



普通高等教育“十一五”规划教材

植物学 (第二版)

金银根 主编



科学出版社
www.sciencep.com

(Q-2433.0101)

植物学

(第二版)



高教出版中心 农林与生命科学分社
联系电话: 010-64034871
<http://www.sciencep.com>
E-mail: bio@mail.sciencep.com

ISBN 978-7-03-026664-4



9 787030 266644 >

定价: 39.00 元

普通高等教育“十一五”规划教材

植 物 学

(第二版)

金银根 主编

科学出版社

北 京

Q94-43

J821.02



内 容 简 介

本书共分12章,讲述了植物细胞,植物组织的基本类型、基本结构和功能,被子植物的根、茎、叶、花、果实,种子的发育、形态、结构和功能,植物体的整体性和适应性,裸子植物的根、茎、叶的结构,植物系统分类的基础知识,植物界基本类群,被子植物的典型科属及其代表植物的主要特征与用途,被子植物的起源、进化和植物的分类系统也有简要陈述。

本书可供高等农林院校的种植类或植物生产与管理类、师范院校和综合性大学的生物学类专业用作为教材,亦可作为相关专业的研究生入学考试的参考用书。

图书在版编目(CIP)数据

植物学/金银根主编. —2版. —北京:科学出版社,2010.2

(普通高等教育“十一五”规划教材)

ISBN 978-7-03-026664-4

I. 植… II. 金… III. 植物学-高等学校-教材 IV. Q94

中国版本图书馆CIP数据核字(2010)第019464号

责任编辑:甄文全/责任校对:陈玉凤

责任印制:张克忠/封面设计:耕箸设计工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2006年8月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2010年2月第 二 版 印张:30 1/4

2010年2月第六次印刷 字数:685 000

印数:1—8 000

定价:39.00元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《植物学》编写委员会

主 编 金银根

副主编 丁雨龙 王庆亚 蒯本科 季强彪 薛达元
袁 艺 何金铃 赵 锦 尚富德 燕 玲
贺 晓 甘小洪

编写人员 (按姓氏汉语拼音排序)

蔡长春 (扬州科技学院)	尚富德 (河南大学)
丁雨龙 (南京林业大学)	孙丙耀 (苏州大学)
冯大领 (河北农业大学)	王庆亚 (南京农业大学)
甘小洪 (西华师范大学)	王文和 (北京农学院)
顾庆龙 (扬州科技学院)	王艳辉 (河北农业大学)
何金铃 (安徽农业大学)	韦存虚 (扬州大学)
贺 晓 (内蒙古农业大学)	吴晓霞 (扬州大学)
淮虎银 (扬州大学)	薛达元 (中央民族大学)
季祥彪 (贵州大学)	燕 玲 (内蒙古农业大学)
金银根 (扬州大学)	袁 艺 (安徽农业大学)
蒯本科 (复旦大学)	赵 锦 (河北农业大学)
蓝登明 (内蒙古农业大学)	朱 丹 (黑龙江八一农垦大学)
刘 霞 (河北农业大学)	

绘 图: 金银根 张 洁

显微图片拍摄: 金银根 王明辉 赵 锦 王庆亚

第一版前言

植物学是植物生产类、生物学类相关专业的一门重要基础课。

全书共分三篇。第一篇，植物细胞和组织系统，介绍了植物细胞、植物组织的基本概念、基本类型、基本结构和功能；全篇内容是学习和学好第二篇、第三篇应具备的基础知识。第二篇，被子植物的器官形态与结构，重点讲述了被子植物的根、茎、叶、花、果实和种子的发育、形态、结构和功能，以及植物体的整体性和适应性；同时，对裸子植物的根、茎、叶的结构也做了适当的介绍，以增加阅读的信息量。第三篇，植物界的类群与分类，讲述了植物系统分类的基础知识、植物界基本类群和被子植物的典型科属及其代表植物的主要特征与用途；同时，对被子植物的起源、进化和植物的分类系统也做了简要介绍，有助于学生树立系统进化的思想，理解植物和植物界的进化、植物与人类的可持续发展间的密切关系。

教材还特别注重对植物科学研究新进展、新方法和新知识的介绍，如植物体各器官的发育及其调控的相关知识等均有一定的笔墨陈述，且以小字形式显示。这不仅能增加阅读信息量、扩大知识面、促进学生能力和素质的培养，而且有助于教师根据课程的学时数和具体要求调节掌握。

