,似乎还有其他的因素影响。例如,山茶(*Camellia*) 离体培养的叶子,当生长在高浓度蔗糖的培养基或者在控制水平的蔗糖中加上甘露醇的培养基,可看到较少石细胞的发育^[110],这认为渗透压可能是一个因素,影响了石细胞的分化。在梨的果实中,分化的石细胞似乎可以刺激附近的细胞同样地发育^[249]。近年观察到萝芙木(*Rauwolfia*)分化的石细胞原始细胞,在发育的各种时期表现出细胞色素氧化酶的强烈活动^[181],但是这可能只不过说明后来分化成石细胞的细胞比

它们的邻近细胞具有较大程度的代谢活动。

在黄杉(*Pseudotsuga*) 叶子上,一些有意义的观察和试验

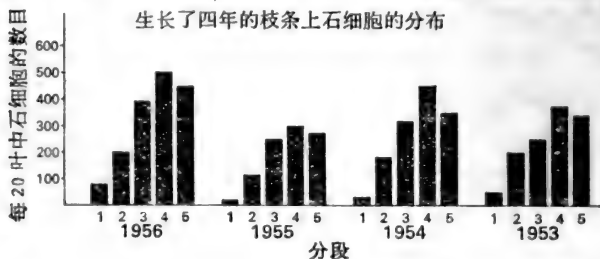


图 6-6 黄杉 (*Pseudotsuga menziesii*) 生长了四年的枝条,沿着枝轴石细胞分布的式样。每段(1—5)约有20片叶子。

指出,正在发育的植物的激素因素可以影响石细胞的形成,并且在决定何时与何地发育出石细胞的原始细胞方面起着重要的作用^[5]。可以看到沿着枝条上的叶子,每年生长在基部区域的每片叶子比在顶端区域的有较多的石细胞(图 6-5)。这种式样每年重复,例如在生长了四年的枝条(图 6-6)。这些观察指出,枝条上较幼少而正在发育扩张的叶子可以影响石细胞的形成。枝条上完全去了叶子,或者将上半部的叶子去掉,可以使顶芽内下一年的叶子过早展开。在除去外面的叶子时这些叶子不含有石细胞,但在扩展时形成了石细胞。所以,它们提供了好材料,用各种处理以后,可以研究石细胞形成的情况。例如,如果将含有吲哚乙酸生长素的羊毛脂涂在去叶的枝上,发育出的叶子中大大地抑制了石细胞的形成。其他的试验表明,黄杉(*Pseudotsuga*)的芽生长在培养基,其叶子中只发育出少数数的石细胞,但是培养基中如果含有较高浓度的各种生长素时,甚至于连这点数目都将减少^[4]。这样,某种浓度的生长素可以抑制石细胞的形成,并且也有可能由伸展的叶子中产生的生长素影响了芽内幼叶的分化。

如果真是这样,那么激素因素或渗透因素在发育的叶子上将部分地决定了石细胞原始细胞是怎样地、在何时、和在何地发育,然后,对这些植物叶子上成熟的石细胞的分布与发育的观察,有可能告诉我们一些在叶子普遍扩展时,对于生长素的关系以及其他的生理条件。植物解剖学用这样方式来慎重地解说(一旦我们正确地清楚理解这种规律),可给我们一个在生物化学变化前面的长久记录。

纤 维

虽然纤维在长度上变化很大,但是一般它们的长度都比

宽度大许多倍。大多数纤维是末端尖锐，胞腔狭窄和具有厚次生壁的伸长分子。

纤维结合一些不同的组织，可存在于根、茎、叶和果实。它们可以在木质部或韧皮部，特别在叶子、髓或皮层的薄壁组织中，可结合维管组织形成鞘或束帽。纤维可以单独存在，或较普遍地形成束。它们有时分成两类^[91]：木质部纤维和木质部外纤维，后一类包括在组织中所有除了木质部纤维以外的纤维，如韧皮部纤维、皮层纤维和周维管纤维。

单子叶植物中可见叶纤维，这不仅只是围绕着维管束的鞘，而且也延伸在束间和上、下表皮。这类的整束纤维组成了商业上的所谓“硬”纤维或叶纤维，例如剑麻 (*Agave sisalana*)；“软”纤维，例如亚麻 (*Linum usitatissimum*)，主要是韧皮部纤维。

起源与发育

纤维如果结合在初生木质部或次生木质部或韧皮部，则可来自原形成层或形成层，或者来自基本分生组织。例如亚麻 (*Linum*) 的茎上，原生韧皮部由大细胞和小细胞混合组成。大的细胞是幼少的纤维细胞，而小的细胞则是韧皮部的筛管和伴胞^[86]。这些纤维继续增大，成为亚麻的来源。大麻 (*Cannabis sativa*)^[156]和苧麻 (*Boehmeria nivea*)^[157]的纤维也在作用的韧皮部分子中从原形成层细胞发育。

初生纤维的长度随着它们所在器官的生长而增长。大麻 (*Cannabis*) 和黄麻 (*Corchorus*) 的纤维，当茎的节间延长时伸展，但是它们的长度在节间延长时期以后，仍可以继续增加^[156]。丝瓜 (*Luffa*) 老熟后用作丝瓜筋的，就是它果实里的纤维^[225]。在苧麻 (*Boehmeria*)，纤维的伸长比周围的细胞快，

同时在细胞的基端开始沉积加厚壁^[157]。单个纤维可以达到相当大的(虽不是说惊人的)长度,例如大麻可有1—10厘米,而苧麻可长达55厘米^[2]。

苧麻的纤维可继续伸长几个月,而最后可增加其长度到原来的百分之二百五十万倍(2½百万%)^[116]。所以,值得注意这些细胞的不同方式,并不亚于石细胞。

纤维停止伸长以后,发生次生壁的沉积。在苧麻(*Boehmeria*),纤维的基端可能已经有厚的次生壁,而顶端则仍有生活的内容物和薄的细胞壁^[157]。有些纤维是分隔的,具有薄的横壁,例如葡萄(*Vitis*)、姜(*Zingiber*)(图6-7);在这种纤维内,原生质体可以保留生活一个长时期。这些薄的横隔可能是次生壁材料在纤维的纵向壁上沉积以后形成。

成熟后的纤维,一般看作是没有生活内容物的细胞,但是近年证明^[107],至少在木质部纤维可以保留生活的内容物好几年。纤维由于抵抗邻近成行的薄壁组织细胞,可以看到壁上稍有缺刻(图6-7b)。亚麻

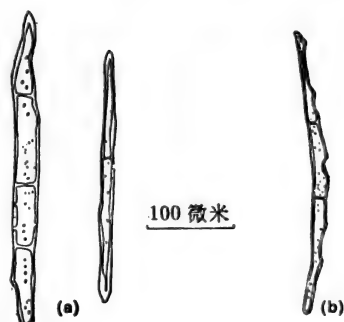


图 6-7 分隔纤维 (a) 葡萄 (*Vitis*), (b) 姜 (*Zingiber*)。×115。

纤维的横切面可以具有90%是纤维素的次生壁,但是许多纤维的壁是木质化的。纤维壁上常有纹孔;其中有些可以是十字纹孔对,就是具有交叉开口的纹孔。

经济用途

植物产生的纤维已经被经济利用了许多世纪。有证据说明棉花在纪元前7200到5200年在墨西哥的 Tehuacán Val-

ley已被利用^[171]；不过，棉花是种皮上的毛，在植物学意义上，这不是真正的纤维（参看第七章）。大约在一万年前，美国犹他州沙漠地区居民已经知道如何提取植物纤维（可能是咀嚼植物的一些部分）和如何用它们做成绳子；纪元前9201年起的洞穴中已发现各种各样的绳子^[145,231]。一个由草夹竹桃（*Apocynum*）连结纤维制成的完全的绳袋或网子是大约纪元前5000年的。有证据说明，亚麻和大麻栽培作纤维已有4000或5000年了^[14,116]。

现在有44个不同的科可作为纤维的来源。普通商用纤维可分为纺织纤维与绳索纤维，前者包括亚麻（*Linum usitatissimum*）、黄麻（*Corchorus* spp.）、大麻（*Cannabis sativa*）和苧麻（*Boehmeria nivea*），后者包括剑麻（*Agave sisalana*）、虎尾兰（*Sansevieria* spp.）和新西兰麻（*Phormium tenax*）。大多数纤维的提取是用“沤麻”的方法。这由于细菌分解了细胞之间的中层，使纤维从周围的组织中分离。但这种作用的发生，组织要浸在水里相当长的时间。然后将沤好的茎晾干，用滚筒使纤维和其他组织分开。最后它们经过精梳、打麻、而装成包^[57]。

控制分化的因素

虽然植物纤维很重要，但是是什么控制它们或影响它们分化的，尚非常缺乏了解。不过，长时期以来就知道物理的应力可以刺激它们的发育。例如仙客郎瓜（*Cyclanthera*）的卷须，附着在支持物的卷须，就比同年龄而不附着的卷须有较多的纤维，而且纤维也有较厚的壁^[129]。大麻（*Cannabis sativa*）生长在灌溉良好的土壤的植株中，可看到有远为强韧的纤维。这些观察背后的生理因素则还需要再研究。要解答关于纤维的形成和发育上的许多问题，的确仍有待于探索。例如，什么

因素控制它们的分化(不是一种而是由几种不同的组织), 什么因素控制纤维的伸长, 什么因素影响它们的壁厚和强度。即使在人造纤维的时代, 许多植物纤维仍有经济上的重要性, 其中有些问题是经济上的问题, 而且可能也是农业生产上的问题。近年赤霉素(GA)对于纤维发育影响的研究, 用在探讨这些方面是一种很好的尝试, 可能有一些经济上的重要性。黄麻经过GA的处理, 每一植株的纤维的含量和百分率都增加^[229]; 被处理后的黄麻和大麻植株中, 单个纤维的长度和宽度都有相当大的增加, 并且有较厚的细胞壁^[15, 242]。一些植物经过GA处理后, 其组成商用纤维的纤维束长度可以增加四倍^[241]。不过, 正如这些有意义的结果所指出的, 在这个领域尚有很多地方需要研究。

第七章 表皮层

表皮层是植物初生生长时所有各部分最外面的细胞层。所以它直接和环境接触，并且也可以预想到它可由于各种环境因素的影响而有结构上的变化。因为表皮层细胞和环境有关系，及它们细胞之间常常发生明显的分化，所以这一组织已有许多的研究。表皮层的结构，Linsbauer^[166]已有全面的描述。

茎、叶和花各部分的表皮来自茎叶顶端分生组织的表面层(参看本书下册，第二章)。表皮层一般只有一层细胞，但是在少数植物，这层细胞可以平周分裂形成多层的复表皮。有些植物的气生根上，这种组织称为根被。有些植物，如桑科、胡椒科的叶子上也有复表皮。

根和茎叶的表皮层可以分化出各种各样的细胞。这二种器官上的表皮细胞可以从器官表面的某一角度上伸长，产生出毛。叶子和很多茎的表皮层上可以有气孔；有些植物并分化出木栓细胞和含有硅质的细胞。有些表皮细胞，或甚至于毛内，也可以含有结晶，例如榕(*Ficus*)表皮上的晶细胞，其中可形成钟乳体(图 3-10)。由于这些不同的结构都来自一单个细胞，并且(一般)在单层组织上，所以比较容易观察，表皮层已被用在细胞的分化及其控制因素的许多研究。至少在根、茎和叶表皮层的分化早期是非常相似的。

在植物的一生中，表皮层可以长存，或者有些植物可以进行次生生长，它也可在形成周皮以后，和里面的组织一起脱落。

根

许多有花植物根的表皮层上，有些细胞产生出根毛。根毛仅仅是表皮细胞的突起，此外，有些孤立的例子中可看到多细胞的根毛。

根端向后的短距离内(大约 100 微米)，所有的表皮细胞都可分裂，但是其中很少或看不到分化。在根端后面 100 到 275 微米之间，表皮细胞的分裂可能变得逐渐减少^[83]。

根毛最初是在根端后面相当短的距离上产生；这种距离，因不同种植物和同一种植物在不同的条件下而有变化。在有些植物，发生根毛的细胞叫做生毛细胞，它们在形态上和产生根毛的细胞不一样；而在另外有些植物，所有的表皮细胞形态上都一样，但是其中有一些形成根毛。细胞的长度和根毛突出的长度之间有明显的关系，最短的细胞发育出最长的根毛。这种根毛的突出生长，部分地说明了细胞生长方向的变化^[62,63]。

一般认为根毛的作用是增加植物的吸收表面。当然，有根毛的地方吸收可以大大地增强。不过近年已经指出，水分通过没有根毛的表皮层表面的流入速率与通过根毛区的一样，而且，实际上短根毛在吸收上比长的根毛更有效率^[209]。植物所需要满足的，或者只要真正有少量的根毛，或者只要它们表面区域的一部分，这样，根毛在生物学上的主要好处很可能是由于它们的侧向伸展，能够直接与不那样就无法碰上的水源接触^[209]。许多水生植物具有很发达的根毛，但是有的只有或主要当植物生长在土壤或泥里时才形成根毛^[61,284]，例如伊乐藻(*Elodea*)。伊乐藻(*Elodea*)当生长在完全黑暗的水中时产生出根毛，这种现象被认为是由于缺乏角

质层的缘故,如果生长在光照下,根上可见到角质层,这可能会对根毛的突起有机械的阻碍作用。另一方面,如果在培养液中通入 CO_2 气体,则可在见光的根上形成根毛,并且在表皮层上发育出脂肪层。不过,这不是真正的角质层, CO_2 阻止了脂肪的氧化形成角质层^[73]。

根毛的细胞壁上正常地覆盖着一层薄的角质层,而且表面上可能还有粘液^[74]。根毛的最顶端可能是合成纤维素的主要地方,然而用示踪同位素 ^{14}C 的研究说明,合成是在顶端后面大约 120 微米长度以后^[24]。电子显微镜术指出,表皮层的细胞壁由二部分组成: 里面染色深的区域和一非常宽的外层。根毛显然只表现里面区域的突起。根毛和其他的表皮层细胞都含有许多结合高尔基体的小泡; 这些小泡比起根里其他部分的细胞中含有的要大得多^[163]。

生毛细胞

有些植物,特别是许多禾草类,产生根毛的表皮细胞(生毛细胞)在各方面可和其他的表皮细胞不同。它们一般形状较小,具有浓厚的细胞质。水生植物马尿花 (*Hydrocharis morsus-ranae*) 的根上可以看到有趣的例子,它的生毛细胞由于浓厚的细胞质(图 7-1) 和其他特征,容易和邻近的表皮细胞区别。例如,生长在光照下的根,所有表皮层的细胞,除了生毛细胞以外,都有很发达而具有基粒的叶绿体,但在生毛细胞的叶绿体则逐渐回到原来的样子^[254]。在其他植物,例如白芥 (*Sinapis alba*), 某些纵向列的细胞产生根毛。生毛细胞的分化,包括组织化学的变化和细微结构,已有相当多的研究。

有些植物,包括禾草类,生毛细胞是先由细胞质分布不均匀的一个表皮层细胞不相等的分裂形成。细胞质先集中在细

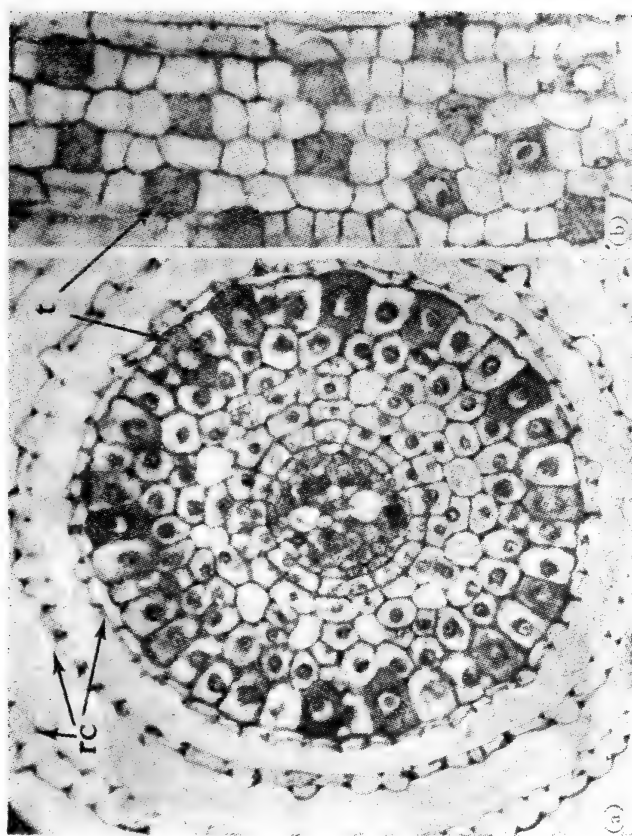


图 7-1 马尿花 (*Hydrocharis morsus-ranae*) 根表皮层上的生毛细胞 (t)。 (a) 根的横切面，表示有浓厚细胞质的生毛细胞，其中更有比附近表皮细胞更大的细胞核和核仁。并可看到三层根冠 (rc)。 × 200。 (b) 经过表皮层的纵向弦切面，表示浓厚细胞质的生毛细胞。 × 200。

胞的顶端(就是向着根尖的一端),后来细胞分裂,在这位置上形成一个小的细胞,和一个近基的较大细胞。Avers^[18]已指出有丝分裂本身是不对称的,并且也不只是在细胞的一端的不对称位置上的一种对称过程。因此在这些细胞中,不仅细胞质的分布,而且有丝分裂的形象本身也是不对称的。在各种眼子菜(*Potamogeton*)的根上观察到,生毛细胞可以在它们下面的组织中诱导形成短而细胞质浓厚的细胞。离开根尖的一些地方,其附近的细胞已不再有很多的分裂,但生毛细胞下面的细胞有相等的分裂,这种细胞再分裂,形成一行短而细胞质浓厚的细胞^[258]。

没有特殊的生毛细胞的植物,其细胞质大致是均匀地分布,接着也差不多有相等的细胞分裂^[224]。在不同条件下,分

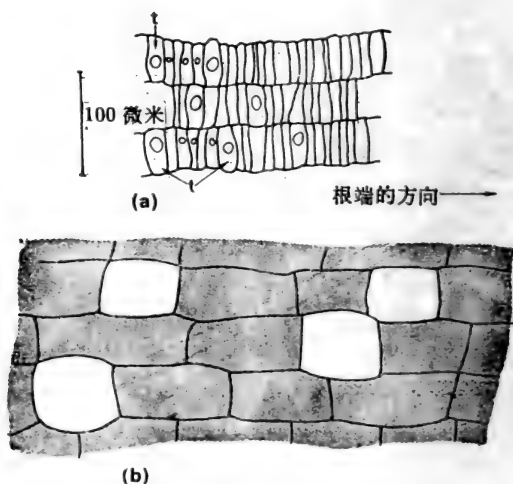


图 7-2 马尿花 (*Hydrocharis morsus-ranae*)根表皮层上的生毛细胞。(a) 靠近根的顶端。生毛细胞(t)比表皮层的其他细胞大,并具有较大的细胞核。(b) 稍离突起根毛的地方。一般的表皮细胞(加以点点)含有无数叶绿体;生毛细胞富于细胞质,但是用光学显微镜看不到含有质体。×155。

化成生毛细胞的细胞比例是相当地恒定，但是这些真正产生根毛的细胞数目则是不一定的^[284]。这可能是控制生毛细胞突起的因素和促使它们形成的因素，并不是一样的。当然，这在形态发生上是一种普遍的现象。在靠近根的顶端的区域，生毛细胞的生长速率比其他的表皮细胞的较慢^[63]；当生长时，生毛细胞和其他表皮细胞之间的大小关系可能改变（图 7-2）。

确定生毛细胞与一般表皮细胞之间存在着什么特殊的生理的和形态的差别，显然是重要的。用这种方法有可能发现影响或控制它们最终命运的重要因素。早期工作者认为在根内刺激根毛形成的物质有极性地移动，积聚在细胞的顶端（即远基的）^[224]。当然，现在已知道表皮层上生毛细胞和其他邻近细胞之间是存在着细胞核和细胞质的差异。随着这些讨论，那些在发育的表皮层上不产生根毛的细胞可以称之为无毛原始细胞，和生毛细胞或生毛原始细胞相对应。在马尿花(*Hydrocharis*)，生毛细胞的细胞核中的 DNA 含量可随着离开根尖的距离而增加，其数值可达到差不多比邻近细胞的 8 倍^[70]。在禾草类，具有特殊的生毛细胞，其核仁的体积，比其他表皮细胞的大(图 7-3)^[169,210]。在二种没有生毛细胞的植物中，产生根毛的细胞与无毛的细胞之间的核仁大小(虽然较不分明)也有不同^[210]。在还没有分化的较幼小的表皮细胞中也能够看出核仁大小的差别。近年的观察也指出，没有特殊的生毛细胞的禾草类，形成根毛的细胞比邻近它们的无毛细胞，不仅有较大的核仁，而且有较集中的蛋白质体^[211]。因此在具有不同命运的细胞之间，即使形态学上的差别还不明显，而细胞学上则已可以看出它们的差别。

在梯牧草(*Phleum*)离根端 150 到 300 微米之间的生毛细胞中可看到染色很深的 RNA 和核糖核朊(核糖核蛋白

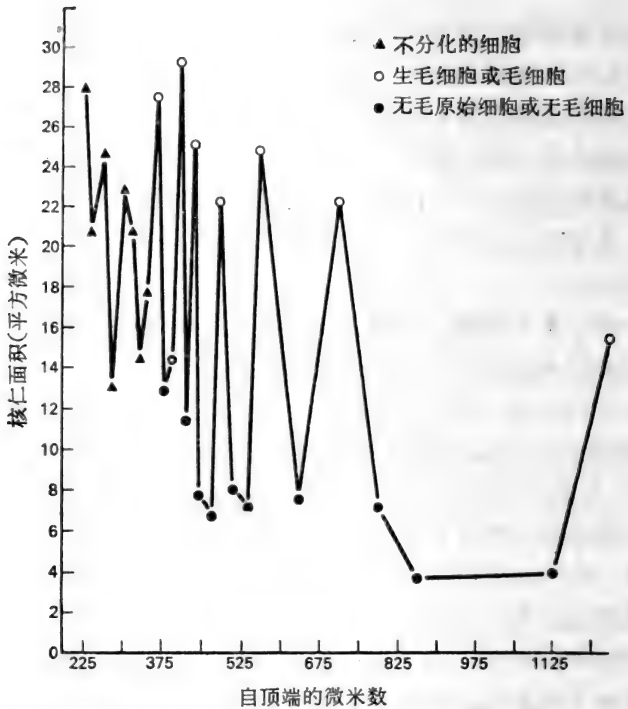


图 7-3 在苇状羊茅 (*Festuca arundinacea*) 根的表皮层上按顺序形成一行 26 个细胞的核仁面积。根用醋酸洋红染色。

质)^[169]。生毛细胞也是一些酶的特异活动的地点。用对某些酶有特殊反应的染色方法，可以确定特殊组织的细胞中的酶的相对分布，这是研究分化相当有价值的一种技术。应用这种技术发现在分化早期，生毛细胞中都有高水平的细胞色素氧化酶和酸性磷酸酶(图 7-4)^[16,19]。狐茅类禾草的根上有生毛细胞，其中有强烈的酸性磷酸酶活动，并且可看到无毛的原始细胞在完全发育以前，它们就丧失了这种活动。黍类禾草没有特殊的生毛细胞，在分化的时候，看不到磷酸酶不活动的细胞^[19]。

最近禾草类根的表皮细胞酶活性的研究显示出更多的复杂性。现在看起来，无毛或生毛原始细胞酶的活动（如磷酸酶），决定于这些细胞在根上的位置。在根端 100 微米以内的细胞，很少分化；在离根端 100—200 微米的地方，无毛原始细胞一般现出磷酸酶的活动，而生毛细胞则没有；在离根端大约 200—300 微米的生毛细胞一般是活跃的，而无毛原始细胞则不活动^[72]。因此，似乎是在将来生毛的原始细胞与无毛细胞之间的差别有重叠，根上分化的总体梯度的产生有其他的影响。这也有可能在一些方面和下面组织的不断分化有关系，当然，这在向基方向上进行得十分迅速的。如在第二章中讨论的，在特殊区域，下面组织的性质可能影响到上面层的分化。

在解释生毛细胞与无毛原始细胞中酶活动的这些有意义的观察时，一般是更多正面地强调生毛细胞所发生的变化。例如，有人认为根毛的形成可能必须有某些酶的高水平。但是，本作者对这些观察认为乃是磷酸酶活动的丧失（或者一些其他变化，这是一种征象），限制了根毛的发育潜能，则可能是重要的。对分化的表皮层细胞的细微结构观察^[18]（这象是不容易解释的），也同这种观点不矛盾的：就是，发育潜能的



图 7-4 经过组织化学处理，表示 5-核甙酸酶在梯牧草 (*Phleum*) 根表皮细胞上的活动。活动的生毛细胞(染色深的)和不活动的无毛原始细胞交替排列。× 200。

限制，在分化上可能至少和获得诸如高度酶活动的正面特征一样重要。即使在所有发生生毛细胞都能够产生根毛的植物中，也可以认为这是可能的；它们在这种发育早期也都是有丰富的酶的。当分化时，一些细胞表现出较少酶活动，并且也丧失了形成毛的能力。

在有些植物的根上，生毛细胞在纵切面上并不和无毛原始细胞交替排列，而是整个纵行都形成生毛细胞，另一些纵行则由无毛原始细胞组成。这样，生毛细胞可能和下面的组织有特殊的空间关系。例如，在白芥 (*Sinapis alba*) 的根上，生毛细胞随着皮层细胞的垂周壁的辐射行，排列成行，并且夹在胞间隙的中间(图 7-5)。由于这种空间关系，从维管柱和仍有分生能力和浓厚原生质的皮层的内层运输到生毛细胞的物质，显然与到其他表皮细胞的不同。有些作者^[62]主张物质经过皮层的胞间隙运输到生毛细胞比起其他表皮层细胞经过皮层细胞的，更为容易；而其他作者则认为，事实上生毛细胞和根的中央组织在生理上是有点分离的。用切割方法将表皮层和里面组织分开的试验结果，支持了后一种意见；经过切割处理，在正确的营养下，所有分离的表皮层细胞，都能产生出根毛(图 7-5d)^[40]。有些植物根的中央区域有一种抑制剂，可能

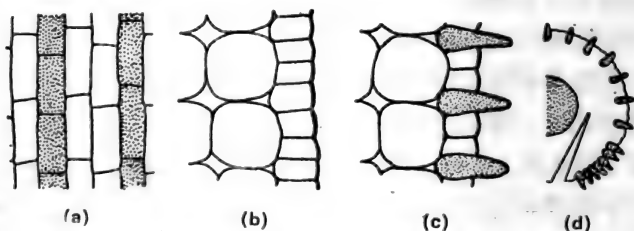


图 7-5 生毛细胞。(a) 一些双子叶植物根的表皮层上生毛细胞(加点的)和普通细胞的分布。(b) 横切面表示分化以前的部分表皮层和皮层。(c) 突出的根毛的位置。(d) 维管柱和表皮层之间切割的影响。所有表皮细胞都形成根毛。

径向地经过皮层运输到表皮层，而潜伏的生毛细胞可能由于它们的位置优点避开了它的影响。这样的解释，重又强调那些不能产生出根毛的细胞所发生的限制变化的重要性。

气生的部分

植物气生部分的表皮层由大致成管状的细胞或垂周壁(和表面成直角)非常弯曲的细胞组成(图7-6)。在叶子上，下表皮层的细胞比起上表皮层的细胞更多弯曲。普通很少或没有胞间隙。在光合作用器官，如叶子和幼茎，表皮层细胞，