教材各篇章内容的分工与主要执笔人是：绪论（金银根），第一篇（韦存虚、刘霞、金银根），第二篇（赵锦、袁艺、何金铃、王艳辉、金银根、燕玲、贺晓、张国良等）；第三篇（丁雨龙、王庆亚、金银根、季强彪、尚富德、许鸿川、何金铃、甘小洪、陈之欢、朱丹、吴晓霞等）；蒯本科、淮虎银、高红明、何井瑞、刘伟元等也参与了教材部分内容的编写整理工作。

在教材统稿过程中，中国科学院植物所路安民研究员将他参与撰写的《中国被子植物科属总论》和近期发表的研究论文寄赠予我，并提出了极好的指导意见；中国科学院植物所徐克学研究员将他多年来辛勤拍摄的植物特征图片寄送给我，使教材增色很多；上海第二军医大学郑汉臣教授对教材的编撰提出了很好的建议，云南大学郭凤根教授、华中农业大学李和平教授对本教材的编写大纲和教材内容的布局等提出了重要的参考意见。扬州大学副校长刘超教授、焦新安教授，扬州大学教务处处长王宝安教授，扬州大学生物科学与技术学院院长梁建生教授、副院长魏万红教授以及夏于琴和金明蔚等对教材的编写出版均给予了大力支持。谨此，衷心感谢各位专家、教授对本教材的编写和出版所给予的关心、支持和帮助。同时，也诚挚的感谢江苏省教育厅、扬州大学 and 所有参加、关心、支持与帮助本教材编写出版的其他高校和科学出版社等的各有关部门的同志们。

由于时间短、任务紧迫，加之编者水平有限，教材中的不完善和错漏之处在所难免，恳请使用者赐教，以便改进和提高。

编 者

2005 年 12 月

第二版前言

植物学是植物生产与管理类、生物学类相关专业的一门重要基础课。

本书由原全国高等农业院校教材《植物学》(第二版)(李扬汉主编,上海科学技术出版社,1984)的改编版——全国高等农林院校规划教材《植物学》(金银根主编,科学出版社,2006)修订而成,也是编写者在准确地把握植物学学科体系以及现今相关专业素质型人才培养对本学科知识的需求、学生的认知能力和思维发展规律基础上编写而成的。

本书改版的思路是:

在现代教育技术普及和信息丰富的大背景下,模块化、层次性、完整地展现当代植物学学科知识体系和研究成果,全程充分体现植物学学科知识及其技术与人类的密切关系和在社会生活中的作用。进一步适应层次性、个性化教和学的需要,方便于学生自主性、研究性学习,促进素质教育和能力型人才培养。为后续专业知识的学习和人才成长奠定坚实的基础。

此书的特色主要有三个方面:

第一,“知识模块化、内容编排层次分明”。首先,简要介绍植物界的多样性与保护、国内外植物学发展简史、植物学及其重要分支学科,以及学习植物学的方法,激发学生兴趣。接着讲述“植物细胞”和“植物组织与系统”,复习、深化和拓宽学生在中学阶段的相关知识,为系统学习被子植物个体发育中的形态和结构知识奠定基础。最后,在重点阐明被子植物形态与结构的基础上,比较地讲述了植物界各基本类群与代表科、属、种的识别特征、经济用途和各类群相互间的进化关系。有助于学生理解植物和植物类群的进化、植物与人类可持续发展间的密切关系,树立系统和进化的思想,提高分析问题和解决问题的能力。此外,将“被子植物分类的形态学基础知识”单列一节,更有利于读者理解和掌握被子植物的识别特征和分类依据。

第二,“学科基础与进展研究有序介绍”。在充分介绍植物学基础知识的同时,对植物个体发育中器官建成的分子生物学研究新进展、新知识以其小字加背景色形式做了点睛介绍,对植物资源的研究应用和保护等也不惜笔墨,使之更有层次性和参考价值,也有助于教师根据专业特点、教学时数以及层次性、个性化教学的具体要求灵活掌握。

第三,“图文典型、新颖、直感强”。在概念表述准确、结构描述简明易读的同时,选材更具典型性和代表性。全书不仅有大量的简洁线条图,还有众多植物器官的形态、结构拍摄图片,客观真实、一目了然、可读性强,易学、易理解、易掌握。