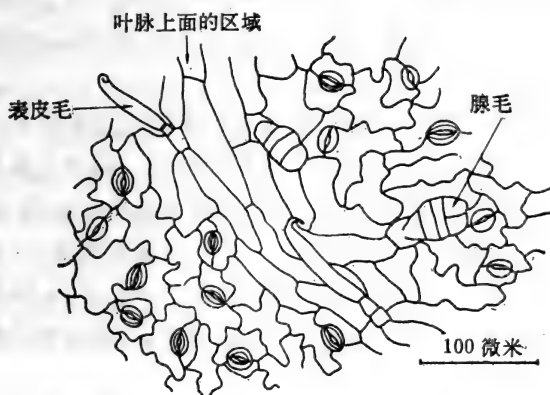


图 7-6 菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 叶子的下表皮层，表示二种表皮毛，稍突起的气孔的保卫细胞和弯曲的表皮细胞(叶脉上的例外)。×155。

除了气孔的保卫细胞，一般没有完全发育的叶绿体。保卫细胞是围绕着小孔的一对细胞；表皮层上由这些小孔发生连水蒸气运动在内的气体交换。表皮层细胞常常是薄壁的，但是在有些植物，特别是裸子植物，可以是厚壁的，而且甚至于木质化。表皮层细胞中还可以有色素，例如花色甙。

角 质 层

这往往形成一层脂肪性物质(角质)沉积在表皮细胞壁的表面。这种物质是不透水的,可以有保护的作用。当角质层变得相当厚时,在不同层次上,它的化学性质(至少比例上)常有变化,并可能包括角质和蜡质。最里面一层可能没有角质,而最外层则可能缺乏纤维素,夹在中间的区域这种物质成各种比例^[238]。角质层非常能够抵抗微生物的侵袭。所以,它为生活的植物提供了一些保护,这可能主要是机械的抵抗病原体的感染;在植物化石上,角质层抵抗了腐烂而很好地保存了下来。它可以存留着千万年,并且很容易从化石上分离下来加以研究;这样,常常可用这种方法很成功地鉴定出化石植物^[133]。

特殊的角质层式样常常保持着下面表皮层的许多结构特征,例如气孔和毛的类型,以及它们的分布。这种可能不仅在鉴定化石上有用,而且在鉴定植物碎屑上也是必需的,例如生药学、法医学和动物营养的研究。在一个调查研究中,在丘陵绵羊的胃和粪便里,可以从角质层的碎片上鉴定出 16 种吃进去的植物,而其他部分则已被完全消化了,或者也已难辨认了^[177]。

许多植物的角质层的表面还沉积有明显的蜡质。这种蜡质在有些水果(例如葡萄)和一些叶子上形成“白霜”。蜡质在电子显微镜下可看到形成许多突起和皱折;这可用碳模技术来研究表皮层表面上复杂的蜡质式样。这种技术主要是依靠造模材料,例如碳,沉积在标本上,使不易透过电子。然后除去由电子透明薄膜组成的造模,在电子显微镜下观察。不同植物的蜡质式样不一样,并且同一植物内,在不同条件下也有一些变化。叶子发育的早期,蜡质就明显地形成,后来一直保

持；蜡质上的突起，当其密度和高度达到相当一致以后，就相对地保持不变^[149]。蜡质由细胞分泌出来以后，如何到达表面，意见不一。有些工作者认为表皮细胞的外壁上有无数的胞间连丝，称为外连丝^[118]；而另外一些工作者则并没有发现可以渗出蜡质的任何样子的小孔^[149,214]。根据近年用电子显微镜术中的冷冻蚀剂技术研究，重又认为蜡质是通过显微管道而运输的^[130]。

表皮层表面上这些蜡质的式样是非常的重要，它们影响到表面能够受湿的程度。表面有蜡质比光滑的角质层更能抵抗喷雾(药)使湿等等^[214]。因此，植物对去草剂敏感的程度，或对杀菌剂的有效性，就要看这种表面蜡质发育的多少；去草剂的选择作用部分地要看不同植物表面蜡质的数量。蜡质的发育是受光照的影响，在强光下就较为发育。并已看到，生长较慢的植物可形成较厚的蜡质层^[149]。所以各种环境因素能够影响蜡质的形成，由此影响到各种喷雾处理。

植物形成的蜡质，如果产生足够的数量，可以有经济用途。沉积在蜡棕(*Copernicia cerifera*)叶子上的蜡质称为加洛巴蜡，是用来制造留声机片及其他上光剂。但从50片大的棕榈叶子上只能得到6英两的蜡^[22]。

表 皮 毛

表皮毛由表皮细胞突起形成。植物的表皮毛已由Uphof^[261]加以详细地描述。它们形成在植物的所有部分，包括花药[例如紫露草(*Tradescantia*)]和种子[例如棉花(*Gossypium*)](图7-7)。表皮毛可以有细胞分裂，变成多细胞毛，或者仍是单细胞毛。多细胞毛可由一行或多行细胞组成。表皮毛有时分成具有分泌作用的腺毛和没有分泌作用的覆盖毛。鳞状毛由一般着生在短柄上的细胞组成盘状。某些叶

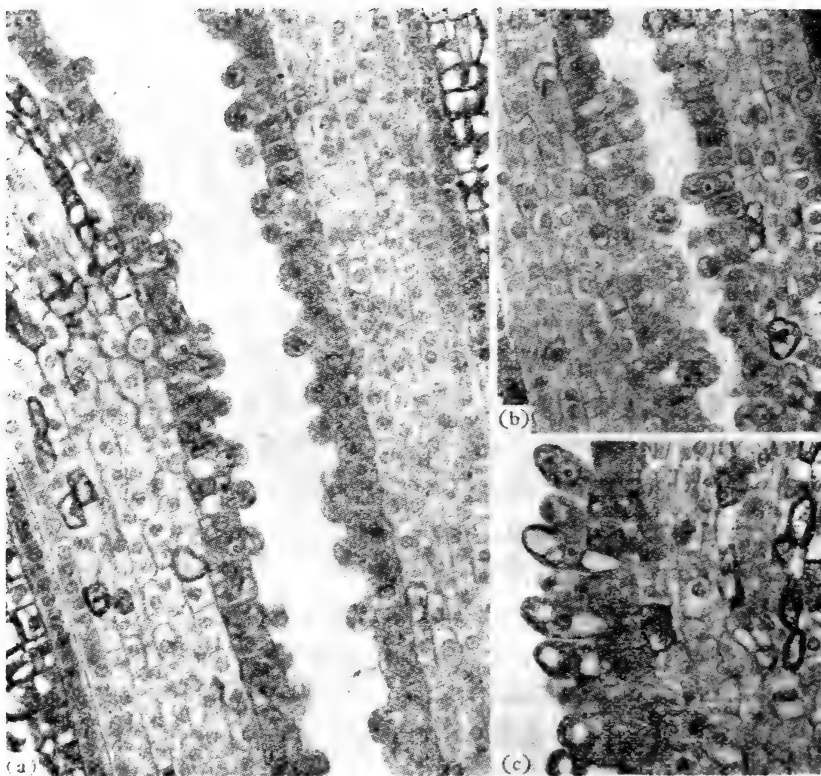


图 7-7 棉花 (*Gossypium hirsutum*) 发育的幼小胚珠的横切面，表示种皮上单细胞毛（棉纤维）的早期发育。在(a)和(b)，可看到子房内二个相邻胚珠的边缘。(a)非常幼小时期，毛刚长出；(b)稍后时期；(c)后期，毛变得液泡化。×300。

子，例如木犀榄 (*Olea*)、沙棘 (*Hippophaë*)，在远轴面上浓密地覆盖着鳞状毛。鳞状毛显然是由单个细胞发生。覆盖毛可成簇生的，如金缕梅 (*Hamamelis*) 叶上的，或者它们可成复杂的分枝结构，如在毛蕊花 (*Verbascum*) (图 7-8)。许多花瓣的表皮细胞具有小的毛状突起，称为乳头状突起。

不论单细胞或多细胞的毛都可以具腺的。在这些毛中有

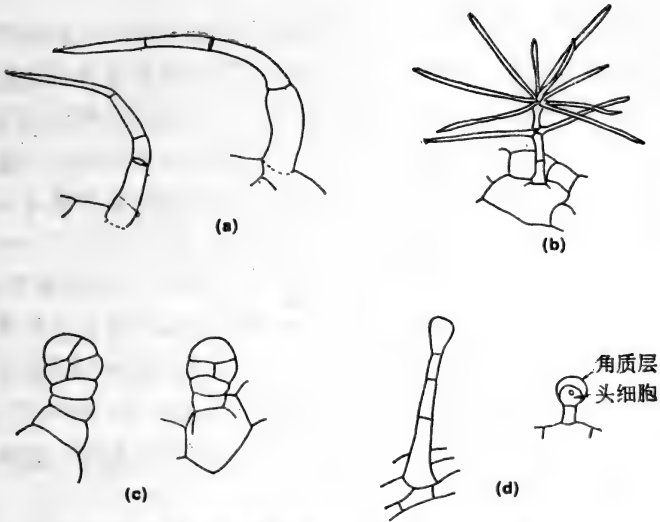


图 7-8 覆盖的和具腺的表皮毛。(a) 番茄 (*Lycopersicon*) 叶子上单列的覆盖毛。(b) 毛蕊花 (*Verbascum*) 叶子上分枝的覆盖毛。(c) 南瓜 (*Cucurbita*) 叶子上, 头具多细胞的腺毛。(d) 天竺葵 (*Pelargonium*) 叶子上, 头具单细胞的腺毛。(a) (b) 和 (d) $\times 115$ 。(c) $\times 180$ 。

一个柄和一个头, 头是分泌的地方。头的细胞覆盖着角质层状的结构, 而分泌物则积聚在细胞与角质层之间所形成的囊中 (图 7-8 d)。油类、树脂类和樟脑类可以是这种方式分泌的。胡椒薄荷 (*Mentha piperita*) 具有这种类型的表皮毛; 它们在叶子发育的早期时形成^[138]。

大多数表皮毛的细胞壁常是薄的和具纤维素的, 但是有些毛具有木质化的细胞壁, 例如马钱子 (*Strychnos nuxvomica*) 种皮上的毛, 是马钱子碱的来源。棉花 (*Gossypium*) 种皮上的单细胞毛是有纤维素的, 是棉花的来源, 有非常大的经济价值。这种毛的发育早期可看到种皮上稍有突起 (图 7-7), 但是在有些品种, 到最后可以长到两英寸长。这些毛差不多已为人类利用了 7000 或 8000 年了, 而用棉花织成布也早在

纪元前 900—200 年^[171]。在美洲和非洲有些地方，种植棉花是一种重要工业。英国兰开夏的潮湿气候特别适合棉花的纺纱，兰开夏的这—大工业区的经济多年来是依赖制造纺织品。兰开夏的棉花工业建立在十五和十六世纪，直到较近年碰到人造纤维的严重竞争以前都很繁荣。这种植物结构在工业上和经济上的重要性不需要再加以强调了。制取木棉 (kapok) 的吉贝 (*Ceiba pentandra*) 种皮上的毛在商业上也是重要的。

表皮毛是植物种的一种特征，可能有分类学上的重要性。例如杜鹃花 (*Rhododendron*)^[64] 和木犀科的许多种，至少在某种程度上，可用它们的表皮毛进行鉴定。Carlquist^[48] 已强调了植物所有的表皮毛在分类学工作上的重要性；他称之为植物的“表皮毛补体”。

植物无腺的表皮毛的作用是不清楚的，不过常常认为它们是保护的和可以防止下面水分的丧失。这种观点可能是由于在干旱地方生长的植物多具有表皮毛的缘故。关于这方面，有些最近的工作是重要的。如果分离的豌豆茎段上生长的腋芽，用生长素抑制以后，然后特别将这种抑制部分地解除以后，这样，芽中的叶子上明显地发生出二类表皮毛。如果用激动素处理，使芽的抑制较完全地解除，芽上就没有表皮毛。而且，在限制水分供给的条件下已生长 30 天的完整的黄化植物的芽上可形成大量的表皮毛。在各种其他的例子中发现，豌豆叶子上表皮毛的发育与一些不完全的蒸腾流相结合，有时候可由于向基和向顶分化的木质部之间不完全的连接，或者这种组织的部分破坏所引起^[233]。这些观察更有意义的是，这类毛一般并不是在豌豆叶子上看到的。这些发现似乎说明表皮毛可以由于一些水分的不足形成 [不过它们也在水生植物上发生 (图 10-1)，这就无法完全解释]，事实上它们保护植物避免水分的丧失是否是很重要，仍难肯定。许多植物结构的作

用,常在许多年以前就提出来而一直引用到现在,仍是不完全了解的,应该用现代的方法加以进一步的研究。有时候是显示了不同种类的关系,恰如这个例子,在水分供应的限制和表皮毛的发生之间象有因果关系,而不是作用关系。在这方面是一个非常需要进一步观察和试验的领域。

气 孔

气孔大多在植物的气生部分,而在叶子和幼茎上最多。气孔由一孔围绕着二个**保卫细胞**组成。靠近保卫细胞的表皮细胞,在大小和排列上,常和其余的表皮细胞不同;这些细胞称为**副卫细胞**。气孔和副卫细胞一起有时候总称为气孔复体。至少在禾草类,副卫细胞和保卫细胞之间有一缺乏胞间连丝或纹孔的薄壁^[39]。保卫细胞一般含有叶绿体,不过电子显微镜术指出,这些叶绿体含有比叶肉细胞中的叶绿体较少而且组成较差的层膜,这很象正常叶绿体发育的早期阶段^[39]。然而,这是具有叶绿素,并且在保卫细胞中显然有活跃的同化作用^[289]。有些植物的保卫细胞也可以由于缺乏色素或结晶,或蛋白质体,而和表皮层上的其他细胞不同^[293]。大多数双子叶植物的保卫细胞有点象肾脏形,具有厚壁或角质层的局部隆起或突起。许多单子叶植物它们是成哑铃形,具有厚壁和狭胞腔的狭窄中央区域(图 7-9)。这种厚壁区域被认为在气孔的开闭机制上有重要性,这当然有很大的作用上的重要性;这种保卫细胞象是气球一边贴上狭带^[293],胀气时,这种结构壁较薄(或者没有狭带)的二端就膨胀,这种膨胀的结果中央区域的厚壁(贴狭带)就向内凹入。当二个相邻的细胞这样作用时,就引起了中央厚壁区域中间小孔的开放。

叶子上的气孔可以在二面,或者只在一面。在大多数中生植物(就是这些在温带而有适当水分供应的植物)往往在远

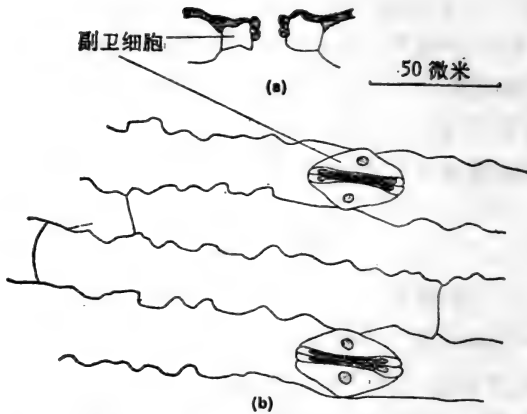


图 7-9 玉米 (*Zea mays*) 的气孔。(a) 叶子的横切面，表示增厚的保卫细胞和副卫细胞。(b) 叶子的平皮切面，表示保卫细胞、副卫细胞和其他表皮细胞的表面观。保卫细胞的细胞核(加点)经过细胞的狭窄部分非常伸长。厚壁的地方已加点。×345。

轴面上气孔较多。水生植物可以没有气孔，或者在漂浮的叶子上则只限于上面或近轴面。在许多旱生植物（就是水分供应一般受限制的植物）气孔可以深陷在其他表皮细胞水平下面，或者只在叶表面的沟缝或腔室里。大多数平行脉的叶子上，气孔也与叶子的长轴形成自顶端到基部的平行行列；在大多数网状脉的叶子上，它们则分散在叶表面，并且在已有的气孔之间可以形成新的气孔。通常所说的气孔指数的数值是容易计算的：

$$\text{气孔指数} = \frac{\text{气孔的数目}}{\text{气孔的数目} + \text{表皮细胞的数目}} \times 100$$

这里的气孔的数目和普通表皮细胞的数目是在一个单位面积上计算。在任何一特定植物中，这种数值是相当恒定的，在很大程度上只受湿度的影响。气孔的大小和频率也受植物的多倍性程度所左右^[213]。多倍体植物的气孔较大，但是在叶

子的单位面积上的频率较小。

前面所述说明保卫细胞是一些异细胞，很多方面和周围的表皮细胞不一样。不仅在发育的叶片上，而且在茎和叶柄上也可看到保卫细胞的母细胞或原始细胞的特质^[152,180]。例如在杨 (*Populus*) 的发育叶柄上，保卫细胞的母细胞表现出合成淀粉的能力，并且在发育早期还有其他特征^[180]。

双子叶植物的气孔可以由一个表皮细胞分裂形成斜向壁发生^[198]。这种分裂的结果，较小的细胞的作用是保卫细胞的母细胞。许多单子叶植物的保卫细胞母细胞是由表皮细胞不对称的分裂形成；这过程和根的表皮层上有些表皮毛的形成相似。最初发生细胞质有差别地分布，细胞质积聚在细胞的顶端或远基端。接着细胞不对称地分裂；远基端小而细胞质浓厚的细胞有保卫细胞母细胞的作用^[41,43]。在禾草类的叶子^[243]和茎上^[152]这样形成的小的异细胞可能生成一个毛、一对保卫细胞、或一个硅质细胞加上一个栓质(木栓)细胞；它的最后的发育，至少部分地要看它在表皮层上的位置。由于它们最后会产生不同的结局，所以这些小细胞在分化的研究上是非常地重要。

有些单子叶植物的保卫细胞母细胞诱导邻近的表皮细胞分裂，这可能部分地由于现出了渗透梯度。由这些诱导邻近的表皮细胞不对称的分裂产生出来的小细胞组成了副卫细胞^[244,246]。副卫细胞形成以后，保卫细胞母细胞由胞壁与叶子长轴平行的分裂形成二个保卫细胞。温度的变化在保卫细胞母细胞的分裂上与诱导有丝分裂先形成副卫细胞上，都会有差别影响，这说明这些是非常特殊的过程^[6]。

气孔上的试验

为了竭力想发现控制气孔的形成和分布的因素，已进行

了许多试验。Bünning 和 Biegert^[43]指出,洋葱(*Allium cepa*)叶子的表皮细胞离心以后,原来细胞质正常积聚在细胞的顶极和细胞核移向顶极都发生了改变,反而在基极(近基的)形成原始细胞状的细胞(图 7-10)。不过,这并不产生保卫细胞。

这种试验打乱了分化的细胞中细胞质的分布。处理影响了细胞核也提供了一些值得注意的结果。例如,大麦的幼苗用干扰纺锤体形成的 2-巯基乙醇(2-mercaptoethanol)处理,大多数气孔的一个副卫细胞消失^[246]。这种物质暂时阻断了有丝分裂,后来恢复生长,有些保卫细胞母细胞由胞壁和叶子的长轴垂直分裂(就是和正常分裂成直角)。简单地除去植物秆叶的叶鞘,不必进一步处理,就可以得到同样的结果。除去叶子引起一时期的不活动以后,这些叶子的保卫细胞母细胞可再有有丝分裂;差不多有 88% 的这种有丝分裂产生出和叶子长轴排列成直角的不正常的保卫细胞^[243]。这些处理的普遍影响是暂时地延迟开始有丝分裂和往往缺少副卫细胞,以及保卫细胞母细胞的重新定向。保卫细胞母细胞在有丝分裂以前,合成 DNA 和 RNA 都很活跃^[247]。

Bünning 和 Sagromsky^[44]对各种双子叶植物叶子的研究说明,用碱处理发育的叶子促进了气孔的形成,反之用酸处理则抑制了气孔的形成。用一半幼叶进行处理,而另一半则不处理而作为对照。用激素吲哚乙酸处理,促进了细胞分裂,但是抑制了气孔的形成,可以认为这种由气孔产生的物质及其他分生活动中心可能或可能象其他同样的结构形成,抑制了紧靠它们附近细胞活动的正常机制(参看第二章)。损伤叶子也抑制了受伤处附近的气孔发育。也试用了生长组织的提取液进行处理。例如在可可(*Theobroma cacao*)的叶子涂上形成气孔的幼荚组织糊时,叶子上的气孔发育就完全被抑

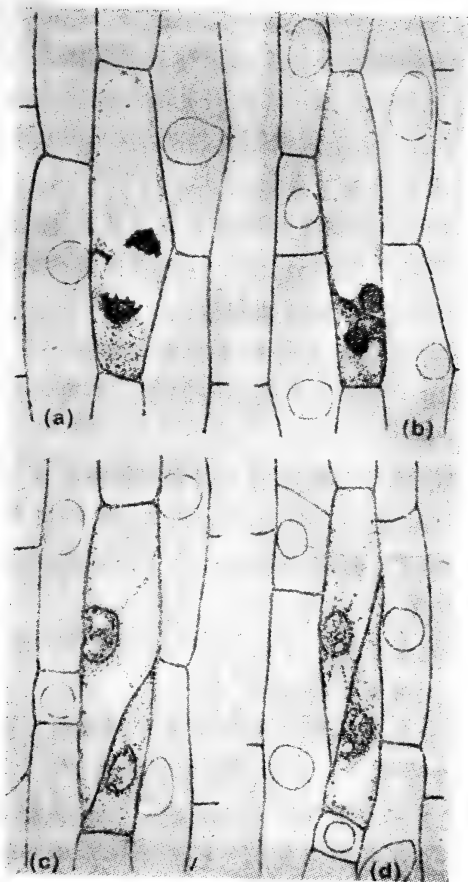


图 7-10 洋葱 (*Allium cepa*) 中，离心对气孔发育的影响。显然在基细胞极上形成了气孔母细胞。(a) 离心以后核纺锤体的移位。(b) 离心 3 小时以后，在细胞的基部形成细胞壁。(c) 离心 12 小时时，向着基部形成细胞突出。(d) 离心 24 小时时，同上情况。

制^[44]。这类试验似乎值得用现代更精细的技术加以探索。

气孔的类型

大多数植物围绕着气孔的副卫细胞的数目和排列是比较

恒定的。按照这些排列,对气孔已有各种分类的方法,有时这对分类学家有用处。不是所有在叶子上的气孔都纯粹是一种类型,而是需要试验相当多的气孔数目来决定最占优势的类型。早期的分类方法是只根据成熟的结构,但是现在认为气孔发育的个体发育研究是重要的。

Solereder^[232]描述了四种类型的气孔复体,这些都特别存在于双子叶植物的某些科,所以他就以科来命名,就是:毛茛科型、十字花科型、茜草科型和石竹科型。这些类型, Metcalfe and Chalk^[179]提出更好的描述名词如下:

无规则型: 围绕气孔的细胞的数目不定,并且和其他表皮细胞一样(图 7-11 a)。

不等细胞型: 一般有三个副卫细胞围绕着气孔,一个细胞比其他二个细胞远远较小或者较大(图 7-11 b)。

横列细胞型: 围绕气孔的二个副卫细胞的共同壁和保卫细胞成直角(图 7-11 c)。

平列细胞型: 有一个或几个(常是二个)副卫细胞,它们的长轴与保卫细胞平行(图 7-11 d)。

除了这些类型以外,有时还可看到其他二种类型:**环状辐射型**,四个或更多的副卫细胞辐射状地伸向气孔;**环状围绕型**,四个或更多的副卫细胞排列成一窄环围绕着气孔^[238]。这种分类的方法并不考虑到气孔的个体发生,而已知道各种各样的类型可能通过不同的发育途径。当个体发育时有比较小的异常情况,例如较少的有丝分裂或细胞壁的位置略有不同,就有可能在同一叶子上形成不同的气孔类型^[197]。因此,近年根据个体发育提出了一种新的类型分类^[196]。气孔被分成下面一些类型:

中源型: 副卫细胞和保卫细胞有共同来源,象保卫细胞一样,都由同一分生活动中心发育。

周源型：副卫细胞和保卫细胞没有共同的来源，而是围绕着分裂形成保卫细胞的分生活动中心的细胞形成。

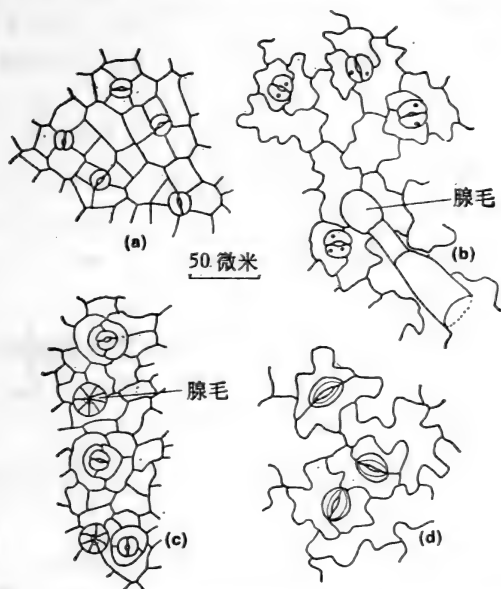


图 7-11 双子叶植物的气孔类型。(a) 无规则型，没有特别的副卫细胞，南瓜 (*Cucurbita*)。 (b) 不等细胞型，具有三个副卫细胞，一个比其他二个较大或较小，矮牵牛 (*Petunia*)。 (c) 横列细胞型，具有二个副卫细胞，它们的共同壁和保卫细胞成直角，水蓑衣 (*Hygrophila*)。 (d) 平行细胞型，具有二个副卫细胞，它们的长轴与保卫细胞平行，菜豆 (*Phaseolus*)。 × 180。

中周型：至少有一个副卫细胞和保卫细胞有共同的来源，但是其他的副卫细胞则不是这样。

中源型气孔和 Florin^[109]描述裸子植物中的复唇型气孔相等，周源型气孔和单唇型气孔相等，但是这种复唇型和单唇型，在个体发育意义上，现在并没有广泛地应用。显然，按照只是观察成长的材料(大多数蜡叶标本上所看到的)这种方

式是不大可能来分类气孔的。

这些是用于双子叶植物气孔的分类方法。近年在单子叶植物上也看到四类气孔复体。这四类中的二类具有四个或更多的副卫细胞，另一类具有二个副卫细胞，而第四类则没有和其他表皮细胞不同的副卫细胞(图 7-12)。气孔复体的类型和

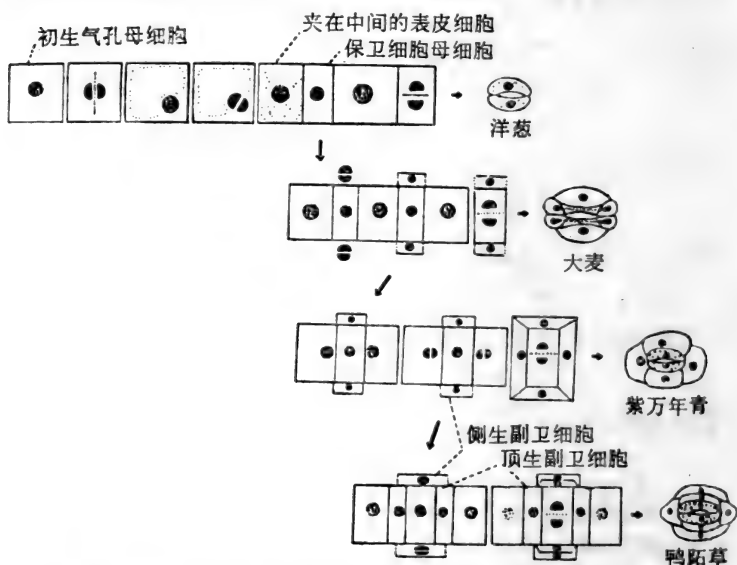


图 7-12 单子叶植物的气孔类型。在洋葱 (*Allium*)、大麦 (*Hordeum*)、紫万年青 (*Rhoeo*) 和鸭跖草 (*Commelina*) 上看到保卫细胞和副卫细胞形成的方式与它们之间最后的位置关系。

其他各种特征之间有一些相关关系，其中包括萌发的类型、成熟植物的生长习性以及它的地理分布。具有许多副卫细胞的类型，被认为是最原始的^[245]。

第八章 木 质 部

植物的维管系统由木质部（输导水分的组织）和韧皮部（输导食物的组织）组成。对于生长，水分和食物的适当供应显然是根本不可缺少的，这可清楚说明植物体内的维管系统在机能上是非常地重要。维管组织的存在，可将高等植物与一些较原始而缺乏相应输导组织的植物类群分开。木质部的许多组成都是硬而厚壁的，因此，在化石材料中，一般比软壁的韧皮部保存得更好。所以木质部的系统演化就比较韧皮部的要清楚。还有其他的一些理由，木质部比韧皮部容易研究；这里将首先加以讨论。

许多商业上非常有价值的硬材和软材，就是各由双子叶植物和裸子植物的次生木质部组成（参看本书下册，第四章）。木材不仅用在各种建筑，而且是造纸的原料。仅在美国每年就制造了 2500 万吨的纸张和纸板^[22]。所以木质部是象植物机能上非常重要一样，在国民经济上也是相当的重要。

起 源

植物初生生长时，木质部从位在生长的根端或结合叶原基的茎端下面的原形成层中分化。原形成层是一些分生的，细胞质浓厚而在所处的器官纵切面上延长的细胞组成。由这种组织分化初生木质部和韧皮部，将在本书下册第二章和第三章中叙述。初生木质部中最早分化成熟的是原生木质部；稍后成熟的是后生木质部。在能进行次生生长的植物，如大多数裸子植物和双子叶植物，维管形成层产生出次生木质部。

植物的各种不同器官上所分化出的木质部和韧皮部的分子的式样也不一样。这些器官的维管组织的分化与其控制因素，将在本书下册讨论。

木质部的分子

木质部是一种复杂的组织，由输导分子或管状分子、纤维和薄壁组织组成。木质部纤维是末端尖锐的伸长分子，并认为由管胞所演化。在同一种植物中，它们一般比管胞有较厚的壁和可能有较小边缘的纹孔^[91]。近年有证据^[106,107]提出木纤维可以保持生活的原生质体长达20年，不过，一般认为它们不是活的分子。这似乎应该从比较多的植物上作木质部纤维的进一步研究。在纤维和管胞之间可能有过渡类型。初生木质部和次生木质部中都有生活的薄壁组织细胞。它们可能含有淀粉或结晶，具有储藏的功能，后来它们也可以变成木质化。

管状分子有二类：管胞和导管分子。这两类都是厚壁的伸长细胞，并且成熟时常常没有生活的内物。一直到细胞壁木质化的时候还可能看出细胞内物。次生壁有各种式样的加厚，而一般变成木质化。管胞由单个细胞发生，末端尖锐而正常伸长，并且是无穿孔的（就是初生壁是连续的），纹孔区域有纹孔膜。所有维管植物的类群都有管胞，而且大多数蕨类植物和裸子植物的管状分子只由管胞组成（图8-1）。

相对的，导管分子是有穿孔的分子，纵向地联成细胞行列，经过穿孔连结在一起。这些细胞链就是导管，并且可以从二个细胞到相当长，也许有几英尺。关于导管的长度还需要更多的调查。初生木质部和次生木质部的导管各由原形成层和形成层细胞所形成。差不多所有被子植物的木材中都有导管；例外的是一般认为比较原始的毛茛目的某些植物，它们具

有差不多全由管胞组成而非常均匀一致的木材。大多数裸子植物和蕨类植物的木材缺乏导管。在生长的早期阶段分化出的木质部分子就是原生木质部分子，一般具有薄的初生壁，上面沉积着环状或螺旋状的次生壁加厚。这些环状的或螺旋状的木质部分子(图 8-2 a,b)是可伸长的，并且往往在它们的器官伸长时变得非常拉长。在这过程中，原来由次生壁组

成的环或螺旋变成分得很开。后生木质部或次生木质部后来形成的分子中就有较广泛的次生壁；这些是网状分子或纹孔分子(图 8-2 c,d)。近年从 1350 种被子植物的初生木质部的比较研究指出，这些后来成熟的分子，事实上由于在已有的螺旋之间再加上次生壁物质的沉积，从个体发育上看，这是螺旋分子所衍生的。Bierhorst 和 Zamora^[26] 解释管状分子的次生壁系统，包含了第一级构架(螺旋系统)和第二级构架(在螺旋之间加上次生壁的沉积)。这些作者认为这些分子只是在茎的某些节间的一些维管束中，所以能看到的发育中间阶段的分子是比较的不常见。不过，偶然地在单个迅速伸长的分子上，可以看到次生壁的所有发育阶段。依照管状分子发育的这种观点，可以认为环状的和螺旋状的分子是一种发育被阻断的幼期形态类型。有必要值得考虑的是为什么第二级构架却只沉积在后来成熟的分子上。已知道曝光可以促进次生壁

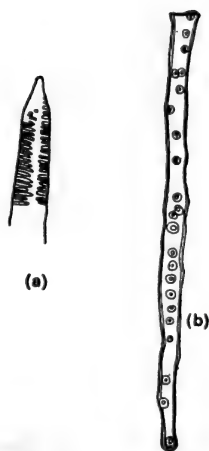


图 8-1 管胞。(a) 水龙骨 (*Polypodium*) 管胞的一部分表示梯状纹孔式。×180。
(b) 松 (*Pinus*) 的管胞，表示圆形的具缘纹孔。×115。

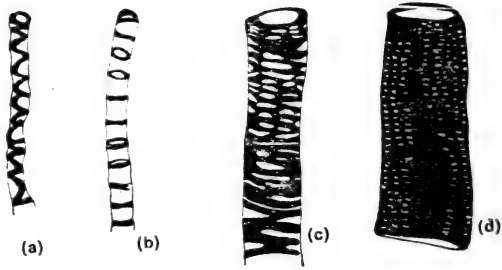


图 8-2 菜豆 (*Phaseolus*) 初生木质部中的导管分子, 表示次生壁加厚的各种类型。(a) 螺旋状加厚。(b) 环状加厚。(c) 部分具纹孔的和部分网状的加厚。(d) 具纹孔的加厚。次生壁用黑色表示。(a)—(c) 只表示一部分导管分子。(a)—(d) $\times 240$ 。

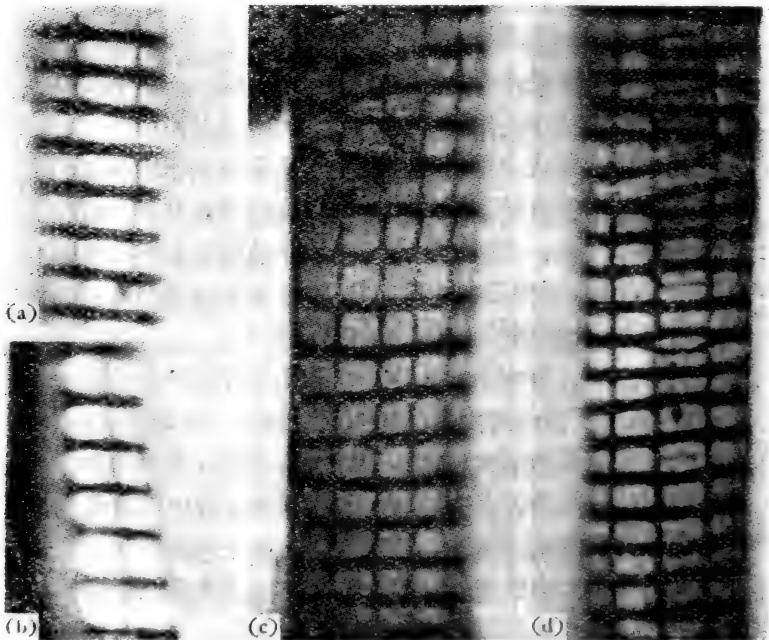


图 8-3 水竹叶 (*Aneilema vitiense*) (鸭跖草科) 后生木质部的一部分, 表示壁加厚时的初级构架和陆续形成的次级构架。 $\times 650$ 。

的沉积^[122,239],但是其中的机制则还没有充分了解。

在鸭跖草科的许多属植物上,第二级构架的发育可以看得特别清楚^[26]。后生木质部分子可能是螺旋的或环状的;初级构架的这些加厚,由一种非常均匀一致的垂直线系统(正在发育的第二级构架)互相联结在一起(图 8-3)。这些垂直线它们本身由于横向线或第二级构架薄片而可偶尔互相联结(图 8-3 d)。

穿 孔 板

导管分子的细胞壁上面有孔或穿孔的区域称为穿孔板。这些穿孔板一般位在末端,但是也可在近末端或侧生的;这种穿孔可以是一个孔的**单穿孔**(图 8-4 c),或者不只一个孔的复

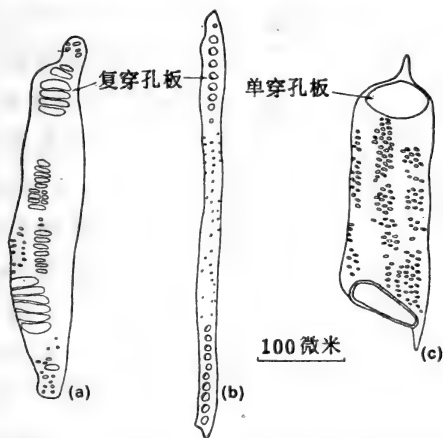


图 8-4 导管分子的穿孔板。(a) 梯状穿孔板, 鹅掌楸, (*Liriodendron*)。 (b) 麻蕨式穿孔板, 麻蕨 (*Ephedra*)。 (c) 单穿孔板, 栎 (*Quercus*)。 壁上也表示出纹孔。×115。

穿孔。复穿孔板上的孔可以排列成各种方式。当这些孔交织着加厚的横条而成梯状排列时,这种排列方式就是**梯状穿孔板**,例如鹅掌楸(*Liriodendron*) (图 8-4 a)。当穿孔大致成圆

形，并聚集在一起时，则是**麻黄式穿孔板**，例如麻黄 (*Ephedra*)，这是少数裸子植物具有导管的一属(图 8-4 b)。如果许多小孔被网状的次生壁加厚所隔开，则形成了**网状穿孔板**。单穿孔在系统进化上被认为是复穿孔类型由于加厚横条的消失所衍生。至少在后来形成的木质部分子上，将来变成穿孔的初生壁区域可以看到略为加厚，其后它逐渐消失^[26,85]。

木质分子的细微结构

Hepler 和 Newcomb^[134]报道了用电子显微镜研究洋紫苏 (*Coleus*) 的薄壁组织细胞，经过损伤(参看下面)可以诱导分化出加厚的木质部细胞，在沿着随后形成加厚壁地方的细胞质带上有密集的细胞器和小泡。很早以前用光学显微镜的研究，已报道了在次生壁形成的地方预先发生了密集的细胞质^[69,227]。不过，从电子显微镜下观察研究槭(*Acer*)、甜菜 (*Beta*)、南瓜(*Cucurbita*)的正常木质部的分化和燕麦(*Avena*)胚芽鞘的分化，联系到细胞壁的加厚，并没有看到细胞质和细胞器有任何有规则分布的征兆^[67,98,285]。但是，不论在槭(*Acer*)^[285]、燕麦(*Avena*)^[67]和南瓜(*Cucurbita*)^[99]的正常分化的管状分子，以及从洋紫苏 (*Coleus*)^[135]和烟草(*Nicotiana*)^[66]的薄壁组织细胞诱导再生的木质部细胞上，都已看到微管是紧密地结合到了正在发育加厚的次生壁。在幼小的管状分子中有浓密的细胞质，并且高尔基体和粗糙的内质网尤其显著。当分化的后期，细胞壁加厚沉积以后，内质网和各种细胞器解体了^[101,285]。这些退化的变化可以和筛孔分子分化时的情况互相比较(参看第九章)。

系统发育

木质分子的系统进化方面已有相当多的研究，这些分

子比较保守，而且在化石材料中也常常保留得很好。在各种不同的分类群中，各自发育，成平行地进化^[20,50]。在双子叶植物中，导管最初出现在次生木质部，后来才在初生木质部*；在单子叶植物中，一般没有次生木质部，所以导管最初是在初生木质部最老的部分上出现。通常认为它们最早在根上，只有后来才在植物的茎和气生部分^[51,53]。就此而论，值得注意的是，近年报道^[279]在蕨类植物上最高度进化的管胞（它们所在的种中就是导管）也存在于根中而不是在气生部分。

一般说来，导管分子的特化是从狭长而末端尖锐的分子变成具有差不多横向端壁、短而宽矮的分子。梯状穿孔板被认为是最原始的类型，而单穿孔则是最高度进化的^[50]。长的导管分子、非常斜的端壁和具有许多横条的穿孔板之间有统计上的相关关系^[48]。所有这些都是原始的或者说不特化的特征。纹孔的排列一般也是由梯状纹孔式经过对列纹孔式进化到互列纹孔式。但是 Bierhorst 和 Zamora^[26]近年指出，在个体发育时，只需要稍加改变，就可以将对列纹孔转变成互列纹孔。他们从大量现存植物木质部上的观察，提出了概括结论：木质部特化的普遍趋势，就是木质部本身在个体发育上往往较早地现出进化的特征和原始特征的消失。

木质部分子分化的控制

分化上最重大的问题之一，就是原形成层或形成层细胞的发育成木质部和韧皮部。植物体中的这些组织，各有明显的生理和结构的特征，而且有非常不同的功能；但是它们却从同一的前身分化，并且有密切的位置关系。现在已积累了相

* 这是指从系统演化上看，不是个体发育上的发育程序——译者注。

当大量的实验资料，对于控制木质部分化的因素已有一些了解，但是仍有很多的工作需要去做。

遗传方面

木质部的分化和其他组织的分化一样全由遗传控制，有一些饶有兴趣的突变型，已从解剖学的角度进行了观察。例

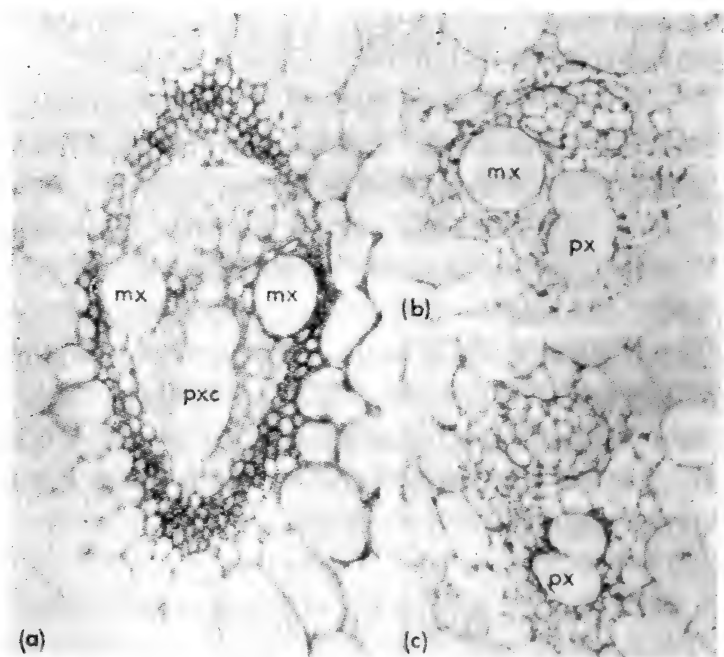


图 8-5 玉米 (*Zea mays*) 茎的维管束横切面。(a) 自正常植株。(b) 与 (c) 自“枯萎”植株，一种隐性突变型。(b) 中可看到一个大的后生木质部分子 (mx)，但只稍有分化。(c) 中没有大的后生木质部分子的分化。px，原生木质部；pxc，原生木质部空隙。×200。

如玉米里的一个隐性突变型，称为枯萎型，在它的大部分生长期中，即使土壤中很湿润，但仍表现出严重的枯萎。解剖研究

说明枯萎的原因是由于茎的维管束中那二个大的后生木质部分子的分化受到了很大的阻碍(比较图8-5b,c和图8-5a)^[203]。到了发育后期,大多数导管分子仍可以分化,因此减轻了枯萎的征象。另外,番茄中有一单个基因突变型,枯萎-矮化型,由于缺水而引起枯萎的征象也是由于异常的导管发育。这种情况是因为在破毁形成穿孔板以前,次生壁的材料沉积堵住了初生壁的端壁。这被认为是在发育的时候,控制机制失去了作用的缘故^[3]。

这些例子说明,一旦木质部分子的分化开始发生,单个基因的影响可以改变它。什么因素控制管状分子的这种细胞开始分化的呢?许多试验结果表明,植物生长素有密切的关系。

植物生长素的影响

六十多年前 Simon^[223]发现如果将茎的维管束加以切割,可以使维管束间断,而髓的薄壁组织细胞在二个维管束之间分化出新的木质部细胞。后来 Sinnott 和 Bloch^[226,227]对这工作作了进一步的研究,他们用了具有对生叶的洋紫苏 (*Coleus*) 植物。他们指出一单个维管束切割后,并不在它的顶端和基端发生再生现象,而是有时可在这一维管束和其他横过茎的维管束之间有再生现象。髓细胞中,在这种将来维管束的路线上,显然是沿着新的极性轴发生分裂,形成斜向的细胞壁(图8-6a)。后来,在这些薄壁组织细胞的壁上形成了木质带。其中有些细胞上可看到小孔(图8-6b)。Sinnott 和 Bloch^[227]注意到木质化加厚的最早信号是细胞质沿着细胞,在将来形成木质带的地方重新排成颗粒带。二十年以后,Hepler 和 Newcomb^[134]用电子显微镜研究,报道在再生的木质部细胞的这些地方是聚集了细胞器;而如前面已谈到的,在正常的木质部中看不到这种聚集的现象^[67,285]。Sinnott 和 Blo-

ch^[226] 还指出，壁加厚的式样从一个细胞到另一个细胞往往是连续的，并得出结论认为一个细胞在它发生分化时，其细胞质的变化并不是孤立的，而是一群同时发生变化的有关细胞的一个不可分割的部分。

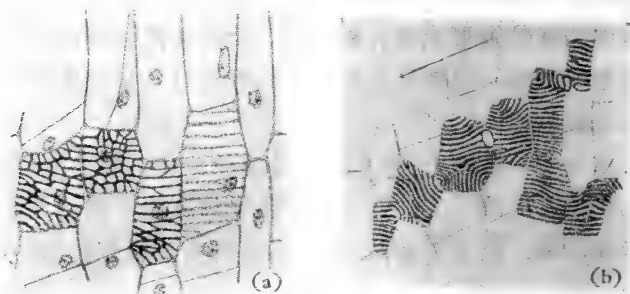


图 8—6 洋紫苏 (*Coleus*) 茎受损伤后，髓中再生的木质部分。 (a) 髓中可看到新近分裂的细胞和细胞壁上分化的各个时期，以及环状与网状式样的木质化。右边的细胞质带表示那地方后来将分化出木质化加厚。× 212。 (b) 损伤 8 天以后，细胞壁上木质化带的式样和孔的位置。新的细胞壁和孔的线条是与新束的进程 (箭头方向) 平行。× 150。

再生的维管束沿着新的极性轴可能建立起了某些梯度。Jacobs^[140-142] 参考了当时所有的资料，设计了一系列的试验，观察到其中可能具有生长素梯度，而且在木质部的再生作用中，生长素是一个限制因子 (参看附录)。Jacobs 损伤了洋紫苏 (*Coleus*) 的节间，观察了在各种条件下木质部的再生作用。有一些试验将位在损伤处远端或近端的叶子与芽都除掉。他认为在茎上不论是生长素的运输，或木质部的再生，都不是象大家所相信的完全向基的 (就是由顶端向基部)，而是在向顶的或向基的生长素运输的数量与向顶的或向基的木质部再生的数量之间有数量上的关系 (图 8-7)。Jacobs^[140] 并指出远离损伤的幼叶，对木质部的再生作用有刺激作用，而这种影响可以在一个离体叶的叶柄切口处或在去顶的节间上加上吲哚乙

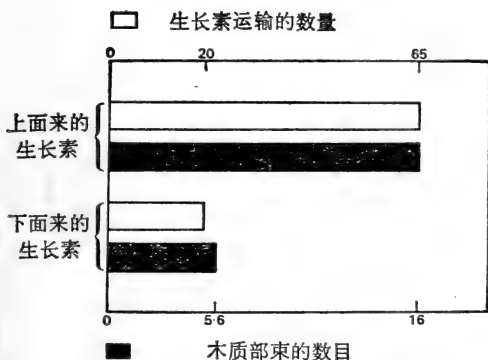


图 8-7 组织图式表示洋紫苏 (*Coleus*) 的分离茎段中的生长素运输数量和上、下的叶子都切去以后,再生木质部束的数目之间的关系。



图 8-8

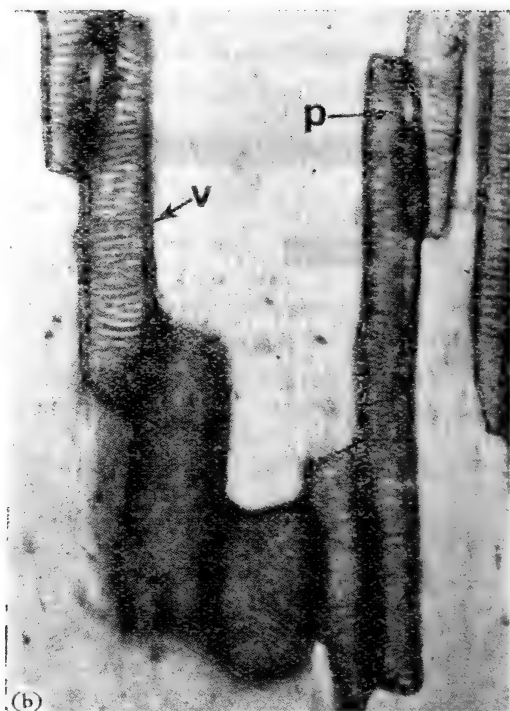


图 8-8 再生的木质部。(a) 洋紫苏 (*Coleus*) 第 5 节间经过透明及染色后的一部分，其中的小维管束已被切断 (i-i, 切断处)。植株的其他部分是完整的。处理后一星期。沿着伤口从薄壁组织细胞再生出创伤导管分子(v), 参看附录。×45。

(b) 上图方框记号处的放大。p, 孔。×270。

酸(IAA)刺激发生(图 8-8)。这些发现说明在这些试验条件下, 生长素在木质部的再生作用中是一个限制因子。节间运输生长素的能力也有连带关系。有些试验也支持了这种观点, 如将三碘苯甲酸(tri-iodobenzoic acid) (一种阻断生长素运输的物质) 加到伤口和加上 IAA 之间, 再生作用的数量就减少^[257]。仔细研究洋紫苏(*Coleus*)茎叶的正常分化, 后来表明^[143] 生长素也是正常木质部分化的一个限制因子。扩散的

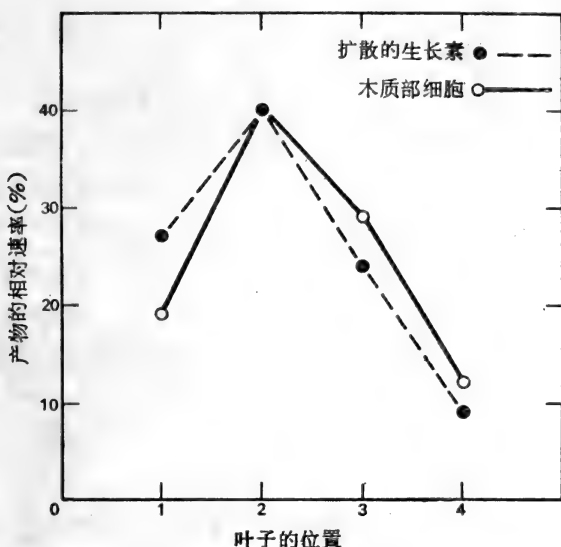


图 8-9 洋紫苏 (*Coleus*) 未受损伤的植株上正常分化时, 扩散的生长素产物的相对速率和木质部分子与叶子的位置关系 (叶子 1—4 包含在内的产物算作 100%)。

生长素产生的速度与正常发育的某一特殊节间木质部细胞产生的速度之间有丝毫不差的数量关系(图 8-9)。诱导薄壁组织细胞分化成再生的管状细胞所需要的生长素数量差不多比从原形成层细胞正常分化所需要的大 14 倍^[143]。

对洋紫苏(*Coleus*)木质部分化的进一步研究说明^[206], 如果只分离初生木质部, 结果并不从髓细胞再生出木质部细胞, 但是还不能肯定, 是否这些因素只是从分离初生韧皮部的结果, 还是韧皮部和木质部都分离的结果。用二毫米长的洋紫苏(*Coleus*) 茎的节片, 在无菌培养下, 可以看到生长素浓度很有趣的影响^[114]。即使在对照的培养基中, 这些薄片的木质部分子也分化; 而加上吲哚乙酸(IAA)、2, 4-D、三碘苯甲酸或激动素则抑制了这些分子的分化, 但是低浓度的 IAA 或 2, 4-D 则

使形成数目增加超过 100%。这很可能是这些物质的高浓度抑制了生长素的极向运输。

生长素控制管状分子分化的重要性可用试验进一步说明。切割下草本茎的髓,进行无菌培养,并用消毒过的显微移液管装入 IAA、激动素,或二种合在一起的水溶剂,插入髓中。在烟草髓中,刚好在移液管的尖端下面的小区域发生了细胞分裂,它们中间偶而形成了木质部管胞。在空的或只装无菌水的移液管前端的地方就没有细胞分裂^[55]。在洋白菜髓中可得到各种结果,这要看激动素对 IAA 的比例,而也可以有木质部分子的分化^[56]。

用愈伤组织试验

除了髓以外,未分化的愈伤组织也已用来研究维管分化。愈伤组织是没有机构的组织,其中的薄壁组织细胞不规则地排列,而且一般也没有其他的细胞类型。如果将正在生长的丁香 (*Syringa vulgaris*) 茎端嫁接到同一种丁香的愈伤组织上,保持在限定的培养基上培养,愈伤组织中可分化出维管组织(图 8-10, 8-11)^[47, 273]。用一小方块含有生理浓度的生长素的琼脂代替插条,可以得到同样的结果;从嫁接的某一距离上(其距离根据生长素的浓度而定),愈伤组织中形成了维管组织瘤。这种工作后来扩大到另外 5 种植物;将含有蔗糖和(或) IAA 的琼脂放在切面上^[272]。如果蔗糖和生长素放在愈伤组织顶上的切面上,而不放在培养基里,则在处理的地方下面形成了一圈维管组织瘤。如果生长素和蔗糖也放在培养基里,则在愈伤组织的基部,在培养基水平下面,形成另一组维管组织瘤(图 8-12)。瘤内同具有木质部和韧皮部。低浓度(1.5—2.5%)的糖对木质部的形成有利,而高浓度(3—4%)对韧皮部形成有好处;中间浓度(2.5—3.5%)则都可形成木

质部和韧皮部，一般在它们中间还有形成层。每个瘤象茎上一样具有正常排列的维管组织，就是韧皮部趋向愈伤组织的周围，木质部趋向中心。Wetmare 和 Rier^[272]进一步说明，如果象前面已描述的用髓做的试验一样，将蔗糖和生长素通过显微移液管加到愈伤组织，则围绕着移液管分化出完整的一圈木质部，或一圈具有韧皮部的木质部。有些试验中可看到在木质部和韧皮部之间有形成层。

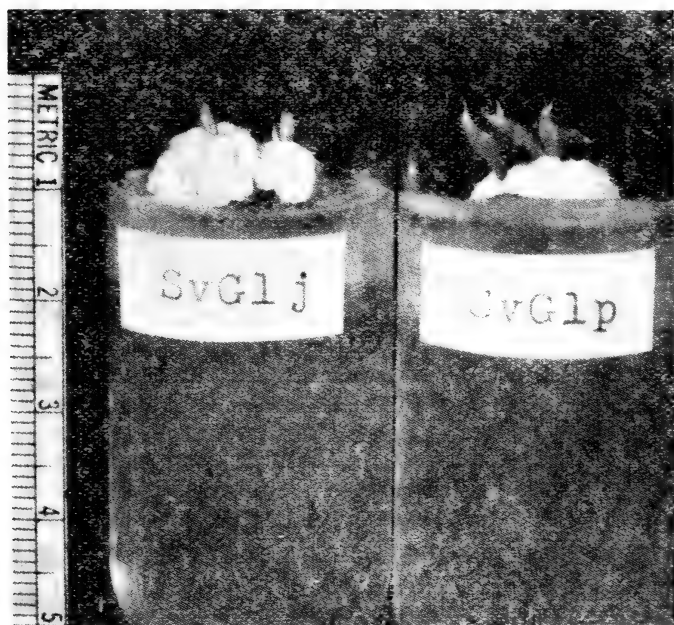
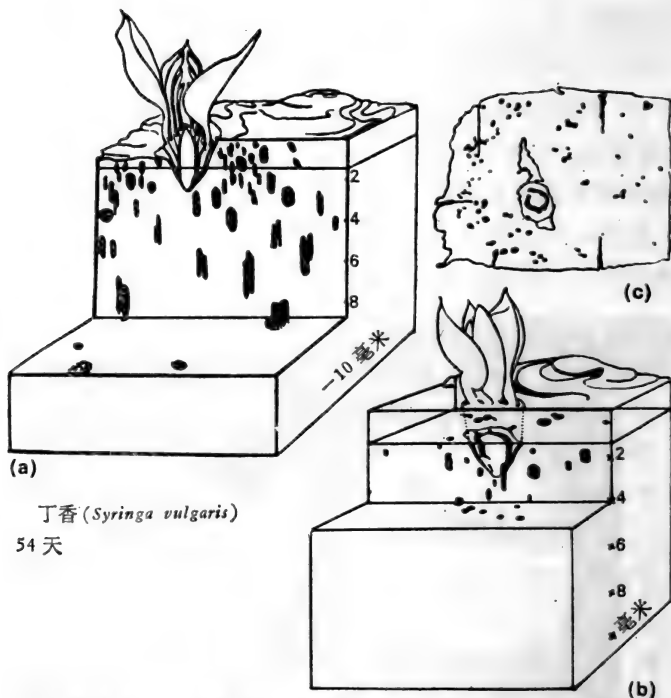


图 8-10 丁香 (*Syringa vulgaris*) 茎端嫁接在同一种的愈伤组织上，培养 7 星期以后。

这些试验说明在没有组织的愈伤组织中，不仅可诱导出正常茎的组织，而且组织的排列也一样（参看本书下册，第三章）。在正常发育时，茎端（可能包括幼叶原基；参看 Esau^[92]）无疑的是维管组织分化所需要的生长素和蔗糖的来源。由于



(a)
丁香 (*Syringa vulgaris*)
54 天

图 8-11 (a) 和 (b) 一小块丁香 (*Syringa vulgaris*) 愈伤组织的立体图解, 小块上嫁接了同一种带有 2 或 3 对叶原基的茎端。在切割地方放入了含有 0.05 毫克/升萘乙酸的 1% 琼脂。这是从实验开始后 54 天时的连续切片重组后绘制的。(c) 大约在 2 毫米记号地方的横切面。维管组织用黑色表示。

茎端的连续垂直生长逐渐离开茎的近基区域, 从一静态来源的某一固定地方结果可以形成维管组织束, 而不是瘤了。有趣的是维管组织的诱导似乎与它们在植物中最后的作用并没有什么关系。另外, 这些试验表明不仅是原形成层细胞, 就是其他任何细胞, 只要有适当浓度的所需要的物质, 就能够产生木质部或韧皮部^[272]。由于蕨类的配子体中正常是从不具有管胞, 但用蔗糖和生长素却成功地诱导出管胞^[75], 也支持了这种论点。

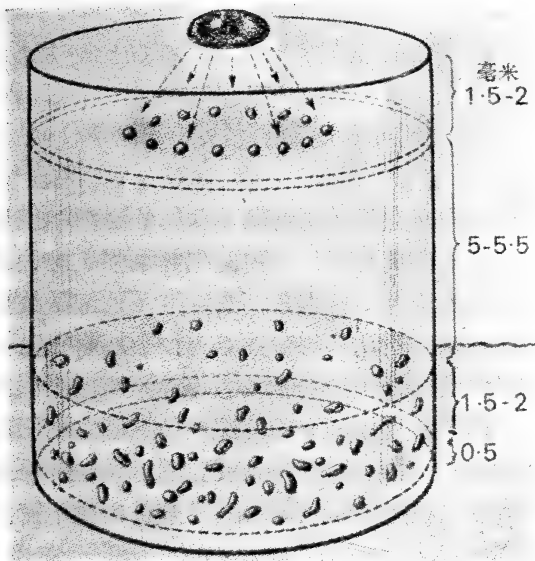


图 8-12 一块丁香 (*Syringa vulgaris*) 愈伤组织的立体图解。含有 0.1 毫克/升萘乙酸和 3% 蔗糖的 1% 琼脂块放在愈伤组织的顶上, 而在培养愈伤组织的培养基中也加入了这些物质。在琼脂块的下面分化出一圈维管组织瘤 (筛孔分子围绕管胞)。这圈的直径大小看生长素的浓度。在培养基下面 (一般最多是在离愈伤组织表面 1—2 毫米处), 形成另外一些瘤 (韧皮部向着培养基, 而木质部则背着培养基)。

不过, 原形成层产生维管系统的式样有重要的作用; 在发育的原形成层阶段就已描绘出了特有的式样^[271]。这种式样不仅受遗传的控制, 而且在同一植物的根和茎叶上也有根本的不同 (参看本书下册, 第二章和第三章, 其中讨论了一些包含的因素)。

这样, 近年对于木质部分化的控制因素的了解, 已经有了很大的进展。不过, 有关木质部, 不仅在这领域, 而且在系统发育、比较解剖以及其他方面都仍需要进一步的研究。

第九章 韧皮部

韧皮部的作用是作为植物输导食物的组织，但是完成这种作用的机制本质仍有争论，由此引起加强了这种组织的解剖学和生理学的研究。特别是韧皮部分子的细微结构近年已受到很大的注意。不过，相对的只有少数植物在电子显微镜下进行了观察；因此所描述的事实，可能不能证明都适用于所有的植物。由于韧皮部分子的特殊性质，研究它们在技术上有困难；现在对于它们的结构虽然已经知道很多，但是超微结构的许多方面，特别是联系到作用，了解得仍很不完全。

起 源

和木质部一样，当植物的初生生长和次生生长时，初生韧皮部由原形成层所分化，而次生韧皮部则由维管形成层产生。初生韧皮部中最早成熟的分子称为原生韧皮部，后来分化的则组成了后生韧皮部。

如已指出的，从同一个前身来的两种组织（韧皮部和木质部）的分化，在结构、生理和功能上如此的不同，而位置上又如此的紧靠在一起，因而提出了许多发育上迄今还无法解决的问题。

韧皮部的分子

韧皮部也象木质部一样，是一种复杂的组织，由几种不同类型的分子组成。包含筛孔分子或筛胞、伴胞、薄壁组织、纤维和石细胞。韧皮部还结合有分泌细胞或各种各样的组织，

例如橡胶树(*Hevea*)中产生橡胶的乳汁器,和樟(*Cinnamomum*)的次生韧皮部中产生肉桂的油细胞。这使人很快就会想到木质部分子,它们是组成了经济上重要的木材,而韧皮部分子大体上比起同它们结合在一起的其他组织来,在经济上就不怎么重要了。不过,许多韧皮部纤维(例如亚麻)是有相当的经济价值的。

初生韧皮部和次生韧皮部中都可具有纤维。纤维有厚而具单纹孔或稍成具缘纹孔的次生壁;壁常木质化。韧皮部纤维是末端重迭的伸长分子。原生韧皮部分子在发育后期往往分化成纤维。近年观察到韧皮部纤维中细胞质的旋转^[182],认为它们除了支持以外,可能还有运输材料的作用。在某些植物中,韧皮部纤维可以有分隔的,例如葡萄(*Vitis*)(图6-7a)。韧皮部中还常常结合着石细胞,例如许多树皮[栎(*Quercus*)的栎皮;鼠李(*Rhamnus*)的药鼠李皮;樟(*Cinnamomum*)的肉桂皮]。

初生韧皮部和次生韧皮部也都有薄壁组织细胞。这些细胞有具初生纹孔场的初生壁和生活的内容物;在不活动的韧皮部中,其细胞壁后来可以变厚而木质化。薄壁组织细胞储藏有淀粉、树脂等等,并且也常常有结晶;含有结晶的薄壁组织细胞,特别在次生韧皮部中,可以围绕着纤维或纤维束形成一鞘层。

薄壁组织细胞在生理上,有些方面象伴胞一样,可和筛孔分子有关系,但较不密切。有时候薄壁组织细胞和邻近的筛孔分子同时一起死亡。

筛孔分子

这也象木质部的管状分子,有两类:筛胞——在蕨类植物和裸子植物,它们是单个的,有点伸长的细胞,在它们的侧

面和有时也在它们的端壁上有特化的筛域。筛管——在被子植物,成纵向的一列列细胞,每一细胞称为一个筛管分子。在这些细胞中,一般在端壁或靠近端壁,一个或多个筛域更较特化,形成了筛板。细胞壁的这一区域含有许多小孔,一般纵向的有线通过连接一分子到另一分子;这些线称为联络索。

筛孔分子是非常特别的细胞,它们是生活的细胞,但成熟时没有细胞核。筛孔分子可以恰当地称为不合常规的细胞^[88]。在松(*Pinus*)成熟的筛胞中已观察到坏死的细胞核^[190],但是无疑的尚需要进一步的观察。大多数被子植物中,筛孔分子紧密地与生活而具细胞核的伴胞结合在一起;伴胞是和筛孔分子由同一母细胞发生,所以在整个生命过程中,有非常密切的生理上和功能上的关系。仔细研究了腊梅科的一些植物的次生韧皮部,可看到大多数筛孔分子在个体发育时结合着一个或二个,偶而可多达五个伴胞;但是,大约有5%则并不结合伴胞^[52]。近年由于应用了电子显微镜研究韧皮部分子,已有许多资料,但是,虽然有这种仔细分析的工作,而对筛孔分子和它的伙伴伴胞的发育和作用方式,则还仍是有点莫名其妙。Zimmermann^[291]已经指出,在必要研究它们的功能时,偶然没有结合伴胞的现象,应该认真考虑。近年认为韧皮部主要的运输方式是原生质流沿着横过细胞间束,从一个细胞到另一细胞的观点^[255],已遭到了反对;而有关韧皮部运输的解释,最普遍得到支持的,可能仍是集体流动的学说。

在分化早期,筛孔分子除了大小以外,不能和邻近的伴胞区别。筛孔分子和伴胞已在前一章中讨论了,是由不相等分裂的类型形成(图 9-1)^[41]。在发育的早期,这二种细胞都具有细胞核和浓厚的细胞质以及线粒体、高尔基体、内质网,在有些植物中还有质体[但在已进行了许多超微结构研究的南瓜(*Cucurbita*)中却没有]。细胞中还可看到不连续的粘液体;

粘液是蛋白质的物质,特别在筛孔分子(图 9-2a)。有人认为粘液是由内质网合成^[37]。近年的观察^[68]指出在幼小的筛孔分子中,蛋白质好象成为致密的结构——粘液体,这些粘液体由细管(称为 P_1 -蛋白质)聚集组成。当筛孔分子分化时,这些细管变成分散在细胞质(图 9-3),并且还可看到成群的具条纹纤维,称为 P_2 -蛋白质。这被人相信 P_1 -蛋白质产生了 P_2 -蛋白质。在南瓜(*Cucurbita*)的粘液体中发现有 RNA^[46]。如同在其他植物细胞,液泡由液泡膜分界。在豌豆(*Pisum*)的筛孔分子,至少在发育早期,可见到质膜结合着许多微管^[37]。当筛孔分子分化的时候,线粒体退化改变,内膜显出解体;因此,后来它们只有很少数或没有脊膜^[96]。叶绿体如果有的话,内部结构也很不发育,或者失去了原来的样子^[37]。这认为^[230]可能是筛孔分子中高含量的碳水化合物对抗了质体中基粒的形成。粘液体变得很不清楚,后来并合在一起,形成了一团粘液。根据有些观察者报道,差不多在这同时,液泡膜破毁,因此液泡中的物质和细胞质混在一起,形成了一种物质,已称之为混交质(mictoplasm)^[82]。而其他工作者^[230],则没有看到液泡膜的破毁,认为整个液泡是再被吸收,因此混交质的概念是不很恰当的。在这时期可看到很多的核糖蛋白体^[155]。也在这时期,内质网变成被小泡所替代,而细胞核解体^[97]。细胞核停止了以前它所具有的那种染色特性,变成明显的分叉,并且核膜破毁。至少在有些植物,核仁跑到了细胞质,后来消失了^[82]。这种现象发生在密切有关的一些科的植物中,可能有一些系统发育上的意义^[290]。在筛管分子的边缘有一层具有膜的内容物,一般成纵向排列,这显然是由内质网和核膜所衍生的^[37]。

在筛孔分子分化的早期就开始划分出筛板。Kollmann^[155]研究裸子植物的水杉(*Metasequoia*),发现经过筛域的细胞

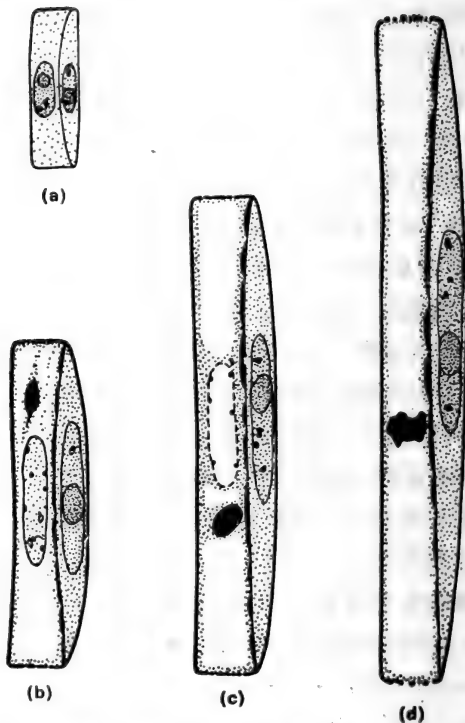


图 9-1 筛管分子和它的伴胞的发育半图解式观。(a) 筛孔分子(左面)和伴胞之间的区别,主要的只是大小不同。(b) 二个细胞的细胞质明显不同,筛孔分子发生液泡化,它的细胞核开始消失,而伴胞则在生长。它们之间的细胞壁上出现纹孔,并且筛孔分子中已开始形成粘液体(黑色)。(c) 筛孔分子中的细胞核差不多完全消失,而筛板已部分穿孔了。(d) 分化和伸长的最后阶段。筛孔分子的细胞核已消失,细胞质只剩一薄层。筛板上的筛孔现在完全穿通。粘液体大而分叉。

连接,早期就形成,并提出了有意思的建议,认为细胞器的改变,导致筛细胞的退化,可以看作是韧皮部输导分子的生理功能的一种结局,而不是预先非有不可的条件。虽然经过近年超微结构的研究,现在对筛孔分子分化时的形态改变已有相当完整的图景,但是这些背后的原因则还很少有研究,而且

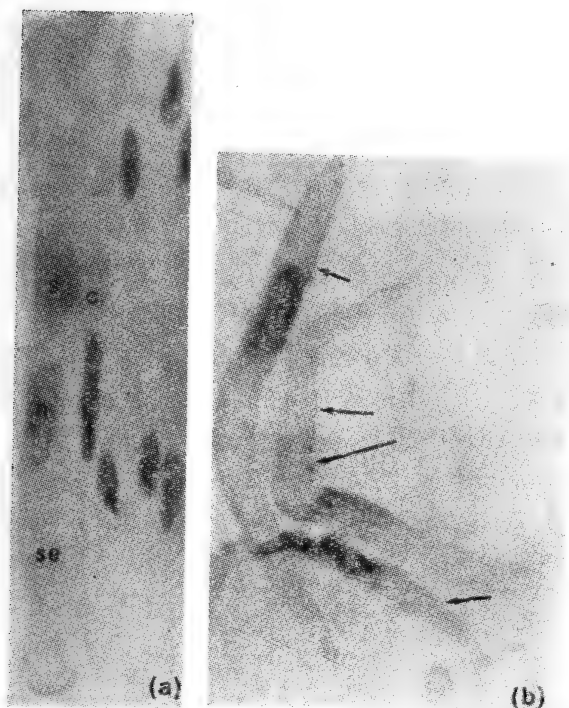


图 9-2 蚕豆 (*Vicia faba*) 幼茎中正在发育的筛管分子和伴胞的涂片。(a) 筛管分子 (se) 的细胞核开始解体; 粘液 (s) 出现。c, 伴胞。×400。(b) 细胞核变成分叉。注意珠光的细胞壁 (箭头处)。×300。

也很不了解。

有时筛孔分子具有相当厚的壁,由于它们有发亮的特性,所以称之为珠光壁(图 9-2 b)。珠光壁在筛孔分子的个体发育中可能很早,还存在细胞核时就已发育^[27]。随着微管的消失形成了珠光壁^[37]。有时候壁的珠光部分形成得还要早。偶而它可以非常厚,可以厚到细胞直径的一半,但是它却不在筛板的地方^[93]。



图 9-3 一个烟草 (*Nicotiana tabacum*) 分化后期的筛孔分子的横切面。细胞腔中有 P-蛋白质。同有 P_1 -蛋白质和 P_2 -蛋白质，但是 P_1 -蛋白质占优势。c, 胼胝质; er, 内质网; w, 细胞壁。×15,500。

胼胝质

胼胝质是一种碳水化合物，它不仅在筛孔分子，而且也在有些其他类型的细胞中形成。在筛孔分子中，胼胝质的合成和毁灭显然有位在质膜上的酶的作用^[65]；由于胼胝质的合成的时间性可能是严格的，认为这些酶在韧皮部的生理上有一

些重要性。

在筛孔分子中,胼胝质与筛板及侧生筛域结合在一起;它围绕着穿过筛板上筛孔的联络索形成一鞘层,并且在侧生筛域上。受伤后形成胼胝质已是无可争辩的事实,但是很多讨论集中在胼胝质是否也存在于正常不受损伤的筛孔分子中。这显然是一件重要的事情,但是因为显微镜的研究要杀死材料而有损伤,这也就成为很难观察的了。近年 Engleman 进行了试验^[81],不用切割将组织用各种气体或温度处理杀死,显示出在受伤后四秒钟内杀死的完整植物的筛孔分子中有胼胝质。因此,这似是生活的筛孔分子的正常组成,当受伤后,它就较大量地沉积。筛孔分子中形成胼胝质的个体发育时期的问题也应该考虑。

在葡萄(*Vitis*)^[87],无疑地也在其他植物中,胼胝质是季节性产生;在冬天的月份,有休眠胼胝质的积累,其中大多数在重新恢复生长时消失了。

筛 板

筛板是一个筛管分子和另一个筛管分子之间具孔的区域;这样,筛板可以和木质部中的穿孔板相比较。筛板可以是简单的,即由一个筛孔区域组成,或者是复合的,由几个筛孔区域有壁加厚的横条隔开组成(图 9-4)。

筛孔分子发育的很早时期,还有细胞核时,将来的筛板是光滑的,并且看不出有初生纹孔场。在稍后时期,胼胝质的小片,在细胞壁上将来筛孔的地方,形成了分离的补片^[37,100]。小片是成对的,在细胞壁的二边(图 9-5 a)。至少在有些植物,内质网可以看得出是贴在壁的局部地方;胼胝质出现在它的下面。在每一个孔的地方有一单个胞间连丝。胼胝质的小片增加厚度,最后在成对小片之间的壁物质消失,现出破裂,形

成了孔(图 9-5 b)。这种方式形成的结果,孔内衬着胼胝质;因此,这种物质围绕着联络索(图 9-6)。在穿孔的机制中,可能有酶的活动^[89];虽然这些可能已在孔的地方^[100]。

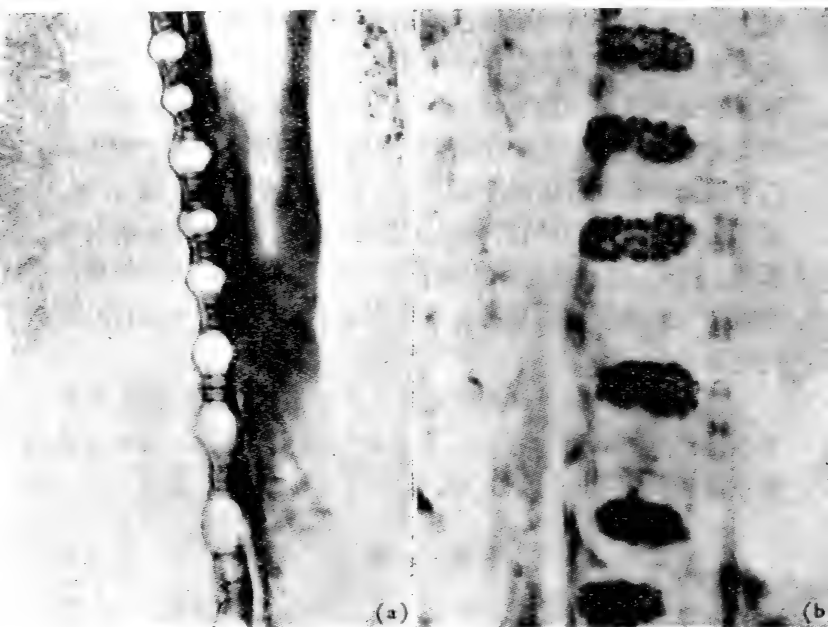


图 9-4 葡萄 (*Vitis vinifera*) 的复筛板。(a) 筛板的截面观;染色深的材料是粘液。(b) 纵向壁上筛板的正面观。由胼胝质围绕的联络索现出象黑点;整个筛域盖满了很多的胼胝质。×750。

联络索通过筛板的孔从一个筛管分子到另一个筛管分子(图 9-7)。它们的大小不一,可象胞间连丝的粗细,一直到直径大约有 10 微米。联络索在电子显微镜下看到的有各种各样;它们一般是实心的,或由纤丝状材料组成^[95,155]。在联络索上可能有粘液,并且在这位置上确实能够看到 P₂-蛋白质(图 9-8)^[68]。筛管受损伤时,粘液聚集成成的粘液塞可以积聚在筛板上。当筛管变成无作用时,筛板的孔由胼胝质填塞了。

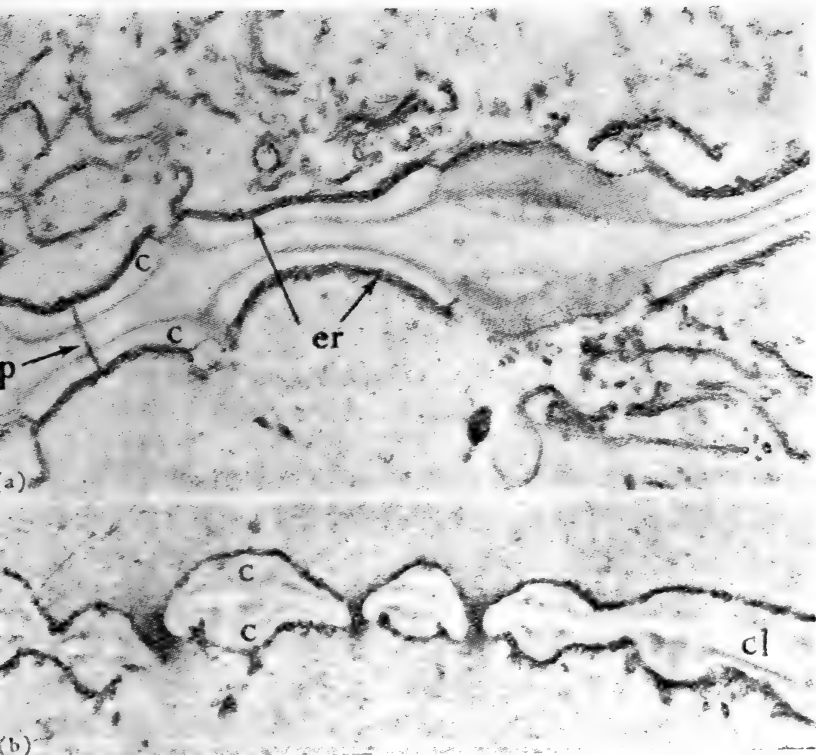


图 9-5 南瓜 (*Cucurbita*) 正在发育的筛板。(a) 每一个孔的地方有胼胝质小片 (c) 和内质网 (er)。一个孔的地方有单个胞间连丝 (p) 横过。×19,000。(b) 筛板的同样视图，孔刚开放。cl, 筛板的纤维素部分。×14,000。

筛孔分子和伴胞以及薄壁组织之间都由胞间连丝保持联系；这些胞间连丝位在侧生筛域，在筛孔分子一边的是成单束，但在伴胞一边的则成分枝的或多束的^[89,155]。

伴 胞

伴胞和靠近的筛管分子由同一个母细胞形成 (图 9-1)，但是在筛孔分子停止作用以后，它仍然是生活的，并且充满了



图 9-6 豌豆 (*Pisum sativum*)正在发育的筛板斜向纵切面。
积聚的胼胝质 (c) 围绕着联络索。×16,000。

浓厚的原生质。伴胞的直径比筛孔分子的较小，并且在横切面一般成近乎多角形。用电子显微镜观察可看到伴胞中有丰富的细胞器和细胞质中有膜系统；也有高尔基体和内质网，线粒体有很清楚的脊膜^[97]。并可看到许多核糖蛋白体，这增加了细胞质的密度，和表明有活跃的蛋白质合成^[286]。细胞核有正常的双层膜，一般较为伸长并且可能分叉。质体显示出较少的内部结构，但是至少在槭 (*Acer*) 中，是紧密地有内质网包裹，并且有连接到核膜和细胞质的内质网。有人认为内质网连接了质体和胞间连丝，可能是从筛管到其他邻近组织转输蔗糖的一种途径，质体可能是作为暂时储藏的地方^[287]。

似乎有证据支持这样的观点，即伴胞和其他具核的细胞可能与筛孔分子在运输溶质上形成一种复杂的作用系统。

系统发育

韧皮部的演化的历史就整个来说，比起木质部来是很不清楚的。筛孔分子被认为是由薄壁组织细胞发生；由于筛孔分子的生理特化，显然在细胞中必定已经进行了酶系统的改

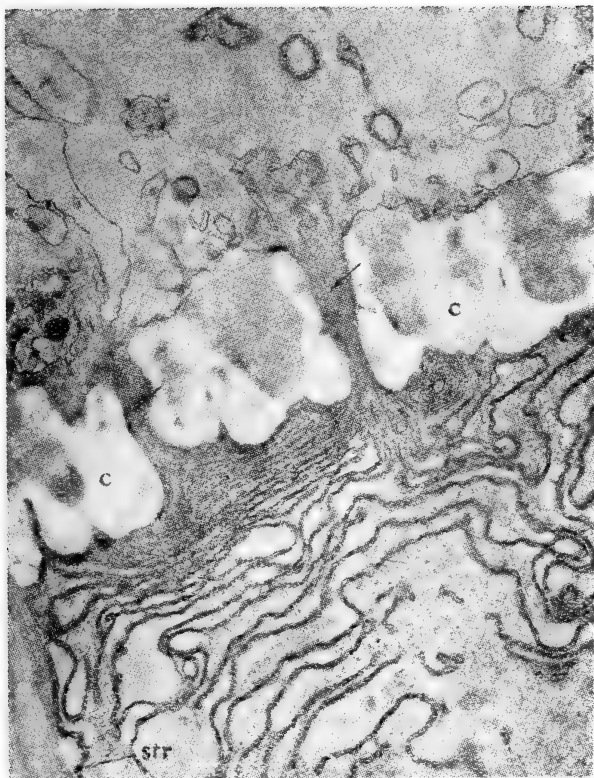


图 9-7 豌豆 (*Pisum sativum*) 成熟筛板的纵切面。充满在孔中的纤维状物质用箭头指出。许多槽库, 象筛管分子边缘上的筛管内质网(str), 积聚在筛板附近。c, 胼肌质。×26,500。

变^[102]。

具有斜向端壁的长的筛管分子往往有复筛板, 而这可能是筛孔分子中最原始的类型。不过, 筛管分子的长度常常使人误解, 因为当韧皮部形成时, 形成层的衍生细胞可能发生横向分裂, 结果产生了较短的分子。比较特化的筛孔分子往往特具有较横向的端壁和较少而粗的联络索^[94,136]。长的端壁

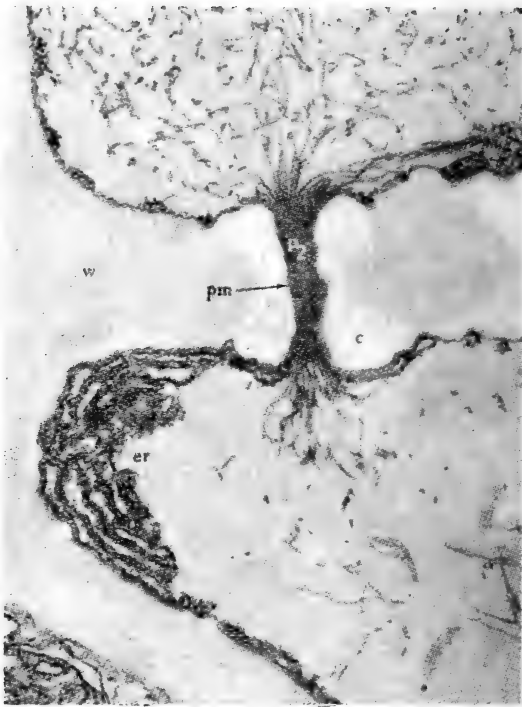


图 9-8 烟草 (*Nicotiana tabacum*) 分化后期的筛孔分子的纵切面。切片切过筛板孔的正中间。质膜 (pm) 连续经过充满 P_2 -蛋白质纤丝的孔。内质网 (er) 紧密地贴到筛孔分子的质膜。c, 胼胝质; w, 壁。×31,000。

和具有复筛板之间,以及差不多近乎水平的端壁和单筛板之间,都有统计上的相关关系^[290]。

Gheadle 和 Whitford^[54]发现单子叶植物的根中的韧皮部分子存在着较不特化的类型,植物的气生部分存在着比较高度特化的类型,这与木质部分子中所见的恰好相反。也许在植物各种器官中可能包含有生理条件,不过,这些观察仍是令人费解的。

韧皮部中的病毒

有些对植物致病的病毒限制在韧皮部组织。常由媒介昆虫,例如蚜虫,将病毒导入韧皮部部分而运输到整个植物,并从一植物传递到另一植物。这种情况提供了研究韧皮部中运输速率的方法。这样,在甜菜(*Beta*)中,发现卷顶病病毒在六分钟内移动了 15 厘米,而在菟丝子(*Cuscuta*)三小时至少移



图 9-9 椴 (*Tilia*) 茎的横切面,表示一个蚜虫的口针 (as) 穿刺进单个筛管分子 (s)。口针经过韧皮部纤维。×1125。

动了 30 厘米^[88]。

运输的速率也可以从割断蚜虫口针中流出的汁水计算出韧皮部流动的速率。这些口针刺进筛孔分子非常准确(图 9-9);如果在蚜虫刺进筛管以后,将蚜虫的身体割了,剩下口针在植物组织里,韧皮部汁可以从口针继续流出一个长时期。汁水可以用一个显微移液管收集起来,研究它的组成。溢泌出的速率每小时可以超过 5 毫米³,它需要筛孔分子每秒钟 3—10 倍地去再装满,而运输速率按理每小时有 100 厘米^[292]。这就无怪乎筛孔分子结构上是这么特殊。

在韧皮部吸食的昆虫常常排泄出一些糖类,形成浓缩的溶液,称为蜜露。这种蜜露被认为就是过去在沙漠中的犹太人所食用的甘露蜜(manna)^[88]。

韧皮部分化的控制

为了研究韧皮部分化的控制因素已进行了许多试验;大多数这些试验是和用在木质部的相似。

LaMotte 和 Jacobs^[160]用洋紫苏(*Coleus*)植物研究了各种条件下,维管束切割后附近韧皮部的再生作用(参看附录)。在第五对展开的叶子下面节间扁平的一边上,切割了一个或更多的维管束。经过这些处理后,髓中再生出韧皮部分子束;这些很多是在已有细胞长轴的斜面上形成(图 9-10 a)^[159]。在一系列试验中,将所有的叶子,所有的芽,芽和叶子,远离伤口的芽和叶子,或者靠近伤口的芽和叶子,都除去。并设计了一种透明和封固受伤节间的技术方法,使有可能将再生出的筛管分子数目达到可以数量测定^[159](参看附录)。除去所有的叶子和芽,并且较少范围地除去所有远离伤口的器官,就大大地减低了韧皮部的再生作用。

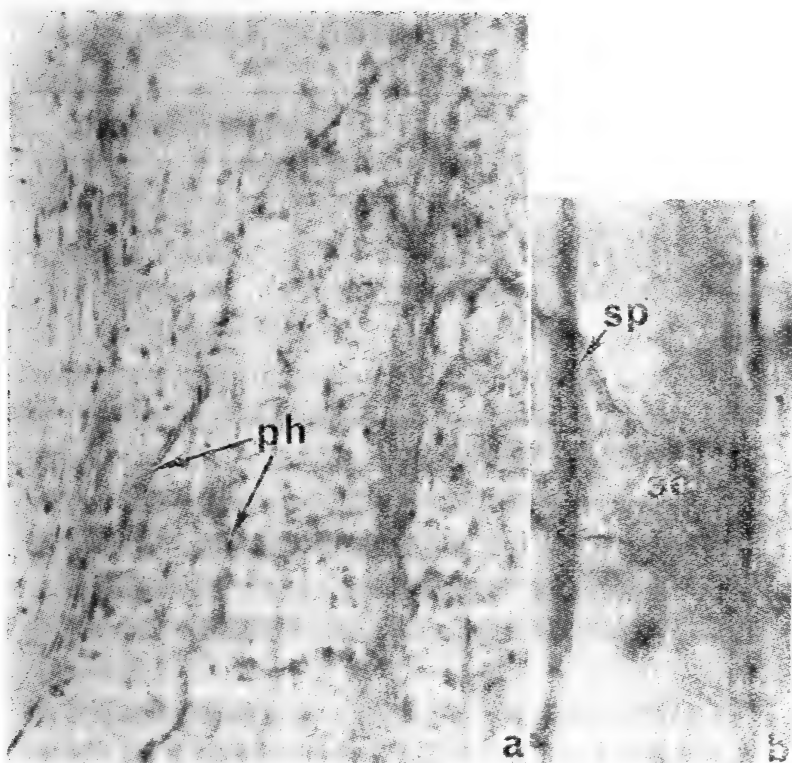


图 9-10 (a) 损伤后的洋紫苏 (*Coleus*) 第 5 节间, 经过透明、染色, 表示从维管束之间的薄壁组织细胞中再生出韧皮部束 (ph)。参看附录。×150。(b) 再生的韧皮部束的一部分, 斜向地横过茎, 表示由薄壁组织细胞分裂形成的筛孔分子 (se)。sp, 筛板。×800。

在另一系列试验中, 割去后的残株上, 除去所有器官, 加上含有吲哚乙酸的羊毛脂或水溶液; 也加上蔗糖^[160]。这样, 加上 IAA, 比完整的茎端的器官能诱导出更多的再生作用; 蔗糖则少影响(表 9-1)。在切割的节间, IAA 也可刺激韧皮部的再生作用, 不过, 在这种场合, 对照的也发生一些再生作用。

表 9-1 在茎上无器官的洋紫苏 (*Coleus*) 植株中,
IAA 和蔗糖在韧皮部再生作用上的影响
(根据 LaMotte 和 Jacobs^[160])

处	理	在五天中再生束的平均数
对照 (完整植株)		34.6 ± 2.8
除去了所有茎上的器官	纯羊毛脂	9.1 ± 1.7
含 0.1% IAA 的羊毛脂		42.8 ± 1.4
含 1% IAA 的羊毛脂		64.1 ± 11.4
水		13.2 ± 5.2
水*		11.2 ± 0.9
20 克/升蔗糖*		14.6 ± 3.7

*水溶液中含有 0.025% 磺胺。

Eschrich 所进行的损伤凤仙花 (*Impatiens*) 茎的试验^[103], 清楚地表明这种再生的筛孔分子能够起正常的作用。他发现甚至在再生的韧皮部形成筛板以前, 未分化的束中就能够运输染料; 这时期以后, 由于损伤而形成的筛管是有完全的功能的。

LaMotte 和 Jacobs^[160] 总结出从茎叶的侧生器官正常衍生的生长素可能是韧皮部再生作用的一个限制因素。随后用洋紫苏 (*Coleus*) 的整体植物试验表明, 筛管的再生现象比木质部细胞早一天发生^[256]。木质部的分化靠近已有的筛孔分子。这些观察说明 IAA 的主要作用可能是在韧皮部的再生作用。切割初生韧皮部的重要性^[206] 可以支持这种观点。有人已指出^[256] 再生作用的这种式样 (先是筛孔分子, 后来是木质部) 很象初生茎的正常分化。许多植物的次生韧皮部的分化也常常比次生木质部的分化早几个星期^[104]。

上面讨论的一些试验中也有证据说明, 从韧皮部切割束上漏出来的糖和未鉴定的物质, 有时候可能是限制因素。以前

对洋紫苏 (*Coleus*) 正常分化的观察, 认为筛管分子的分化正常地受一种从茎叶的较成熟部分向上移动的因素所限制^[144]。

前已讨论过的 Wetmore 和 Rier^[272]在愈伤组织上的试验(参看第 112 页)指出, 蔗糖和生长素之间的平衡, 在控制像木质部或韧皮部细胞的分化方面可能是临界的。有意义的是愈伤组织培养在含有生长素和蔗糖的培养基中, 除了常常看到木质部细胞以外, 还可能任意地有发育很好的筛孔分子, 而这在其他处理则没有发生^[230]。用洋紫苏 (*Coleus*) 作损伤试验的情况和未分化的愈伤组织不同, 在茎上必定已有了各种梯度; 值得注意的是木质部靠近被切割的维管束的木质部再生, 而韧皮部则靠近已有的韧皮部再生。这是同质遗传诱导的一个例子(一种组织可与邻近组织同一方式分化诱导)。有几个较早的试验也得出这种现象的证据^[40]。

从这些试验上看, 对于韧皮部分化背后的原因的了解显然已经有了一些尝试。不过, 我们只要想起筛孔分子分化时, 在亚细胞水平上有非常复杂的变化, 就可得出结论: 企图了解这些变化背后的原因, 或者韧皮部中相邻细胞之间的内部关系, 仅仅不过只是一个开端而已。

第十章 分泌细胞和组织

整个植物界有许多种植物含有分泌作用或排泄作用的细胞或全组织区域。分泌细胞存在于植物的各种不同部分，并且特殊种类的分泌结构，有时候是某些科的特征。

分泌作用是指放出细胞质中产生的物质和移到细胞的外面。这些物质对植物可能不再有用（这种情况更合适的可以称之为排泄作用），或者它们可以有重要的作用，例如那些激素或酶。不过，分泌作用和排泄作用之间的界线仍旧是不分明的，主要因为许多植物的分泌功能常常仍不清楚。但是由植物分泌的许多产物在经济上有相当大的重要性；其中可以一提的如橡胶、古塔波胶和鸦片。

要将这些如此分散而具有分泌作用的结构加以归类是困难的，有时各个结构会越出特定的范畴。区分它们的一个简单办法，就是将它们分泌物到外面的和内部的分泌组织分开。

外部的分泌结构

有些分泌结构，例如腺表皮毛，是表皮起源的，因此完全在外部的。其他的则可由表皮的和由较深层的组织组成。

腺表皮毛(腺毛)

这些毛在第七章中已有扼要的描述。它们具有柄和头部区域；柄可以是单细胞或多细胞的，并且甚至于可以有几行细

胞。头部是分泌的部分,也可以是单细胞的(图 7-8 d)或多细胞的(图 10-2)。水马齿 (*Callitriche*) 叶上腺毛的形成在图 10-1 中说明。第一步是一个表皮细胞的壁突出和细胞质不均匀分布,它积聚在细胞的靠外部分。接着细胞分裂,产生一个细胞质浓厚的单细胞头部和一个液泡化的支持细胞。所以,这是分化上不相等的细胞分裂的重要性的另外一个例子(参看第二章)。接着头部细胞进一步分裂,但是细胞质仍旧是大致均匀地分布。腺毛头部的细胞覆盖着角质层,在它下面积聚着分泌物。角质层显然是可透的,但是没有看到孔^[216,219]。

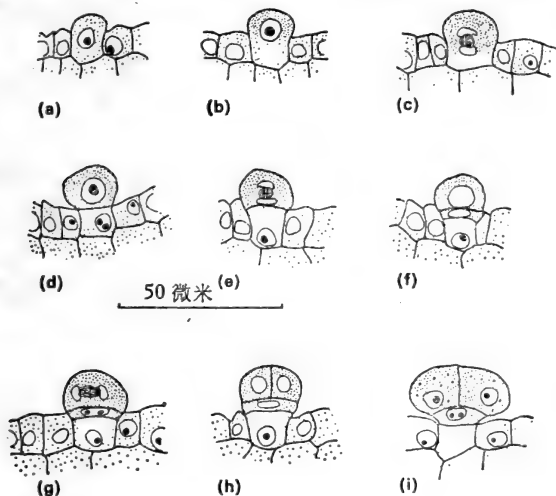


图 10-1 水马齿 (*Callitriche*) 叶上腺毛的各个发育时期。(a) 一个表皮细胞伸长, 细胞质均匀地分布。(b) 向着细胞靠外地方的细胞质较浓厚。(c) 表皮细胞中细胞分裂末期, 细胞质不相等地分布。(d) 腺毛中具有浓厚细胞质的头部细胞的形成。(e) 头部细胞细胞分裂的末期。(f) 支持细胞的形成; 细胞质比头部细胞的较稀薄, 但是远比母表皮细胞的浓厚。(g) 头部细胞中的细胞分裂末期(先前的分裂可能已在其他面上)。(h) 在这种面上, 二个头部细胞形成。(i) 已成多细胞的头部区域, 细胞质中含有较大的质点, 也许和细胞的分泌作用有关系。 $\times 430$ 。

这一种类型的表皮毛分泌挥发油，例如薄荷油、香脂、树脂和樟脑。这在形状上有一些变异，例如在薄荷中，头部一般有8个细胞，并且从表面看很像鳞片状。大麻 (*Cannabis*) 的表皮毛上，头部很相似，但是柄是多细胞的；这是分泌树脂一类的腺毛。许多木本植物休眠的冬芽上所看到的粘的树脂状分泌物就是一些腺毛的产物。

这种类型有些表皮毛可以认为是蜜腺或排水器（参看下面），它们各可分泌蜜或水。野豌豆 (*Vicia sepium*) 托叶上的花外蜜腺即由一簇簇表皮毛组成^[129]。在水生植物水蓑衣 (*Hygrophila*)^[204] 的叶子上以及其他植物中，可以看到作用象排水器的表皮毛。

食虫植物叶子上许多特化的表皮毛是非常有趣的。捕虫堇 (*Pinguicula*) 的叶子上可看到二类腺毛：具柄的和无柄的。具柄的腺毛有16个细胞的头部，分泌粘液，被认为是捕捉小昆虫的；无柄的毛的头部只有8个细胞，分泌出一种酸性溢泌物，其中含有一种消化酶（图10-2 a, b）。许多食虫植物的消化腺中含有解脲酶；认为它们是由排水器所进化^[129]。

在捕虫叶 (*Drosophyllum*) 中，也有二种腺毛：具柄的腺毛分泌粘液，有效地捕获昆虫，而无柄的则分泌消化的酶。粘液是由具柄的腺毛或触手外面的细胞所分泌，其中可看到很多的高尔基体，因而认为是由这些细胞器所分泌的^[216, 217]。研究了捕虫叶 (*Drosophyllum*)、捕虫堇 (*Pinguicula*) 和茅膏菜 (*Drosera*) 腺毛的细微结构，可看到分泌的时期，在细胞中有较大较多的高尔基小泡^[219]。试验指出捕虫叶 (*Drosophyllum*) 中捕获粘液的分泌是从属于呼吸作用的^[218]，并且其分泌的速率是受温度的影响^[219]。

平常熟悉的茅膏菜 (*Drosera* spp) 叶子上的触手，不是完全由表皮层起源的，而可以看作是大的具柄的腺体。这些结

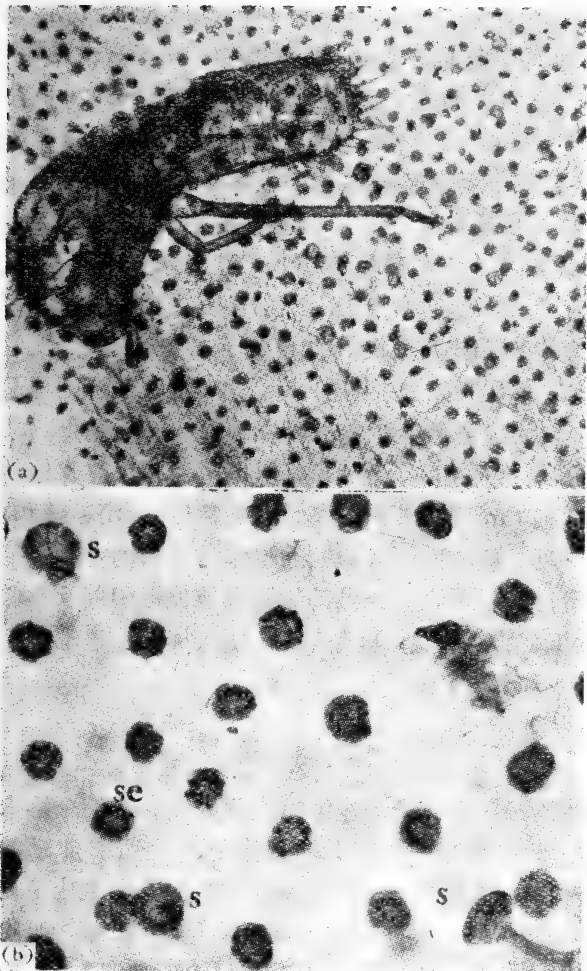


图 10-2 捕虫堇 (*Pinguicula vulgaris*) 经过透明的叶子一部分。(a) 叶子一部分表示一个遭难的昆虫已被毛绊住。 $\times 40$ 。(b) 叶表面的部分放大, 表示无柄的腺毛 (se) 和具柄的腺毛 (s)。具柄的腺毛头部较大, 有 16 个细胞。 $\times 120$ 。

构有含有管胞束的多细胞的柄，和具有三或四层细胞并覆盖着角质层的头部^[168]。这些腺体的作用认为可包括：水分的储藏，刺激的接受和传递，粘液、酶和水份的分泌，以及消化产物的吸收。由于细胞不见得在所有这些不同的方式中都活动，上面所列的这些作用，可能充分说明了对于许多分泌结构的功能，是知道得多么地少，而对导致它们分化的因素也差不多同样地知道得不多。

猪笼草(*Nepenthes*)的瓶状叶中也有几种不同的腺体，它们在位置上和设想的功能上，比结构有更大的不同。表皮起源的多细胞“引诱”腺毛是在瓶盖的下面和其他地方；它们分泌出蜜露。具有同样结构的许多消化腺则在瓶壁的内部，而可能有消化和吸收作用的腺体则向着瓶状叶的基部^[168]。

狸藻(*Utricularia*)囊状捕捉机的机制也依靠腺体结构。囊状捕捉机的外侧有具柄的和无柄的腺体，分泌粘液和糖，可以吸引动物。囊的内侧有短柄的腺体，可从内容物中抽去水分，创造出一种紧张。如果动物碰到捕捉机门外面的四根硬毛，捕捉机就略为张开，放松紧张，使水流入。遭难者就随水进入，然后门又关上^[222]。

排 水 器

排水器一般在叶子的边缘齿或顶端上。它们分泌水分；这种放出液体水的过程称为吐水作用。在所谓自动的排水器，分泌中的能量是由腺细胞本身所提供。如果叶子表面涂上氯化汞的酒精溶液，杀死排水器的生活细胞，那么即使用压力将水压入叶子，也看不到在经过处理的排水器上有液体出现^[129]。

当排水器发育时，原形成层向叶子的分叉或分齿的地方分化，那里可能现出略为膨大。靠近原形成层的细胞可以发

生多育而形成了**通水组织**；这种组织具有小而薄壁、细胞质相当浓厚的细胞，并有广泛的胞间隙系统。通水组织的细胞内一般不含有叶绿体^[250]，这不象邻近的叶肉细胞。在通水组织上面的表皮层中现出水孔的母细胞；这些分裂产生二个保卫细胞，有时较早进行分裂而产生出副卫细胞^[204]。结合排水器水孔的保卫细胞，已丧失了控制气孔开口的力量。后来，在已有的水孔之间可能形成新的水孔。有些植物，每一个排水器只结合着一个水孔，但一般都有几个，而且在某一植物中，数目可以相当恒定。

通水组织的细胞和叶脉末端的管状分子(往往是管胞)紧靠在一起；水分移动经过通水组织的许多胞间隙，再经过水孔的开口放出。排水器，也许特别是那些水生植物，好象只在叶子生命的一段时间有作用^[186, 250]。

蜜 腺

蜜腺最普通是结合在花的各部分，然而所谓“花外”蜜腺则可以在茎或叶子的各部分。它们分泌蜜露——一种吸引许多昆虫的糖液。高尔基体显然没有参加蜜露^[183]或树脂^[288]的分泌。象排水器一样，表皮层下面的组织可能和表皮层结合形成蜜腺。蜜腺的细胞一般有浓厚的细胞质。蜜露分泌到外面的途径，明显地可以由扩散通过细胞壁、由角质层的破裂、或经过表皮层上的气孔^[105]。

用放射性同位素的研究指出，蜜腺的细胞不仅能够分泌糖液，而且还能够吸收糖液^[200]；这种过程是否在自然界发生似可怀疑的。试验中加上糖液就被植物转移到其他部分；这种容易的移动，无疑地与蜜腺结合的维管组织分泌出浓厚的糖液可能只(或主要的)和韧皮部有关系^[91]，这与排水器结合的维管束完全由木质部组成恰好相反。

内部的分泌结构

分泌作用可以在内部由单个细胞、由小团细胞、或由整个组织完成。分泌油类或酶的细胞可以分布在整个组织，例如产生蓖麻油的蓖麻(*Ricinus*)胚乳和花生油的花生(*Arachis*)子叶。其他重要的油类是从油棕(*Elaeis guineensis*)果实的肉质的中果皮中提取的棕榈油，和红花(*Carthamus tinctorius*)种子中得到的不饱和油——红花油。在蓖麻(*Ricinus*)的茎端，顶端的分生组织中可以分化出分泌细胞，或者远在以后，结合次生组织分化出分泌细胞^[31]。

有些组织具有分泌油或树脂的异细胞。例如桂皮(*Cinnamomum zeylanicum*)韧皮部中的油细胞，其中分泌出芳香的肉桂油，又例如姜(*Zingiber officinale*)根状茎的基本组织中的含油树脂细胞。含有结晶的细胞有时也被认为具有分泌的或排泄的作用。偶而整个一层都成为特化的分泌细胞。例如小豆蔻(*Elettaria cardamomum*)的种子，恰好在种皮里面的一层细胞能分泌一种芳香油。禾谷类谷粒的糊粉层分泌 α -淀粉酶的重要性已在第三章中讨论。

腺 和 管

在许多场合，小团薄壁的、原生质浓厚的细胞是另一种组织的一部分，具有分泌的功能。它们的分泌物收集在内部腔室，它们可以大致是等径的(腺)，或者在一个面上相当伸长(管)。这些腔室可以由细胞在中层裂开形成(裂生的腺)，或者由于一些细胞的真正破毁或分解形成(溶生的腺)。在有些场合，裂生之后接着又有分解(裂溶生的腺)。在裂生的腺上，可看到一圈完整的细胞(上皮)围绕着腔室，它的分界可由它

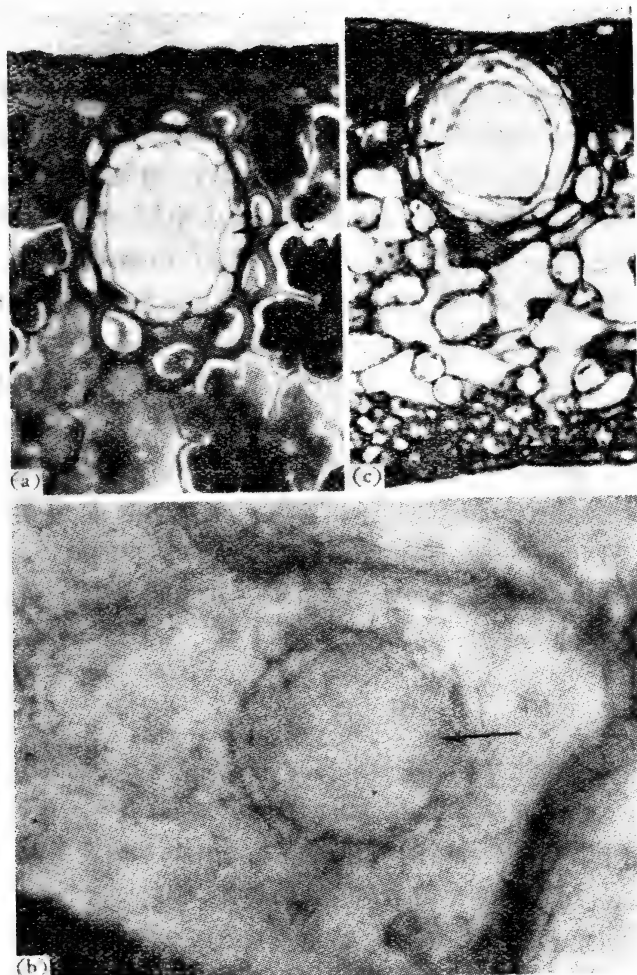


图 10-3 裂生的和溶生的分泌腔。(a) 脂松 (*Pinus resinosa*) 叶子横切面上所见裂生的树脂道。e, 上皮。×300。(b) 橙 (*Citrus sp.*) 透明的叶子, 表示光透切面上所见的油腺。由 b 和 c 的切面观一起说明这种油腺是等径的。×200。(c) 橙 (*Citrus sp.*) 叶子的横切面, 具有溶生的油腺。×200。在(b) 和 (c) 围绕着腔室分解了的细胞, 用箭头指出。

们的细胞壁清楚地划分；溶生的或裂溶生的腺就没有这样清楚的分界。

松柏类和其他属的树脂道是一些裂生管道的例子(图10-3 a)。用电子显微镜研究松(*Pinus*)的树脂道^[288],说明上皮细胞比起邻近的皮层细胞,有远为众多而较不分化的质体。在上皮细胞中,内质网包裹着质体,而认为这种 ER 可能在运输树脂到管道方面起作用。松柏类的树脂道在植物内一般形成相当复杂的纵向的和横向的系统,并且可能分枝。树脂道存在于许多科的植物,但是只有少数种植物的树脂有商业的价值。兰丹油和没药是软树脂,由橄榄科植物中产生。有些植物,树脂道显然因为受伤而发育,有时在生产实践上就利用损伤采脂。其中的机制本质可能值得用近代的方法加以研究。

在各种橙(*Citrus*)的叶子和果实上,有溶生的或裂溶生的腺(图10-3 b,c)。例如橙和柠檬,腺是在果皮的最外面部分。番樱桃(*Eugenia caryophyllata*)花的各部分有裂生的油腺,是丁香油的来源。

乳 汁 器

所有植物的分泌物中最重要的可能就是胶乳,这是由特化的细胞或一群群细胞(称为乳汁器)所分泌的液体。在植物的细胞中乳汁器是独特的,它们的结构和生长都有许多有趣的特征。大约有20个科有含胶乳的植物^[178]。

胶乳最普通的是成乳白色,但也可成透明无色,或成黄色到橙色。它在溶液中可含有碳水化合物、有机酸、植物碱等等,并且也有各种分散的质点,包括萜烯类、油类、树脂和橡胶。有时候也有淀粉。铁海棠(*Euphorbia milii*)乳汁器中的淀粉粒是伸长的或哑铃状,而在邻近的薄壁组织细胞中的淀粉粒则成广椭圆形(图10-4)。这种情况引起了下面的问题:

在这二种类型的细胞中,淀粉是怎样合成的? 番木瓜 (*Carica papaya*) 的胶乳中含有丰富的解脲酶——木瓜酶^[274]; 在其他植物的胶乳中可能有许多其他的酶^[9]。医药上重要的植物碱鸦片是在罂粟 (*Papaver somniferum*) 的胶乳中。橡胶树 (*Hevea*) 的胶乳经过离心分离以后可看到小质点; 这些被认为可能是一种质体, 觉得胶乳是由细胞质组成的, 而不是由液泡汁所组成的^[234]。从人心果 (*Achras sapota*) 乳汁器细微结构的初步研究表明, 有后来退化了的电子透的细胞器和电子密的细胞器, 它们组成了胶乳的主要部分^[212]。

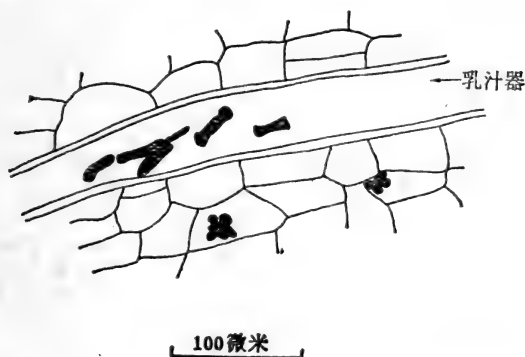


图 10-4 铁海棠 (一种大戟) (*Euphorbia milii*) 茎的纵切面, 表示乳汁器内的哑铃状淀粉粒, 和邻近的薄壁组织细胞内的广椭圆形淀粉粒。淀粉粒绘成黑色。

乳汁器可以分为二个主要类型: 有节的和无节的。无节乳汁器来自单个细胞, 它们显然在潜能上有无限生长的能力。由于它们的继续生长, 这些细胞发育成长管状结构, 其中可以分枝, 但是一般并没有联结现象(图 10-5)。在欧洲夹竹桃 (*Nerium oleander*) 胚胎发育的球形时期后期, 就可看到将来分化成乳汁器的细胞。它们恰好在茎端分生组织的原体下面, 现出不规则的环形, 并从将来原形成层周围的细胞上分

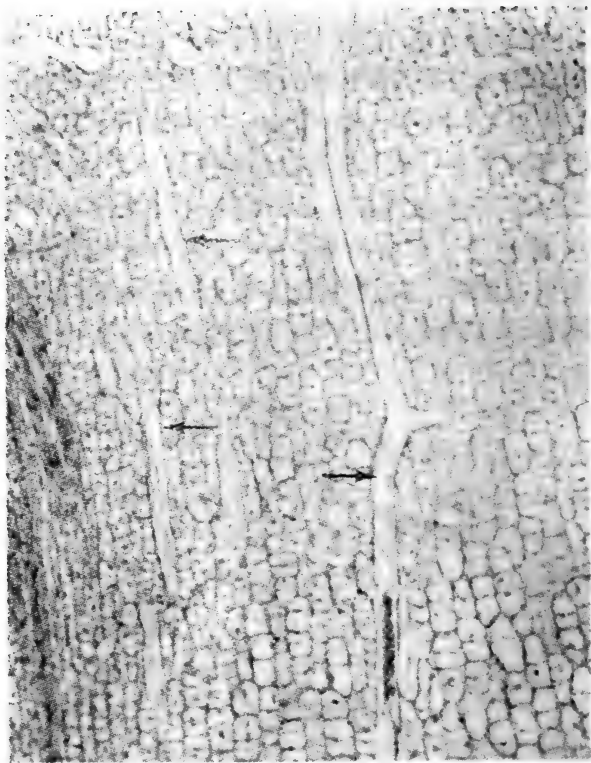


图 10-5 欧洲夹竹桃 (*Nerium oleander*) 稍在茎端下面的部分纵切面，表示伸入组织的无节、分枝的乳汁器（箭头所示）。×150。

化^[174]。一般有 28 个这种细胞分化(图 10-6)。乳汁器原始细胞比邻近的细胞生长得较快,它们的细胞核也增大,并且接着分裂,不伴随有细胞壁的形成。

这样,正在发育的无节乳汁器变成了一个多核的细胞;它也特具有非常迅速的的生长。所有有丝分裂的形象都排列在差不多和乳汁器长轴平行的平面上。这是完全没有细胞板的形成^[172]。许多细胞核一般是在细胞的最幼小部分^[12]。乳汁器

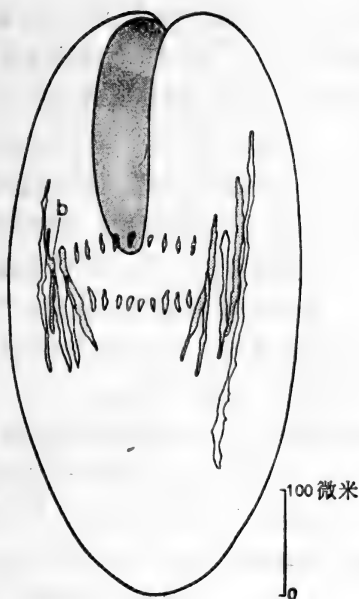


图 10-6 在欧洲夹竹桃 (*Nerium oleander*) 的未成熟的胚中重新组建后的乳汁器组织。在子叶节上沿着维管组织的周围，分布着不同长度的 28 个乳汁器原始细胞。b，表示一个分枝。

中显然经过波浪式的有丝分裂，因此，沿着细胞的某一区域，细胞核在连续地分裂。这种被认为是有丝分裂的刺激可能沿着细胞轴传递^[176]；这种刺激的本质还不知道。

夹竹桃 (*Nerium*) 的无节乳汁器重复分枝，并且茎叶系统的乳汁器，由胚的子叶节中形成的分枝连绵不断。这样，这些细胞由于迅速而主要是顶端的生长，分枝到组织；各种分枝的生长速率可能不一致^[175]。乳汁器侵入地生长，占满了胞间隙，并且通常细胞的伸长也含有顶端的生长^[173]。有些植物的无节乳汁器是不分枝的。

乳汁器除了最顶端地方以外，一般具有相当厚的壁，比邻

近细胞的壁更厚。这种壁是由敷着生长，经过一种多网生长的过程^[184](参看第四章)。实验指出乳汁器可能有一些关闭伤口的机制，因此保持着胶乳，但是这种可能只是胶乳质点的凝结作用^[235]。

有节乳汁管是复合的起源，由纵向列细胞组成，它们之间的端壁，整个或部分破坏了。橡胶的主要来源是橡胶树(*Hevea brasiliensis*)，其乳汁管在胚的发育后期就和维管束的韧皮部结合在一起。侧壁的穿孔显然更比端壁穿孔要进化，并且在个体发育早期就形成了复杂的网结系统^[220]。在人心果(*Achras sapota*)，端壁也是渐次的消失^[151]。

罂粟(*Papaver somniferum*)的胚和幼芽没有乳汁器^[108]。橡胶草(*Taraxacum kok-saghyz*)的胚中也没有乳汁器，但是萌发以后不久，初生根的中柱鞘中分化出乳汁器。端壁再被吸收，并且也有侧面的联结现象^[11]。

乳汁器可能相当普遍地分布在各种组织，但是最普通的似乎是和韧皮部结合的。在蒲公英(*Taraxacum*)的根中，乳汁器位于次生韧皮部。乳汁器和筛管分子的同心柱和薄壁组织交迭排列，从不同柱的乳汁管之间没有发生联结现象^[11]。橡胶树(*Hevea*)的主要乳汁器系统也是在次生韧皮部。

植物分泌的经济重要性

许多植物分泌物有商业上的重要性，但是胶乳所含的物质，没有比它更重要的了。其中，橡胶是最重要的。亚马孙区域的印第安人很早的时候就用橡胶制造容器和玩的球等等；最早的纪录大约在1510年，但应用橡胶可能还要早得多^[274]。橡胶的主要来源是橡胶树(*Hevea brasiliensis*)，它每年每英亩大约可生产2000磅橡胶；从橡胶草(*Taraxacum kok-*

saghyz) 每年每英亩大约可产 100 磅, 但据报导也有可产到 400 磅的^[9]。从隐冠藤(*Cryptostegia grandiflora*) 每年每亩可得 175 磅^[178]。橡胶树(*Hevea*) 橡胶的产量可以应用激素加以刺激, 并且也能被各种矿质所影响; 在银胶菊(*Parthenium*), 其橡胶主要在维管射线的细胞里, 而不在乳汁器里^[10], 低的夜温增进橡胶的产量^[9]。这些因素如何影响乳汁器的生理仍有待于确定。

古塔波胶是由胶木(*Palauquium*) 植物的胶乳凝结而成。在早期婆罗洲和邻近区域的人民就已用这种胶来制造容器和工具。现在它和其他物质在一起, 用作制造假牙、高尔夫球和地下及水下线缆; 直到 1914 年, 大约有 300,000 英里的海底电缆涂用了古塔波胶^[282]。同一科(山榄科)中的另一植物——人心果(*Achras sapota*), 它的胶乳是糖胶树胶的来源, 用来制造口香糖。鸦片及其衍生物在医药上的重要性就不需要强调了。

由植物分泌的许多油类也有相当大的经济价值。橄榄油广泛地应用在各种方面。红花油由于它的不饱和的性质, 逐渐变得重要了, 它已用在制造人造奶油和烹调油。棕榈油也用在人造奶油以及制造肥皂和蜡烛。

第十一章 维管形成层和周皮

维管形成层

大多数双子叶植物和裸子植物的茎和根,在次生生长过程中,一种侧生分生组织——维管形成层,围绕着初生木质部,形成了一薄的细胞柱。形成层细胞柱一旦完成,主要平周地分裂,向着器官的外边形成次生韧皮部柱,向内形成次生木质部柱。根和茎的次生生长过程,将在本书下册第二章和第四章中讨论。

维管形成层的薄壁细胞是高度液泡化,从这一方面看,它们不象大多数其他分生组织细胞。用电子显微镜观察形成层细胞,肯定了它们高度液泡化的性质。并可看到许多核糖蛋白体和高尔基体,以及很好发育的内质网^[236]。

形成层由**纺锤状原始细胞**和**射线原始细胞**组成。射线原始细胞差不多是等径的,组成了维管形成层的径向系统,它们分化产生出薄壁组织的射线。形成层轴向系统的纺锤状原始细胞,在轴的纵切面相当伸长,差不多形成棱柱状(图 11-1)。有些植物的纺锤状原始细胞有叠生的结构,排列成有规则的行列,而其他植物的形成层则是非叠生的。

形成层的纺锤状原始细胞并不按照一般的细胞分裂的规律。它们一般在纵切面上垂直地分裂,所以这是违反埃里拉(Errera)定律的,那定律硬说一个细胞是在将来最小区域的壁上分裂的。在纺锤状原始细胞,最小区域的壁应该是横向

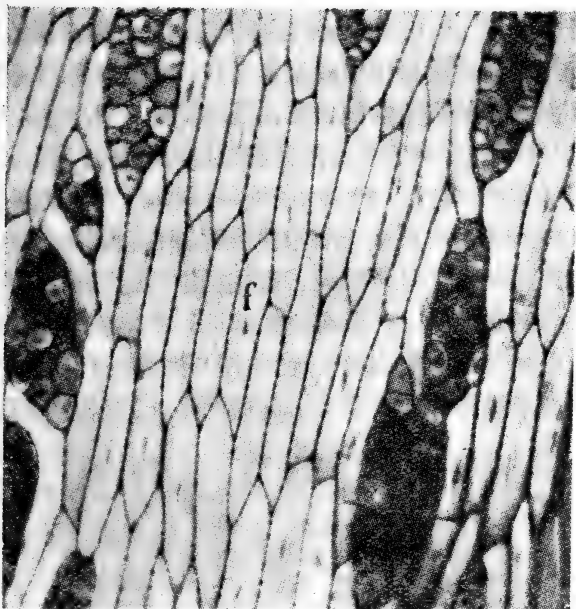


图 11-1 洋槐 (*Robinia pseudacacia*) 经过形成层区域的弦向纵切面。f, 纺锤状原始细胞; r, 射线原始细胞。×200。

(水平)的。当形成额外射线原始细胞时,偶然是有这种的分裂,但是比起形成垂直向细胞壁的分裂是要少得多。这种分裂主要是平周的,但是也有一些垂周的分裂;垂周分裂和茎或根的周围加粗保持一致。纺锤状原始细胞纵向分裂时,最早在细胞核的地方形成壁,然后伸长到细胞的各端,这在有丝分裂以后,要过一些时候才能到达。

由于纺锤状原始细胞的平周分裂,产生了放射状的细胞列。木质部一般形成得比韧皮部多。这些细胞向着茎或根的里面分化形成了次生木质部的轴系统,它们向着外面分化成次生韧皮部的轴系统。在某些季节,次生木质部和次生韧皮部之间有相当宽的不分化的细胞区,这些细胞组成了形成层

区,但是真正的形成层原始细胞只有一层。射线原始细胞产生的细胞分化成薄壁组织的维管射线。形成层的纺锤状原始细胞和射线原始细胞的细微结构是一样的^[236],而其大小和形状,以及它们产物的命运的差异基础则还不了解。

有些植物,例如巨杉(*Sequoiadendron*),发现已活了3000或4000年,其形成层原始细胞显然能够有间歇的时期,但是相当大的活动多少是无限的。形成层细胞的这种事实上的永远不死,是它们的一种最有趣的特性。多年生植物的形成层活动是一种季节现象,存在于生长活跃时期,自春天开始。针对说明刺激维管形成层季节活动的因素,已有相当多的研究。

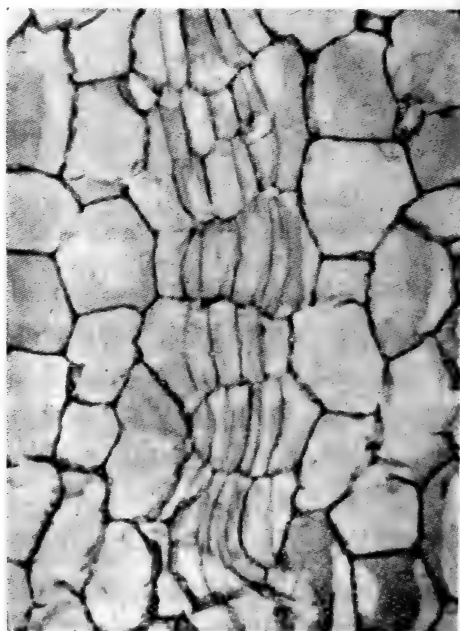


图 11-2 龙舌兰 (*Agave*) 茎的弦向纵切面,在形成层区域可看到二类细胞:矮胖的薄壁组织细胞和由前一种细胞分裂形成的狭长细胞,它们将发生维管束。×150。

由于其中牵涉到器官学,这种有意义的研究,将推迟到本书下册第二章和第四章中讨论。此地说一下各种试验已经表明生长素和赤霉素是其中刺激形成层活动的因素就够了。

一般认为刺激细胞分裂的胞质素 (Cytokinin) 也有可能影响形成层的活动。槭 (*Acer*) 形成层细胞在细胞悬浮培养中,加入激动素可以增进细胞的数目。在有生长素、赤霉素和激动素一起时,可得到最高的细胞分裂速率^[76]。

有些单子叶植物,在茎的外面部分可有一种维管形成层,由此在里面产生有木质部和韧皮部组成的整个维管束,向外形成薄壁组织^[49]。这种类型的形成层,不论在结构和功能,或者控制它的发生和活动的因素方面都知道得很少。形成层区域的细胞可以是纺锤状的、长方形的或多角形的,并且即使在一单个植物中可能也有变化^[49]。这种组织中具有二类细胞,在图 11-2 说明。

周 皮

周皮是一种保护组织,在茎和根进行次生加厚时,它往往替代了外面的组织。它由另外一种侧生分生组织——木栓形成层所形成。木栓形成层的细胞是分生组织的,也象维管形成层有高度地液泡化;但是它没有象维管形成层的具有纺锤状原始细胞和射线原始细胞,木栓形成层的细胞只有一类细胞。木栓形成层平周地分裂,形成径向成层的细胞行列;这些细胞向外分化成木栓,向内成栓内层或次生皮层。当木栓形成层高度活动时,它发生大而薄壁の木栓细胞,反之,在较不活跃时,就成扁平而具较厚壁的细胞^[264]。

木栓的细胞成熟时是死的,具有栓质化的细胞壁。木栓质是一种脂肪性物质;这种物质使木栓本质上变成不透的而

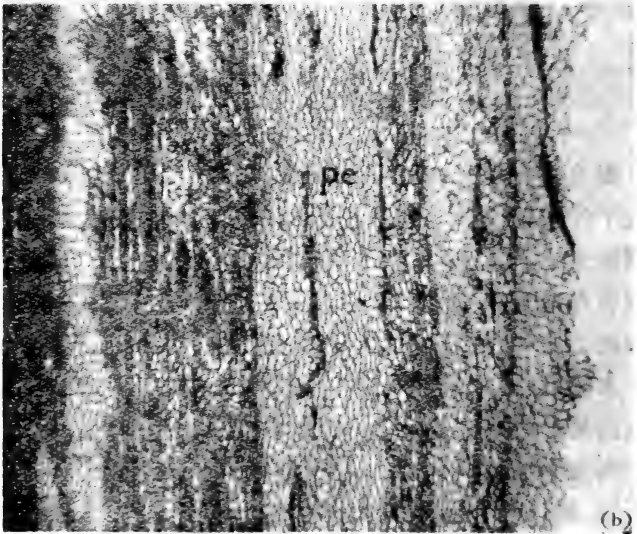
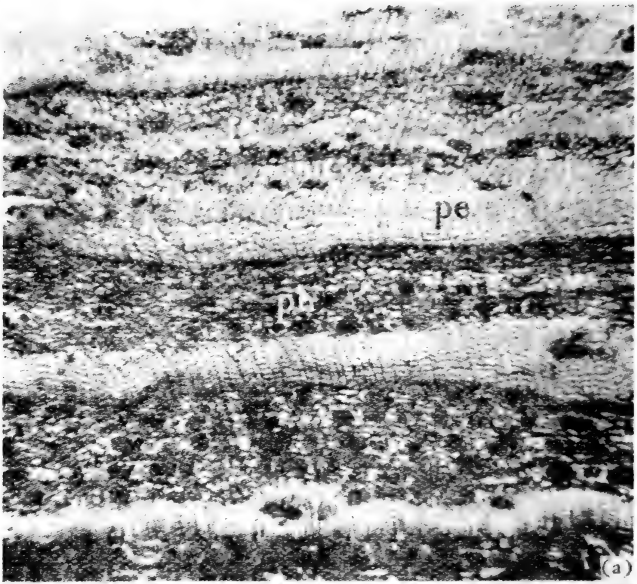


图 11-3 洋槐 (*Robinia pseudacacia*) 落皮层的横切面 (a) 和纵切面 (b)。木栓形成层不断深入在茎内发生形成栓质化的周皮带 (pe)，分割隔离开次生韧皮部区域 (ph)。这些切面还表示周皮细胞的等径特性。× 40。

具有保护的性质。由木栓形成层向内形成的栓内层细胞是生活的，而且和皮层细胞常常只能从它们和木栓形成层与木栓一起径向地排列上区别出来。

木栓形成层象维管形成层，在生长季节，向里外二边产生不相等数目的衍生细胞。不过情况和维管形成层恰好相反，木栓形成层是向外分化出较多数目的细胞(木栓)。在一个季节，可以产生多达 20 排的木栓细胞。

有些茎中，木栓形成层可能一个接一个地开始和发育。后来形成的木栓形成层在里面不断地深入。每一木栓形成层正常地作用，并且产生木栓和栓内层。在周皮之间的组织(一般是次生韧皮部)被隔成袋状，这些细胞死亡。有时所有这些组织，称之为**落皮层**(图 11-3)。如果各种木栓形成层围着茎部形成完整的圆筒状，则产生出环状树皮；如果它们形成分开的弧形，则产生出鳞状树皮。

树皮是一个比周皮包含更广的名词；它包含所有在维管形成层外面的组织，就是：次生韧皮部、初生韧皮部、皮层、周皮和周皮外面的任何组织。树皮一般含有相当多的厚壁组织，包括韧皮纤维和常常也有石细胞。的确，树皮由相当多的组织组成，并且在不同的植物中，它们的结构变化很大^[90]。

周皮的某些区域分化出**皮孔**(图 11-4)。木栓形成层一般在气孔下面有一些部分由其余木栓形成层连续，作用则不同，形成了一团非栓质化和疏松排列的细胞，称为补充组织。补充组织和没有气隙的木栓相反，具有丰富的细胞间隙；皮孔被认为有气体交换的功能。补充组织后来通过表皮破裂，并可能突出。

木栓细胞是死的，并且充满了空气；其作用多少是作为气垫。木栓有弹性、抗压、对液体不透和抗酸、抗有机溶剂和能抗许多其他化学品^[60]。所有这些性质使它在商业上有相当

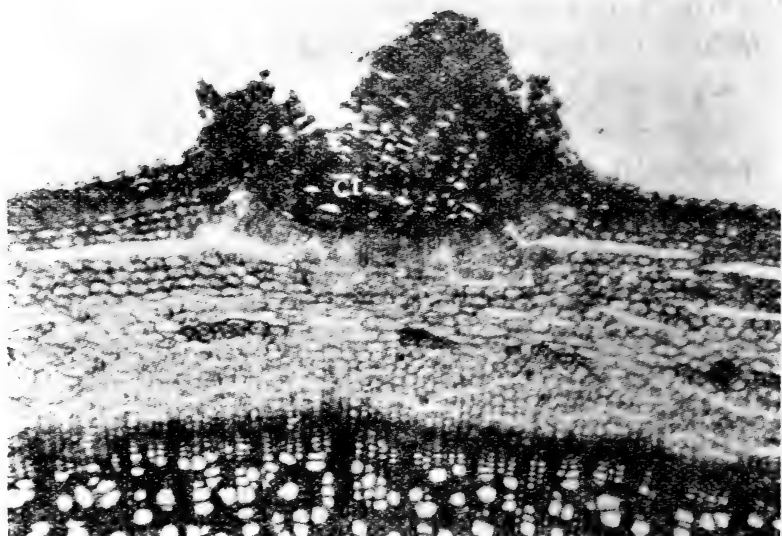


图 11-4 接骨木 (*Sambucus*) 茎外部的横切面, 表示一个皮孔。ct, 补充组织。×60。

的重要性。木栓的主要来源是栓皮栎(*Quercus suber*)。最初形成的木栓商业上无用, 这种木栓得先剥去。这种损伤过程, 刺激了另一木栓形成层的形成, 而整个过程周期性地重复进行。

有些单子叶植物形成了一种叠生木栓。这种木栓不是来自真正的木栓形成层, 而是由薄壁组织细胞连续平周分裂形成。它们的衍生细胞栓质化, 并排列成径向行列。

Whitmore^[280]已研究了在韧皮部和由次生木质部及次生韧皮部形成的成熟树皮上所造成的紧张。从测量树皮的整个弦切向生长, 计算出韧皮部的生长速率和木质部生长速率的不同, 似可看出在不同植物中, 它们的生长对树皮的表面式样和结构有关系^[281]。

促使木栓形成层形成的因素还知道得很少。柳树茎上用

含有萘乙酸的羊毛脂处理可以诱导形成一种木栓形成层^[164]，但是这种组织是否非常正常，可能值得怀疑。日照长度和温度结合，也对木栓形成层的活动有影响^[264]。如已谈到的，有时损伤可能刺激了木栓形成层的形成。这也许值得考虑是否会如上面所讨论的，次生木质部和次生韧皮部形成的结果和随后茎部增粗所造成的紧张，可能是一些对于木栓形成层的开始发生或刺激的因素。就此而论，有趣的是洋槐 (*Robinia pseudacacia*) 的茎，一年中表现只有一个周期的形成层活动，大致从 3 月到 9 月(在以色列)，而木栓形成层则现出二个不连续的周期的活动，大约在 4 月和 7—8 月(图 11-5)^[264]。这

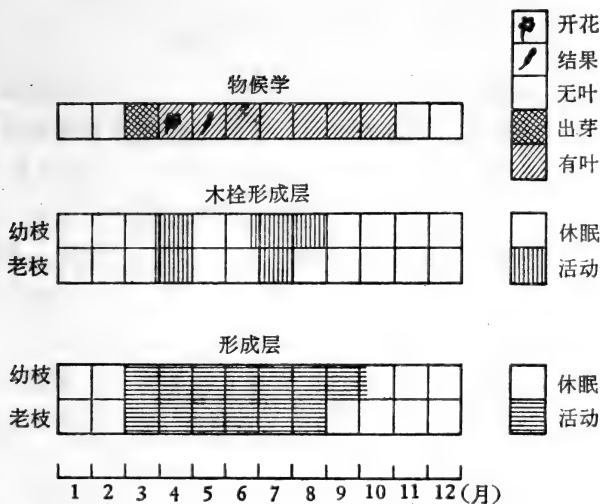


图 11-5 生长在特拉维夫户外的洋槐 (*Robinia pseudacacia*) 树上幼枝和老枝的木栓形成层和维管形成层一年的周期活动。

些有趣的观察至少似可解释如下：在 3 月维管形成层开始活动以后，茎部增粗，使维管柱外面的组织紧张，促使了木栓形成层的活动，这在 4 月时发生了作用，并且结合径向的分裂，

产生了周皮,减轻了紧张,随后停止了活动。不过,形成层的继续活动,二个月以后,又重新刺激了木栓形成层,再发生同样的顺序。但是,后来用洋槐 (*Robinia*) 研究^[13a],看到木质部-树皮的比例和木栓形成层的开始活动之间并没有关系。用赤霉酸或萘乙酸处理,比起对照植物,可延迟了较老节间木栓形成层的开始活动。这可能推想到木栓形成层的形成,可以为生长活跃的茎端或幼茎其他区域所产生的激素所抑制。不管这种推想的正确性如何,为了将来的试验工作,这可能是一个有意义的领域。

附 录

课 堂 试 验

下面的试验是与原作者商量后，采用他们发表的研究成果¹⁾，作为课堂之用。详细的指导如下。

洋紫苏 (*Coleus*) 韧皮部和木质部再生 作用中生长素的地位

洋紫苏(*Coleus* sp.) 根插大约 8—10 星期是合适的材料；要避免植物有太多的花色。确定茎端下面的第五对展开的(清楚可看到的)叶子。这对叶子下面的节间称为第五节间，在这节间的扁平面上加以损伤。

每一位学生或二位学生需要三棵植物作为比较，并应进行下述处理：

(1) 在第五节间割一小伤口，但保持植物其他部分完整。为了尽量较少地割断中央维管束，小解剖刀应该插入到节间一个扁平面的中间(较大的维管束是在茎的角上)。伤口应该是差不多 2—3 毫米深和 1—2 毫米宽。(注意：不要使伤口太大)。为了可以显出被切断的维管束的影子，理想的是在暗室中进行操作，从茎的背后照光，但是这并不是必须的。

(2) 在第五节间，象上面一样，割一伤口，除去伤口下面的叶子和芽，以及第五节伤口上面的叶子和芽，并且将第五节

1) 这些详情采自 LaMotte 和 Jacobs^[159,160] 及 Thompson 和 Jacobs^[257] 的文章。感谢 W. P. Jacobs 博士和 N. P. Thompson 博士的另外的资料。

间上面几毫米的地方的植物上部切去。这样只剩下一光杆的茎，伤口就在最上面存留的节间。在残株的茎上割口涂上普通的羊毛脂¹⁾。

(3) 照(2)进行，但是残株茎上的割口涂上含有 1% IAA 的羊毛脂糊(配制方法见脚注¹⁾)。

处理以后让植物生长 7 天，最好放在温室或生长箱(人工气候室)中。然后将损伤的节间从植株上切下，基部切成水平，上端切成一斜面，这样以后可以辨认出顶端。再将节间损伤的反面用刀片切了，将此节间固定在 Graf III。固定 24 小时(或更长)；水中洗净。然后将组织放入 85% 乳酸 12—24 小时，使硬化(如果需要可以放更久一些)。将乳酸连同节间倒入培养皿。使节间有伤口的一面朝下面，刀片削去向上的一面；放在解剖显微镜下观察。以小压勺或类似的器具轻轻压住节间，用钝的解剖针向后切开右边(R)和左边(L)。接着用小压勺压住剥到后面的左边一条，用解剖针将茎内含有木质部和髓的部分的中柱转过到右边。这样，损伤的这条(在最下面)应该清楚的和里面的组织分开(注意。韧皮部应该仍留在这条上。如果分开后不是这样时，将中柱部分再转到相反的一边)。接着应将右边和左边的切去，只留损伤的这条组织(注意：边上不要切去太多)。

关于韧皮部

将带有韧皮部的小条，放在含 0.1% 苯胺蓝的 85% 乳酸中 6—12 小时(如果在这阶段不便于染色，可将韧皮部条放在

1) 配制羊毛脂糊，用烧杯称出 50—60 克无水羊毛脂，放在大约 60°C 的温箱中过夜，这样可溶化成深黄色。加入水使成 100 克，用力搅拌。在这过程中水合的羊毛脂差不多成为白色。溶解 1.0 克 IAA 于少量纯酒精，然后加入水合的羊毛脂，用力搅拌使完全混合。配制无 IAA 的普通羊毛脂，要加入与上述等量的纯酒精。储藏在冰箱中，用时在几小时前取出一些。

85%乳酸中)。在苯胺蓝染色以后，换到含有 0.5% HCl 的 60% 酒精中，用精细的镊子在解剖显微镜下，剥去表皮层、瘢痕组织和皮层(这是困难的；仍留着一些这种组织可能证明更方便。如果将组织留在酸性酒精里太久，会差不多完全褪色)。其余的薄条再用苯胺蓝-乳酸染色，并经过二次酸性的 60% 酒精(特别是如果一片组织比较厚时，每次大约 10 分钟)，二次纯酒精和二次二甲苯。用加拿大树胶封固。在盖玻片上面压上砝码，并使制片保温几天。

关于木质部

从茎的节段上将带有韧皮部、皮层和表皮的小条剥去以后，将留着木质部和髓的小柱在水中洗涤约 1 小时。然后将小柱放在饱和碱酸品红的浓氢氧化铵溶液中 1—2 小时(较短也可)。[制备品红-氨液，加饱和的碱性品红水溶液到氨液中，直至现出黄色或棕色(“稻草色”)。制备时最好在通风橱中做。]接着倒去氨液，将小柱在水中洗涤几次；使它们留在水里直至维管束现出红色。将小柱留在水里过夜可能更好，因为如果维管束染红以后，接着太快就脱水，它们将变得太红。

将小柱放在盛有水的培养皿中，损伤的一面向下，在解剖显微镜下，用快的解剖刀将小柱右边和左边的髓和木质部分开。木质部组织应和邻近损伤面边上的髓分离，但仍附着在损伤面上。再轻轻小心地逐步切去损伤面木质部旁的髓。当髓被除去以后，切去左边和右边的一部分木质部，留着一部分损伤面每个角上的维管束(不要将边上的木质部切去太多)。刮去损伤面上剩留的髓，将木质部放在 50% 酒精中。将组织经过酒精-二甲苯系列，在每一溶液中留置大约 10 分钟。放在载玻片上使髓的一面向下，用加拿大树胶封固。这也在盖玻片上压上砝码，并使制片保温几天。

补 充 读 物

- CARLQUIST, S. (1961). *Comparative Plant Anatomy*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- EAMES, A. J. and MACDANIELS, L. H. (1947). *An Introduction to Plant Anatomy*. 2nd edition. McGraw-Hill, New York and London.
- ESAU, K. (1960). *Anatomy of Seed Plants*. Wiley, New York.
- ESAU, K. (1965). *Plant Anatomy*. 2nd edition. Wiley, New York.
- FAHN, A. (1967). *Plant Anatomy*. (Translated from the Hebrew by Sybil Broido-Altman). Pergamon Press, Oxford.
- FOSTER, A. S. (1949). *Practical Plant Anatomy*. 2nd edition. Van Nostrand, New York.
- METCALFE, C. R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons*. I. *Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons*. Vols. I and II. Clarendon Press, Oxford.
- TOMLINSON, P. B. (1961). *Anatomy of the Monocotyledons*. II. *Palmae*. Clarendon Press, Oxford.
- WARDLAW, C. W. (1968). *Morphogenesis in Plants*. Methuen, London.

参 考 文 献

1. AJELLO, L. (1941). Cytology and cellular interrelations of cystolith formation in *Ficus elastica*. *Am. J. Bot.*, **28**, 589-594.
2. ALDABA, V. C. (1927). The structure and development of the cell wall in plants. I. Bast fibers of *Boehmeria* and *Linum*. *Am. J. Bot.*, **14**, 16-24.
3. ALLDRIDGE, N. A. (1964). Anomalous vessel elements in wilted-dwarf tomato. *Bot. Gaz.*, **125**, 138-142.
4. AL-TALIB, K. H. and TORREY, J. G. (1959). The aseptic culture of isolated buds of *Pseudotsuga taxifolia*. *Pl. Physiol., Lancaster*, **34**, 630-637.
5. AL-TALIB, K. H. and TORREY, J. G. (1961). Sclereid distribution in the leaves of *Pseudotsuga* under natural and experimental conditions. *Am. J. Bot.*, **48**, 71-79.
6. ARIYANAYAGAM, D. V. and STEBBINS, G. L. (1962). Developmental studies of cell differentiation in the epidermis of monocotyledons. III. Interaction of environmental and genetic factors on stomatal differentiation in three genotypes of barley. *Devl Biol.*, **4**, 117-133.
7. ARNOTT, H. J. and PAUTARD, F. G. E. (1965a). Mineralization in plants. (Abstr.) *Am. J. Bot.*, **52**, 613.
8. ARNOTT, H. J. and PAUTARD, F. G. E. (1965b). Development of raphide idioblasts in *Lemna*. (Abstr.) *Am. J. Bot.*, **52**, 618-619.
9. ARREGUÍN, B. (1958). Rubber and latex. *Handb. PlPhysiol.*, **10**, 223-248.
10. ARTSCHWAGER, E. (1943a). Contribution to the morphology and anatomy of guayule (*Parthenium argentatum*). *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, **842**. (33 pp.).
11. ARTSCHWAGER, E. (1943b). Contribution to the morphology and anatomy of the Russian Dandelion (*Taraxacum koksaghyz*). *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, **843**. (24 pp.).
12. ARTSCHWAGER, E. (1946). Contribution to the morphology and anatomy of cryptostegia (*Cryptostegia grandiflora*). *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, **915**. (40 pp.).
13. ARZEE, T. (1953). Morphology and ontogeny of foliar sclereids in *Olea europaea*. I. Distribution and structure. II. Ontogeny. *Am. J. Bot.*, **40**, 680-687 and 745-752.
- 13a. ARZEE, T., LIPHSCHITZ, N. and WAISEL, Y. (1968). The origin and development of the phellogen in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **67**, 87-93.
14. ASH, A. L. (1948). Hemp—production and utilization. *Econ. Bot.*, **2**, 158-169.

15. ATAL, C. K. (1961). Effect of gibberellin on the fibers of hemp. *Econ. Bot.*, **15**, 133-139.
16. AVERS, C. J. (1958). Histochemical localization of enzyme activity in the root epidermis of *Phleum pratense*. *Am. J. Bot.*, **45**, 609-613.
17. AVERS, C. J. (1961). Histochemical localization of enzyme activities in root meristem cells. *Am. J. Bot.*, **48**, 137-143.
18. AVERS, C. J. (1963). Fine structure studies of *Phleum* root meristem cells. II. Mitotic asymmetry and cellular differentiation. *Am. J. Bot.*, **50**, 140-148.
19. AVERS, C. J. and GRIMM, R. B. (1959). Comparative enzyme differentiation in grass roots. I. Acid phosphatase. *Am. J. Bot.*, **46**, 190-193.
20. BAILEY, I. W. (1957). The potentialities and limitations of wood anatomy in the study of the phylogeny and classification of angiosperms. *J. Arnold Arb.*, **38**, 243-254.
21. BAILEY, I. W. (1964). *Contributions to Plant Anatomy*. Chronica Botanica, Waltham, Mass.
22. BAKER, H. G. (1965). *Plants and Civilization*. Wadsworth, Belmont, California.
23. BEER, M. and SETTERFIELD, G. (1958). Fine structure in thickened primary walls of collenchyma cells of celery petioles. *Am. J. Bot.*, **45**, 571-580.
24. BELFORD, D. S. and PRESTON, R. D. (1961). The structure and growth of root hairs. *J. exp. Bot.*, **12**, 157-168.
25. BELL, P. R. (1965). The structure and origin of mitochondria. *Sci. Progr., Lond.*, **53**, 33-44.
26. BIERHORST, D. W. and ZAMORA, P. M. (1965). Primary xylem elements and element associations of angiosperms. *Am. J. Bot.*, **52**, 657-710.
27. BISALPUTRA, T. and ESAU, K. (1964). Polarized light study of phloem differentiation in embryo of *Chenopodium album*. *Bot. Gaz.*, **125**, 1-7.
28. BLAKELY, L. M. and STEWARD, F. C. (1964). Growth and organized development of cultured cells. V. The growth of colonies from free cells on nutrient agar. *Am. J. Bot.*, **51**, 780-791.
29. BLOCH, R. (1944). Developmental potency, differentiation and pattern in meristems of *Monstera deliciosa*. *Am. J. Bot.*, **31**, 71-77.
30. BLOCH, R. (1946). Differentiation and pattern in *Monstera deliciosa*. The idioblastic development of the trichosclereids in the air root. *Am. J. Bot.*, **33**, 544-551.
31. BLOCH, R. (1948). The development of the secretory cells of *Ricinus* and the problem of cellular differentiation. *Growth*, **12**, 271-284.
32. BLOCH, R. (1965). Histological foundations of differentiation and development in plants. *Handb. PflPhysiol.*, **15**, 1, 146-188.
33. BONNER, J. (1965). *The Molecular Biology of Development*. Cambridge University Press, London.
34. BONNETT, H. T., Jr. and NEWCOMB, E. H. (1965). Polyribosomes and cisternal accumulations in root cells of radish. *J. Cell Biol.*, **27**, 423-432.
35. BOUCK, G. B. (1963a). Stratification and subsequent behavior of plant cell organelles. *J. Cell Biol.*, **18**, 441-457.
36. BOUCK, G. B. (1963b). An examination of the effects of ultracentrifugation on the organelles in living root tip cells. *Am. J. Bot.*, **50**, 1046-1054.
37. BOUCK, G. B. and CRONSHAW, J. (1965). The fine structure of differentiating sieve tube elements. *J. Cell Biol.*, **25**, 79-95.

38. BROWN, R. (1958). Cellular basis for the induction of morphological structures. *Nature, Lond.*, **181**, 1546-1547.
39. BROWN, W. V. and JOHNSON, SR. C. (1962). The fine structure of the grass guard cell. *Am. J. Bot.*, **49**, 110-115.
40. BÜNNING, E. (1952). Morphogenesis in plants. *Surv. biol. Prog.*, **2**, 105-140.
41. BÜNNING, E. (1957). Polarität und inaquale Teilung des pflanzlichen Protoplasten. *Protoplasmatologia*, **8**, 1-86.
42. BÜNNING, E. (1965). Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung von Pflanzen. *Handb. Pfl. Physiol.*, **15**, 1, 383-408.
43. BÜNNING, E. and BIEGERT, F. (1953). Die Bildung der Spaltöffnungsinitialen bei *Allium Cepa*. *Z. Bot.*, **41**, 17-39.
44. BÜNNING, E. and SAGROMSKY, H. (1948). Die Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis. *Z. Naturf.*, **3b**, 203-216.
45. BUTTROSE, M. (1963). Ultrastructure of the developing aleurone cells of wheat grain. *Aust. J. biol. Sci.*, **16**, 768-774.
46. BUVAT, R. (1963). Sur la présence d'acide ribonucléique dans les 'corpuscules muqueux' des cellules criblées de *Cucurbita pepo*. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **257**, 733-735.
47. CAMUS, G. (1943). Sur le greffage de bourgeons d'Endive sur des fragments de tissus cultivés in vitro. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **137**, 184-185.
48. CARLQUIST, S. (1961). *Comparative Plant Anatomy*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
49. CHEADLE, V. I. (1937). Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. *Bot. Gaz.*, **98**, 535-555.
50. CHEADLE, V. I. (1956). Research on xylem and phloem—progress in fifty years. *Am. J. Bot.*, **43**, 719-731.
51. CHEADLE, V. I. (1963). Vessels in Iridaceae. *Phytomorphology*, **13**, 245-248.
52. CHEADLE, V. I. and ESAU, K. (1958). Secondary phloem of Calycanthaceae. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **29**, 397-510.
53. CHEADLE, V. I. and TUCKER, J. (1961). Vessels and phylogeny of Monocotyledoneae. In *Recent Advances in Botany*, 161-165. Toronto University Press.
54. CHEADLE, V. I. and WHITFORD, N. B. (1941). Observations on the phloem in Monocotyledoneae. I. The occurrence and phylogenetic specialization in structure of the sieve tubes in the metaphloem. *Am. J. Bot.*, **28**, 623-627.
55. CLUTTER, M. E. (1960). Hormonal induction of vascular tissue in tobacco pith in vitro. *Science, N. Y.*, **132**, 548-549.
56. CLUTTER, M. E. (1963). Effects of IAA and kinetin on cell differentiation in cabbage pith cultures. *Pl. Physiol., Lancaster*, **38** (Suppl.), xii.
57. COBLEY, L. S. (1956). *An Introduction to the Botany of Tropical Crops*. Longmans, Green, London.
58. COMMONER, B. and ZUCKER, M. L. (1953). Cellular differentiation: an experimental approach. In *Growth and Differentiation in Plants*, 339-392. Iowa State College Press, Ames, Iowa.
59. CONWAY, V. M. (1937). Studies on the autecology of *Cladium mariscus* R. Br. III. The aeration of the subterranean parts of the plant. *New Phytol.*, **36**, 64-96.
60. COOKE, G. B. (1948). Cork and cork products. *Econ. Bot.*, **2**, 393-402.

61. CORMACK, R. G. H. (1937). The development of root hairs by *Elodea canadensis*. *New Phytol.*, **36**, 19-25.
62. CORMACK, R. G. H. (1949). The development of root hairs in angiosperms. *Bot. Rev.*, **15**, 583-612.
63. CORMACK, R. G. H. (1962). Development of root hairs in angiosperms. II. *Bot. Rev.*, **28**, 446-464.
64. COWAN, J. M. (1950). *The Rhododendron Leaf*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
65. CRAFTS, A. S. and CURRIER, H. B. (1963). On sieve tube function. *Protoplasma*, **57**, 188-202.
66. CRONSHAW, J. (1967). Tracheid differentiation in tobacco pith cultures. *Planta*, **72**, 78-90.
67. CRONSHAW, J. and BOUCK, G. B. (1965). The fine structure of differentiating xylem elements. *J. Cell Biol.*, **24**, 415-431.
68. CRONSHAW, J. and ESAU, K. (1967). Tubular and fibrillar components of mature and differentiating sieve elements. *J. Cell Biol.*, **34**, 801-815.
69. CRÜGER, H. (1855). Zur Entwicklungsgeschichte der Zellenwand. *Bot. Ztg*, **13**, 601-613 and 617-629.
70. CUTTER, E. G. (1967). Differentiation of trichoblasts in roots of *Hydrocharis*. (Abstr.) *Am. J. Bot.*, **54**, 632.
71. CUTTER, E. G. (1971). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation*. Part 2: *Organs*. Edward Arnold, London (in preparation).
72. CZERNIK, C. A. and AVERS, C. J. (1964). Phosphatase activity and cellular differentiation in *Phleum* root meristem. *Am. J. Bot.*, **51**, 424-431.
73. DALE, H. M. (1951). Carbon dioxide and root hair development in *Anacharis* (*Elodea*). *Science*, N. Y., **114**, 438-439.
74. DAWES, C. J. and BOWLER, E. (1959). Light and electron microscope studies of the cell wall structure of the root hairs of *Raphanus sativus*. *Am. J. Bot.*, **46**, 561-565.
75. DEMAGGIO, A., WETMORE, R. and MOREL, G. (1963). Induction de tissu vasculaire dans le prothalle de Fougère. *C. r. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **256**, 5196-5199.
76. DIGBY, J. and WAREING, P. F. (1966). The effect of growth hormones on cell division and expansion in liquid suspension cultures of *Acer pseudoplatanus*. *J. exp. Bot.*, **17**, 718-725.
77. DORMER, K. J. (1961). The crystals in the ovaries of certain Compositae. *Ann. Bot., N. S.*, **25**, 241-254.
78. DORMER, K. J. (1962). The taxonomic significance of crystal forms in *Centaurea*. *New Phytol.*, **61**, 32-35.
79. DRIESCH, H. (1908). *The Science and Philosophy of the Organism*. A. & C. Black, London.
80. DUCHAIGNE, A. (1955). Les divers types de collenchymes chez les Dicotylédones; leur ontogénie et leur lignification. *Annls Sci. nat., Bot.*, sér. II, **16**, 455-479.
81. ENGLEMAN, E. M. (1965a). Sieve element of *Impatiens sultanii*. 1. Wound reaction. *Ann. Bot., N.S.*, **29**, 83-101.
82. ENGLEMAN, E. M. (1965b). Sieve element of *Impatiens sultanii*. 2. Developmental aspects. *Ann. Bot., N.S.*, **29**, 103-118.
83. ERICKSON, R. O. (1961). Probability of division of cells in the epidermis of the *Phleum* root. *Am. J. Bot.*, **48**, 268-274.
84. ESAU, K. (1936a). Ontogeny and structure of collenchyma and of vascular tissues in celery petioles. *Hilgardia*, **10**, 431-476.

85. ESAU, K. (1936b). Vessel development in celery. *Hilgardia*, **10**, 479-484.
86. ESAU, K. (1943). Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of the bast fibers. *Am. J. Bot.*, **30**, 579-586.
87. ESAU, K. (1948). Phloem structure in the grapevine, and its seasonal changes. *Hilgardia*, **18**, 217-296.
88. ESAU, K. (1961). *Plants, Viruses, and Insects*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
89. ESAU, K. (1964a). Aspects of ultrastructure of phloem. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, Zimmermann, M. H., 51-63. Academic Press, New York.
90. ESAU, K. (1964b). Structure and development of the bark in dicotyledons. In *The Formation of Wood in Forest Trees*, Zimmermann, M. H., 37-50. Academic Press, New York.
91. ESAU, K. (1965a). *Plant Anatomy*, 2nd edition. Wiley, New York.
92. ESAU, K. (1965b). *Vascular Differentiation in Plants*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
93. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1958). Wall thickening in sieve elements. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **44**, 546-553.
94. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1959). Size of pores and their content in sieve elements of dicotyledons. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **45**, 156-162.
95. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1961). An evaluation of studies on ultrastructure of sieve plates. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **47**, 1716-1726.
96. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1962). Mitochondria in the phloem of *Cucurbita*. *Bot. Gaz.*, **124**, 79-85.
97. ESAU, K. and CHEADLE, V. I. (1965). Cytologic studies on phloem. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, **36**, 253-344.
98. ESAU, K., CHEADLE, V. I. and GILL, R. H. (1966a). Cytology of differentiating tracheary elements. I. Organelles and membrane systems. *Am. J. Bot.*, **53**, 756-764.
99. ESAU, K., CHEADLE, V. I. and GILL, R. H. (1966b). Cytology of differentiating tracheary elements. II. Structures associated with cell surfaces. *Am. J. Bot.*, **53**, 765-771.
100. ESAU, K., CHEADLE, V. I. and RISLEY, E. B. (1962). Development of sieveplate pores. *Bot. Gaz.*, **123**, 233-243.
101. ESAU, K., CHEADLE, V. I. and RISLEY, E. B. (1963). A view of ultrastructure of *Cucurbita* xylem. *Bot. Gaz.*, **124**, 311-316.
102. ESAU, K., CURRIER, H. B. and CHEADLE, V. I. (1957). Physiology of phloem. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **8**, 349-374.
103. ESCHRICH, W. (1953). Beiträge zur Kenntniss der Wundsiebröhrenentwicklung bei *Impatiens Holsti*. *Planta*, **43**, 37-74.
104. EVERT, R. F. and KOZLOWSKI, T. T. (1967). Effect of isolation of bark on cambial activity and development of xylem and phloem in trembling aspen. *Am. J. Bot.*, **54**, 1045-1055.
105. FAHN, A. (1952). On the structure of floral nectaries. *Bot. Gaz.*, **113**, 464-470.
106. FAHN, A. and ARNON, N. (1963). The living wood fibres of *Tamarix aphylla* and the changes occurring in them in transition from sapwood to heartwood. *New Phytol.*, **62**, 99-104.
107. FAHN, A. and LESHEM, B. (1963). Wood fibres with living protoplasts. *New Phytol.*, **62**, 91-98.

108. FAIRBAIRN, J. W. and KAPOOR, L. D. (1960). The laticiferous vessels of *Papaver somniferum* L. *Planta med.*, **8**, 49-61.
109. FLORIN, R. (1933). Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. *K. svenska VetenskAkad. Handl.*, ser. 3, **12**.
110. FOARD, D. E. (1958). An experimental study of sclereid development in the leaf of *Camellia japonica*. *Pl. Physiol., Lancaster*, **33** (Suppl.), xli.
111. FOARD, D. E. (1959). Pattern and control of sclereid formation in the leaf of *Camellia japonica*. *Nature, Lond.*, **184**, 1663-1664.
112. FOARD, D. E. and HABER, A. H. (1961). Anatomic studies of gamma-irradiated wheat growing without cell division. *Am. J. Bot.*, **48**, 438-446.
113. FOARD, D. E., HABER, A. H. and FISHMAN, T. N. (1965). Initiation of lateral root primordia without completion of mitosis and without cytokinesis in uniseriate pericycle. *Am. J. Bot.*, **52**, 580-590.
114. FOSKET, D. E. and ROBERTS, L. W. (1964). Induction of wound-vessel differentiation in isolated *Coleus* stem segments in vitro. *Am. J. Bot.*, **51**, 19-25.
115. FOSTER, A. S. (1947). Structure and ontogeny of the terminal sclereids in the leaf of *Mouriria Huberi* Cogn. *Am. J. Bot.*, **34**, 501-514.
116. FOSTER, A. S. (1949). *Practical Plant Anatomy*. 2nd edition. Van Nostrand, New York.
117. FOSTER, A. S. (1955). Structure and ontogeny of terminal sclereids in *Boronia serrulata*. *Am. J. Bot.*, **42**, 551-560.
118. FRANKE, W. (1961). Ectodesmata and foliar absorption. *Am. J. Bot.*, **48**, 683-691.
119. FREY-WYSSLING, A., and MÜHLETHALER, K. (1965). *Ultrastructural Plant Cytology*. Elsevier, Amsterdam, London, New York.
120. GAUDET, J. (1960). Ontogeny of foliar sclereids in *Nymphaea odorata*. *Am. J. Bot.*, **47**, 525-532.
121. GEESTERANUS, R. A. M. (1941). On the development of the stellate form of the pith cells of *Juncus* species. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, **44**, 489-501 and 648-653.
122. GOODWIN, R. H. (1942). On the development of xylary elements in the first internode of *Avena* in dark and light. *Am. J. Bot.*, **29**, 818-828.
123. GRAHAM, J. S. D., JENNINGS, A. C., MORTON, R. K., PALK, B. A. and RAISON, J. K. (1962). Protein bodies and protein synthesis in developing wheat endosperm. *Nature, Lond.*, **196**, 967-969.
124. GRANICK, S. (1961). The chloroplasts: inheritance, structure, and function. In *The Cell*, Vol. II, BRACHET, J. and MIRSKY, A. E., 489-619. Academic Press, New York and London.
125. GREW, N. (1682). *The Anatomy of Plants*. Johnson Reprint Corp., New York and London, 1965.
126. GROBSTEIN, C. (1966). What we do not know about differentiation. *Am. Zoologist*, **6**, 89-95.
127. HABER, A. H. (1962). Nonessentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. I. Studies with radiation-induced mitotic inhibition. *Am. J. Bot.*, **49**, 583-589.
128. HABER, A. H. and FOARD, D. E. (1963). Nonessentiality of concurrent cell divisions for degree of polarization of leaf growth. II. Evidence from untreated plants and from chemically induced changes of the degree of polarization. *Am. J. Bot.*, **50**, 937-944.

129. HABERLANDT, G. (1914). *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London.
130. HALL, D. M. (1967). Wax microchannels in the epidermis of white clover. *Science, N. Y.*, **158**, 505-506.
131. HALPERIN, W. (1966). Alternative morphogenetic events in cell suspensions. *Am. J. Bot.*, **53**, 443-453.
132. HALPERIN, W. and JENSEN, W. A. (1967). Ultrastructural changes during growth and embryogenesis in carrot cell cultures. *J. Ultrastruct. Res.*, **18**, 428-443.
133. HARRIS, T. M. (1956). The fossil plant cuticle. *Endeavour*, **15**, 210-214.
134. HEPLER, P. K. and NEWCOMB, E. H. (1963). The fine structure of young tracheary xylem elements arising by redifferentiation of parenchyma in wounded *Coleus* stem. *J. exp. Bot.*, **14**, 496-503.
135. HEPLER, P. K. and NEWCOMB, E. H. (1964). Microtubules and fibrils in the cytoplasm of *Coleus* cells undergoing secondary wall deposition. *J. Cell Biol.*, **20**, 529-533.
136. HEPTON, C. E. L. and PRESTON, R. D. (1960). Electron microscopic observations of the structure of sieve-connexions in the phloem of angiosperms and gymnosperms. *J. exp. Bot.*, **11**, 381-394.
137. HESLOP-HARRISON, J. (1967). Differentiation. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **18**, 325-348.
138. HOWE, K. J. and STEWARD, F. C. (1962). Anatomy and development of *Mentha piperita* L. *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn*, **379**, 11-40.
139. HULBARY, R. L. (1944). The influence of air spaces on the three-dimensional shapes of cells in *Elodea* stems, and a comparison with pith cells of *Ailanthus*. *Am. J. Bot.*, **31**, 561-580.
140. JACOBS, W. P. (1952). The role of auxin in differentiation of xylem around a wound. *Am. J. Bot.*, **39**, 301-309.
141. JACOBS, W. P. (1954). Acropetal auxin transport and xylem regeneration—a quantitative study. *Am. Nat.*, **88**, 327-337.
142. JACOBS, W. P. (1956). Internal factors controlling cell differentiation in the flowering plants. *Am. Nat.*, **90**, 163-169.
143. JACOBS, W. P. and MORROW, I. B. (1957). A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *Coleus*. *Am. J. Bot.*, **44**, 823-842.
144. JACOBS, W. P. and MORROW, I. B. (1958). Quantitative relations between stages of leaf development and differentiation of sieve tubes. *Science, N. Y.*, **128**, 1084-1085.
145. JENNINGS, J. D. (1957). Danger Cave. *Anthrop. Pap. Univ. Utah*, **27**, 1-328.
146. JENSEN, W. A. (1961). Relation of primary cell wall formation to cell development in plants. In *Synthesis of Molecular and Cellular Structure*, RUDNICK, D. (Symp. Dev. Growth, **19**), 89-110.
147. JENSEN, W. A. (1964a). *The Plant Cell*. Wadsworth, Belmont, California.
148. JENSEN, W. A. (1964b). Cell development during plant embryogenesis. *Brookhaven Symp. Biol.*, **16**, 179-202.
149. JUNIPER, B. E. (1959). Growth, development, and effect of the environment on the ultra-structure of plant surfaces. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **56**, 413-419.
150. JUNIPER, B. E. and ROBERTS, R. M. (1966). Polysaccharide synthesis and the fine structure of root cells. *Jl R. microsc. Soc.*, **85**, 63-72.

151. KARLING, J. S. (1916). The laticiferous system of *Achras zapota* L. I. A preliminary account of the origin, structure, and distribution of the latex vessels in the apical meristem. *Am. J. Bot.*, **16**, 803-824.
152. KAUFMAN, P. B. and CASSELL, S. J. (1963). Striking features in the development of internodal epidermis in the oat plant (*Avena sativa*). *Mich. Bot.*, **2**, 115-121.
153. KING, N. J. and BAYLEY, S. T. (1965). A preliminary analysis of the proteins of the primary walls of some plant cells. *J. exp. Bot.*, **16**, 294-303.
154. KIRK, J. T. O. and TILNEY-BASSETT, R. A. E. (1967). *The Plastids*. Freeman, San Francisco and London.
155. KOLLMANN, R. (1964). On the fine structure of the sieve element protoplast. *Phytomorphology*, **14**, 247-264.
156. KUNDU, B. C. (1942). The anatomy of two Indian fibre plants, *Cannabis* and *Corchorus*, with special reference to the fibre distribution and development. *J. Indian bot. Soc.*, **21**, 93-128.
157. KUNDU, B. C. and SEN, S. (1961). Origin and development of fibres in ramie (*Boehmeria nivea* Gaud.). *Proc. natn. Inst. Sci. India*, B (Suppl.), **26**, 190-198.
158. LAETSCH, W. M. and STETLER, D. A. (1965). Chloroplast structure and function in cultured tobacco tissue. *Am. J. Bot.*, **52**, 798-804.
159. LAMOTTE, C. E. and JACOBS, W. P. (1962). Quantitative estimation of phloem regeneration in *Coleus* internodes. *Stain Technol.*, **37**, 63-73.
160. LAMOTTE, C. E. and JACOBS, W. P. (1963). A role of auxin in phloem regeneration in *Coleus* internodes. *Devl Biol.*, **8**, 80-98.
161. LAMPORT, D. T. A. (1965). The protein component of primary cell walls. *Adv. Bot. Res.*, **2**, 151-218.
162. LEDBETTER, M. C. and PORTER, K. R. (1963). A 'microtubule' in plant cell fine structure. *J. Cell Biol.*, **19**, 239-250.
163. LEECH, J. H., MOLLENHAUER, H. H. and WHALEY, W. G. (1963). Ultrastructural changes in the root apex. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 74-84.
164. LEROUX, R. (1954). Recherches sur les modifications anatomiques de trois espèces d'osiers (*Salix viminalis* L., *Salix purpurea* L., *Salix fragilis* L.) provoquées par l'acide naphthalène-acétique. *C. r. Séanc. Soc. Biol.*, **148**, 284-286.
165. LIESE, W. (1965). The fine structure of bordered pits in softwoods. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 271-290. Syracuse University Press.
166. LINSBAUER, K. (1930). *Die Epidermis. Handb. Pflanzenanat.* Band IV. Abteilung 1. Teil 2: *Histologie*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
167. LIVINGSTON, L. G. (1964). The nature of plasmodesmata in normal (living) plant tissues. *Am. J. Bot.*, **51**, 950-957.
168. LLOYD, F. E. (1942). *Carnivorous Plants*. Chronica Botanica, Waltham, Mass.
169. LOWARY, P. A. and AVERS, C. J. (1965). Nucleolar variation during differentiation of *Phleum* root epidermis. *Am. J. Bot.*, **52**, 199-203.
170. MACDOUGAL, D. T. (1926). Growth and permeability of century-old cells. *Am. Nat.*, **60**, 393-415.
171. MACNEISH, R. S. (1964). Ancient Mesoamerican civilization. *Science*, N. Y., **143**, 531-537.
172. MAHLBERG, P. G. (1959a). Karyokinesis in the non-articulated laticifers of *Nerium oleander* L. *Phytomorphology*, **9**, 110-118.

173. MAHLBERG, P. G. (1959b). Development of the non-articulated laticifer in proliferated embryos of *Euphorbia marginata* Pursh. *Phytomorphology*, **9**, 156-162.
174. MAHLBERG, P. G. (1961). Embryogeny and histogenesis in *Nerium oleander*. II. Origin and development of the non-articulated laticifer. *Am. J. Bot.*, **48**, 90-99.
175. MAHLBERG, P. G. (1963). Development of non-articulated laticifer in seedling axis of *Nerium oleander*. *Bot. Gaz.*, **124**, 224-231.
176. MAHLBERG, P. G. and SABHARWAL, P. S. (1967). Mitosis in the non-articulated laticifer of *Euphorbia marginata*. *Am. J. Bot.*, **54**, 465-472.
177. MARTIN, D. J. (1955). Features on plant cuticle. An aid to the analysis of the natural diet of grazing animals, with especial reference to Scottish hill sheep. *Trans. Proc. bot. Soc. Edinb.*, **36**, 278-288.
178. METCALFE, C. R. (1967). Distribution of latex in the plant kingdom. *Econ. Bot.*, **21**, 115-127.
179. METCALFE, C. R. and CHALK, L. (1950). *Anatomy of the Dicotyledons*. Vols. I and II. Clarendon Press, Oxford.
180. MEYER, J. (1959). Le caractère précocement idioplastique des initiales stomatiques du pétiole de *Populus pyramidalis* Rozier. *Protoplasma*, **51**, 313-319.
181. MIA, A. J. and PATHAK, S. M. (1965). Histochemical studies of sclereid induction in the shoot of *Rauwolfia* species. *J. exp. Bot.*, **16**, 177-181.
182. MITCHELL, J. W. and WORLEY, J. F. (1964). Intracellular transport apparatus of phloem fibers. *Science, N. Y.*, **145**, 409-410.
183. MOLLENHAUER, H. H. and MORRÉ, D. J. (1966). Golgi apparatus and plant secretion. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **17**, 27-46.
184. MOOR, H. (1959). Platin-Kohle-Abdrök-Technik angewandt auf den Feinbau der milchröhren. *J. Ultrastruct. Res.*, **2**, 393-422.
185. MORRÉ, D. J., JONES, D. D. and MOLLENHAUER, H. H. (1967). Golgi apparatus mediated polysaccharide secretion by outer root cap cells of *Zea mays*. *Planta*, **74**, 286-301.
186. MORTLOCK, C. (1952). The structure and development of the hydathodes of *Ranunculus fluitans* Lam. *New Phytol.*, **51**, 129-138.
187. MÜHLETHALER, K. (1961). Plant cell walls. In *The Cell*, Vol. II, BRACHET, J. and MIRSKY, A. E., 85-134. Academic Press, New York and London.
188. MÜHLETHALER, K. (1965). Growth theories and the development of the cell wall. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 51-60. Syracuse University Press.
189. MÜHLETHALER, K. (1967). Ultrastructure and formation of plant cell walls. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **18**, 1-24.
190. MURMANIS, L. and EVERT, R. F. (1966). Some aspects of sieve cell ultrastructure in *Pinus strobus*. *Am. J. Bot.*, **53**, 1065-1078.
191. NEWCOMB, E. H. and BONNETT, H. T., Jr. (1965). Cytoplasmic microtubule and wall microfibril orientation in root hairs of radish. *J. Cell Biol.*, **27**, 575-589.
192. NORTHCOTE, D. H. (1963). Changes in the cell walls of plants during differentiation. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **17**, 157-174.
193. NORTHCOTE, D. H. and PICKETT-HEAPS, J. D. (1966). A function of the Golgi apparatus in polysaccharide synthesis and transport in the root-cap cells of wheat. *Biochem. J.*, **98**, 159-167.

194. NOUGARÈDE, A. (1963). Premières observations sur l'infrastructure et sur l'évolution des cellules des jeunes ébauches foliaires embryonnaires du *Tropaeolum majus* L.: cytologie de la deshydratation de maturation. *C. r. hebdomadaire Séances Acad. Sci., Paris*, **257**, 1335-1338.
195. PALEG, L. G. (1965). Physiological effects of gibberellins. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **16**, 291-322.
196. PANT, D. D. (1965). On the ontogeny of stomata and other homologous structures. *Plant Sci. Ser. (Allahabad)*, **1**, 1-24.
197. PANT, D. D. and KIDWAI, P. F. (1967). Development of stomata in some Cruciferae. *Ann. Bot., N. S.*, **31**, 513-521.
198. PANT, D. D. and MEHRA, B. (1964). Ontogeny of stomata in some Ranunculaceae. *Flora, Jena*, **155**, 179-188.
199. PARTANEN, C. R. (1965). On the chromosomal basis for cellular differentiation. *Am. J. Bot.*, **52**, 204-209.
200. PEDERSEN, M. W., LE FEVRE, C. W. and WIEBE, H. H. (1958). Absorption of C¹⁴-labeled sucrose by alfalfa nectaries. *Science, N. Y.*, **127**, 758-759.
201. POPHAM, R. A. (1958). Some causes underlying cellular differentiation. *Ohio J. Sci.*, **58**, 347-353.
202. PORTER, K. R. (1961). The ground substance; observations from electron microscopy. In *The Cell*, Vol. II, BRACHET, J. and MIRSKY, A. E., 621-675. Academic Press, New York and London.
203. POSTLETHWAIT, S. N. and NELSON, O. E., Jr. (1957). A chronically wilted mutant of maize. *Am. J. Bot.*, **44**, 628-633.
204. REAMS, W. M., Jr. (1953). The occurrence and ontogeny of hydathodes in *Hygrophila polysperma* T. Anders. *New Phytol.*, **52**, 8-13.
205. RHODES, M. J. C. and YEMM, E. W. (1963). Development of chloroplasts and the synthesis of proteins in leaves. *Nature, Lond.*, **200**, 1077-1080.
206. ROBERTS, L. W. and FOSKET, D. E. (1962). Further experiments on wound-vessel formation in stem wounds of *Coleus*. *Bot. Gaz.*, **123**, 247-254.
207. ROELOFSEN, P. A. (1959). *The Plant Cell-Wall. Handb. Pflanzenanat.* Band III, Teil 4. Abteilung Cytologie. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
208. ROELOFSEN, P. A. (1965). Ultrastructure of the wall in growing cells and its relation to the direction of the growth. *Adv. Bot. Res.*, **2**, 69-149.
209. ROSENE, H. F. (1954). A comparative study of the rates of water influx into the hairless epidermal surface and the root hairs of onion roots. *Physiologia Pl.*, **7**, 676-686.
210. ROTHWELL, N. V. (1964). Nucleolar size differences in the grass root epidermis. *Am. J. Bot.*, **51**, 172-179.
211. ROTHWELL, N. V. (1966). Evidence for diverse cell types in the apical region of the root epidermis of *Panicum virgatum*. *Am. J. Bot.*, **53**, 7-11.
212. SASSEN, M. M. A. (1965). Breakdown of the plant cell wall during the cell-fusion process. *Acta bot. neerl.*, **14**, 165-196.
213. SAX, H. J. (1938). The relation between stomata counts and chromosome number. *J. Arnold Arbor.*, **19**, 437-441.
214. SCHIEFERSTEIN, R. H. and LOOMIS, W. E. (1956). Wax deposits on leaf surfaces. *Pl. Physiol., Lancaster*, **31**, 240-247.
215. SCHMID, R. (1965). The fine structure of pits in hardwoods. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 291-304. Syracuse University Press.

216. SCHNEPF, E. (1960). Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. *Planta*, **54**, 641-674.
217. SCHNEPF, E. (1963a). Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. 1. Über den Fangschleim der Insektivoren. *Flora, Jena*, **153**, 1-22.
218. SCHNEPF, E. (1963b). Zur Cytologie und Physiologie pflanzlicher Drüsen. 2. Über die Wirkung von Sauerstoffentzug und von Atmungsinhibitoren auf die Sekretion des Fangschleimes von *Drosophyllum* und auf die Feinstruktur der Drüsenzellen. *Flora, Jena*, **153**, 23-48.
219. SCHNEPF, E. (1965). Physiologie und Morphologie sekretarischer Pflanzenzellen. In *Sekretion und Exkretion* (2 wissenschaftliche Konferenz der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte, 1964), 72-88. Springer-Verlag, Berlin.
220. SCOTT, D. H. (1886). On the occurrence of articulated laticiferous vessels in *Hevea*. *J. Linn. Soc. (Bot.)*, **21**, 566-573.
221. SCOTT, F. M., HAMNER, K. S., BAKER, E. and BOWLER, E. (1956). Electron microscope studies of cell wall growth in the onion root. *Am. J. Bot.*, **43**, 313-324.
222. SCULTHORPE, C. D. (1967). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London.
223. SIMON, S. (1908). Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. *Ber. dt. bot. Ges.*, **26**, 364-396.
224. SINNOTT, E. W. and BLOCH, R. (1939). Cell polarity and the differentiation of root hairs. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **25**, 248-252.
225. SINNOTT, E. W. and BLOCH, R. (1943). Development of the fibrous net in the fruit of various races of *Luffa cylindrica*. *Bot. Gaz.*, **105**, 90-99.
226. SINNOTT, E. W. and BLOCH, R. (1944). Visible expression of cytoplasmic pattern in the differentiation of xylem strands. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **30**, 388-392.
227. SINNOTT, E. W. and BLOCH, R. (1945). The cytoplasmic basis of intercellular patterns in vascular differentiation. *Am. J. Bot.*, **32**, 151-156.
228. SINNOTT, E. W. and BLOCH, R. (1946). Comparative differentiation in the air roots of *Monstera deliciosa*. *Am. J. Bot.*, **33**, 587-590.
229. SIRCAR, S. M. and CHAKRAVERTY, R. (1960). The effect of gibberellic acid on jute (*Corchorus capsularis* Linn.). *Sci. Cult.*, **26**, 141-143.
230. SJÖLUND, R. D. (1968). *Chloroplast development and cellular differentiation in tissue cultures of Streptanthus tortuosus Kell. (Cruciferae)*. Ph.D. thesis, University of California, Davis.
231. SMITH, C. EARLE, JR. (1965). Plant fibers and civilization—cotton, a case in point. *Econ. Bot.*, **19**, 71-82.
232. SOLEREDER, H. (1908). *Systematic Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
233. SOROKIN, H. P. and THIMANN, K. V. (1964). The histological basis for inhibition of axillary buds in *Pisum sativum* and the effects of auxins and kinetin on xylem development. *Protoplasma*, **59**, 326-350.
234. SOUTHORN, W. A. (1960). Complex particles in *Hevea* latex. *Nature, Lond.*, **188**, 165-166.
235. SPENCER, H. G. (1939). The effect of puncturing individual latex tubes of *Euphorbia wulfenii*. *Ann. Bot., N. S.*, **3**, 227-229.
236. SRIVASTAVA, L. M. (1966). On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* L. *J. Cell Biol.*, **31**, 79-93.

237. STACE, C. A. (1963). *A Guide to Subcellular Botany*. Longmans, Green, London.
238. STACE, C. A. (1965). Cuticular studies as an aid to plant taxonomy. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot.)*, **4**, 1-78.
239. STAFFORD, H. A. (1948). Studies on the growth and xylary development of *Phleum pratense* seedlings in darkness and in light. *Am. J. Bot.*, **35**, 706-715.
240. STANGE, L. (1965). Plant cell differentiation. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **16**, 119-140.
241. STANT, M. Y. (1961). The effect of gibberellic acid on fibre-cell length. *Ann. Bot., N.S.*, **25**, 453-462.
242. STANT, M. Y. (1963). The effect of gibberellic acid on cell width and the cell-wall of some phloem fibres. *Ann. Bot., N.S.*, **27**, 185-196.
243. STEBBINS, G. L. (1965). From gene to character in higher plants. *Am. Scient.*, **53**, 104-126.
244. STEBBINS, G. L. and JAIN, S. K. (1960). Developmental studies of cell differentiation in the epidermis of monocotyledons. I. *Allium*, *Rhoeo* and *Commelina*. *Devl Biol.*, **2**, 409-426.
245. STEBBINS, G. L. and KHUSH, G. S. (1961). Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *Am. J. Bot.*, **48**, 51-59.
246. STEBBINS, G. L. and SHAH, S. S. (1960). Developmental studies of cell differentiation in the epidermis of monocotyledons. II. Cytological features of stomatal development in the Gramineae. *Devl Biol.*, **2**, 477-500.
247. STEBBINS, G. L., SHAH, S. S., JAMIN, D. and JURA, P. (1967). Changed orientation of the mitotic spindle of stomatal guard cell divisions in *Hordeum vulgare*. *Am. J. Bot.*, **54**, 71-80.
248. STERLING, C. (1947). Sclereid formation in the shoot of *Pseudotsuga taxifolia*. *Am. J. Bot.*, **34**, 45-52.
249. STERLING, C. (1954). Sclereid development and the texture of Bartlett pears. *Fd Res.*, **19**, 433-443.
250. STEVENS, A. B. P. (1956). The structure and development of the hydathodes of *Caltha palustris* L. *New Phytol.*, **55**, 339-345.
251. STEWARD, F. C. (1963). The control of growth in plant cells. *Scient. Am.*, **209**, 104-113.
252. STEWARD, F. C. with MAPES, M. O., KENT, A. E. and HOLSTEN, R. D. (1964). Growth and development of cultured plant cells. *Science, N. Y.*, **143**, 20-27.
253. STEWARD, F. C., MAPES, M. O. and MEARS, K. (1958). Growth and organized development of cultured cells. II. Organization in cultures grown from freely suspended cells. *Am. J. Bot.*, **45**, 704-708.
254. STEWART, K. D. and CUTTER, E. G. (1967). Ultrastructure of trichoblasts and root tip cells in *Hydrocharis*. (Abstr.) *Am. J. Bot.*, **54**, 632.
255. THAINE, R. (1964). Protoplast structure in sieve tube elements. *New Phytol.*, **63**, 236-243.
256. THOMPSON, N. P. (1967). The time course of sieve tube and xylem cell regeneration and their anatomical orientation in *Coleus* stems. *Am. J. Bot.*, **54**, 588-595.
257. THOMPSON, N. P. and JACOBS, W. P. (1966). Polarity of IAA effect on sieve-tube and xylem regeneration in *Coleus* and tomato stems. *Pl. Physiol., Lancaster*, **41**, 673-682.

258. TSCHERMAK-WOESS, E. and HASITSCHKA, G. (1953). Über Musterbildung in der Rhizodermis und Exodermis bei einigen Angiospermen und einer Polypodiacee. *Öst. bot. Z.*, **100**, 646-651.
259. TSOUMIS, G. (1965). Light and electron microscopic evidence on the structure of the membrane of bordered pits in the tracheids of conifers. In *Cellular Ultrastructure of Woody Plants*, CÔTÉ, W. A., Jr., 305-317. Syracuse University Press.
260. TUCKER, S. C. (1964). The terminal idioblasts in Magnoliaceous leaves. *Am. J. Bot.*, **51**, 1051-1062.
261. UPHOF, J. C. TH. (1962). *Plant Hairs. Handb. Pflanzenanat.* Band IV, Teil 5. Abteilung: *Histologie*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
262. VARNER, J. E. and RAM CHANDRA, G. (1964). Hormonal control of enzyme synthesis in barley endosperm. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **52**, 100-106.
263. VÖCHTING, H. (1878). *Über Organbildung im Pflanzenreich*. Max Cohen, Bonn.
264. WAISEL, Y., LIPHSCHITZ, N. and ARZEE, T. (1967). Phellogen activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phytol.*, **66**, 331-335.
265. WALKER, W. S. (1957). The effect of mechanical stimulation on the collenchyma of *Apium graveolens* L. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, **64**, 177-186.
266. WALKER, W. S. (1960). The effects of mechanical stimulation and etiolation on the collenchyma of *Datura stramonium*. *Am. J. Bot.*, **47**, 717-724.
267. WARDROP, A. B. and HARADA, H. (1965). The formation and structure of the cell wall in fibres and tracheids. *J. exp. Bot.*, **16**, 356-371.
268. WARDROP, A. B., INGLE, H. D. and DAVIES, G. W. (1963). Nature of vestured pits in angiosperms. *Nature, Lond.*, **197**, 202-203.
269. WEIER, T. E. (1961). The ultramicro structure of starch-free chloroplasts of fully expanded leaves of *Nicotiana rustica*. *Am. J. Bot.*, **48**, 615-630.
270. WEIER, T. E. (1963). Changes in the fine structure of chloroplasts and mitochondria during phylogenetic and ontogenetic development. *Am. J. Bot.*, **50**, 604-611.
271. WETMORE, R. H., DEMAGGIO, A. E. and RIER, J. P. (1964). Contemporary outlook on the differentiation of vascular tissues. *Phytomorphology*, **14**, 203-217.
272. WETMORE, R. H. and RIER, J. P. (1963). Experimental induction of vascular tissues in callus of angiosperms. *Am. J. Bot.*, **50**, 418-430.
273. WETMORE, R. H. and SOROKIN, S. (1955). On the differentiation of xylem. *J. Arnold Arbor.*, **36**, 305-317.
274. WHALEY, W. G. (1948). Rubber—the primary sources for American production. *Econ. Bot.*, **2**, 198-216.
275. WHALEY, W. G. and MOLLENHAUER, H. H. (1963). The Golgi apparatus and cell plate formation—a postulate. *J. Cell Biol.*, **17**, 216-221.
276. WHALEY, W. G., MOLLENHAUER, H. H. and LEECH, J. H. (1960). The ultrastructure of the meristematic cell. *Am. J. Bot.*, **47**, 401-448.
277. WHITAKER, D. M. (1937). Determination of polarity by centrifuging eggs of *Fucus furcatus*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, **73**, 249-260.
278. WHITAKER, D. M. (1940). Physical factors of growth. *Growth (Suppl.)*, (2nd Symp. Dev. Growth), 75-88.



S0017616

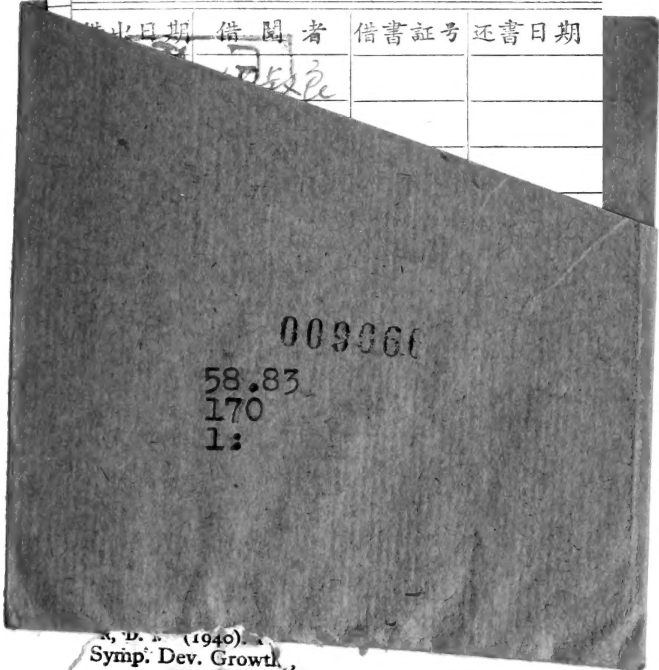
279. WHITE, R. A. (1962). I. Morphology of tracheary elements; conclusions. *Am. J. Bot.*, **50**, 514-522.
280. WHITMORE, T. C. (1962). Studies in systematic bark morphology. II. General features of bark construction in Dipterocarpaceae. *New Phytol.*, **61**, 208-220.
281. WHITMORE, T. C. (1963). Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut. *New Phytol.*, **62**, 161-169.
282. WILLIAMS, L. (1964). Laticiferous plants of economic importance. V. Resources of guttapercha—*Palaquium* species (Sapotaceae). *Econ. Bot.*, **18**, 5-26.
283. WILLIAMS, W. T. and BARBER, D. A. (1961). The functional significance of aerenchyma in plants. *Symp. Soc. exp. Biol.*, **15**, 132-144.
284. WILSON, K. (1936). The production of root-hairs in relation to the development of the piliferous layer. *Ann. Bot.*, **50**, 121-154.
285. WOODING, F. B. P. and NORTHCOTE, D. H. (1964). The development of the secondary wall of the xylem in *Acer pseudoplatanus*. *J. Cell Biol.*, **23**, 327-337.
286. WOODING, F. B. P. and NORTHCOTE, D. H. (1965a). The fine structure and development of the companion cell of the phloem of *Acer pseudoplatanus*. *J. Cell Biol.*, **24**, 117-128.
287. WOODING, F. B. P. and NORTHCOTE, D. H. (1965b). Association of the endoplasmic reticulum and the plastids in *Acer* and *Pinus*. *Am. J. Bot.*, **52**, 526-531.
288. WOODING, F. B. P. and NORTHCOTE, D. H. (1965c). The fine structure of the mature resin canal cells of *Pinus pinea*. *J. Ultrastruct. Res.*, **13**, 233-244.
289. YEMM, E. W. and WILLIS, A. J. (1954). Chlorophyll and photosynthesis in stomatal guard cells. *Nature, Lond.*, **173**, 726.
290. ZAHUR, M. S. (1959). Comparative study of secondary phloem of 423 species of woody dicotyledons belonging to 85 families. *Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn*, **358**, 1-160.
291. ZIMMERMANN, M. H. (1960). Transport in the phloem. *A. Rev. Pl. Physiol.*, **11**, 167-190.
292. ZIMMERMANN, M. H. (1963). How sap moves in trees. *Scient. Am.*, **208**, 133-142.
293. ZUCKER, M. (1963). Experimental morphology of stomata. *Bull. Conn. agric. Exp. Stn*, **664**, 1-17.

收到期	1974年4月21日
来源	
书价	
单据号	5407
开票日期	1974年

in *Coleus* and *toi*.
82.

		58.83	
总号	009066	書号	58.83 170 1:
書名	植物解剖学(试析和解说)		
著者	(上册)		
出版处			

借出日期	借閱者	借書証号	还書日期
	王致良		



009066

58.83
170
1:

A. D. ... (1940).
Symp. Dev. Growth.,

SI 115 221 : 115

统一书号： 13031·1

定 价： 0.60

本社书号： 291·13-8