此外,在书各章之后均配有“总结与复习”和“练习与思考”,归纳全章的重点内容,所配备的思考题适量、适度,方便学生对各章内容的理解、复习和掌握。

教材各章内容修订人员的分工是:绪论,金银根;第一章植物细胞,韦存虚、蒯本

科、金银根等；第二章植物组织与组织系统，刘霞、金银根等；第三章种子和幼苗，季祥彪、金银根等；第四章根的形态与结构，赵锦；第五章茎的形态与结构，袁艺、何金铃等；第六章叶的形态与结构，王艳辉；第七章植物的适应性与整体性，何金铃、袁艺、赵锦、王艳辉、金银根等；第八章花的形态与结构，王庆亚、金银根、燕玲、贺晓、冯大领等；第九章果实和种子的发育与结构，燕玲、贺晓、冯大领、蔡长春、金银根等；第十章植物分类基础知识，尚富德、甘小洪、王文和、蓝登明、淮虎银等；第十一章植物界的基本类群与进化，孙丙耀、王文和、顾庆龙、蓝登明、吴晓霞等；第十二章被子植物主要分科概述，赵锦、袁艺、何金铃、王艳辉、薛达元、丁雨龙、金银根、季祥彪、尚富德、燕玲、王文和、甘小洪、蓝登明、淮虎银、朱丹等。全书由金银根负责统稿与审稿。

本书第一版初稿是李扬汉教授生前深切关怀和教导下完成的，其编写出版得益于教育部高教司（2001）委托南京农业大学举办“全国高等学校植物学骨干教师培训班”（南京），以及全国40多所高校的植物学专家学者的激励和启迪，深受上海科学技术出版社有关负责同志的理解、帮助和支持，也得到了李师母康文隽副教授和在美国工作的李扬汉教授之子李在扬先生的指导与全力帮助，中国科学院植物所路安民研究员、徐克学研究员、华东师范大学马炜梁教授、上海第二军医大学郑汉臣教授倾心赐教、传经送宝，使教材增色很多。

第一版《植物学》出版使用两年多，受到许多高校植物学同行们的诸多关怀和帮助，本着继承、发展和不断提高的精神，在保持原有《植物学》统编教材框架基本不变的基础上，再次对其进行修改、充实和提高。愿此版《植物学》能更好地为相关专业创新性人才的培养尽点滴之力。

本书的改编出版得到国家自然科学基金面上项目基金、江苏省精品教材基金、扬州大学教材出版基金和科学出版社出版基金的大力支持。扬州大学刘超教授、焦新安教授、胡效亚教授、梁建生教授、魏万红教授、顾松明教授、夏于琴和金明蔚等同志对本书的修订出版给予了极大地关心、支持和帮助。谨此，衷心地感谢他们。同时，也诚挚地感谢南京师范大学教授、江苏省教育厅师培中心施国新主任、南京林业大学方炎明教授、华中农业大学李和平教授对本教材所给予的高度关注和热情指导。感谢扬州市广陵区教育局陈庆翔局长、扬州市教育局生物学教研室刘满希主任对本书修订所给的支持和帮助。感谢所有参加、关心、支持与帮助本教材修订出版的其他高校和科学出版社等各有关部门的同志们。

书中多处引用了不同专家学者们的研究成果、观点甚至图片，文中虽有标注，限于篇幅恕未能一一列出，衷心感谢各有关专家学者们，错漏之处敬请谅解。

由于编者水平有限，本书难免有不完善之处，恳请赐教，定当努力改进和提高。

编 者

2009年4月

目 录

第二版前言

第一版前言

绪论	1
第一节 植物与植物界	1
一、生物界的划分	1
二、植物在自然界中的作用	2
三、植物与人类的关系	4
第二节 植物的多样性与保护	5
一、植物的多样性	5
二、我国植物资源的多样性与利用	8
三、植物多样性的保护与意义	10
第三节 植物学发展简史	11
一、外国植物学发展史简介	12
二、中国植物学发展史简介	13
三、当代植物学发展的主流与趋势	15
第四节 植物学及其主要分支学科	15
第五节 学习植物学的目的与方法	16
一、学习植物学的目的和意义	16
二、学习植物学的方法	17
第一章 植物细胞	19
第一节 显微镜与植物细胞	19
第二节 植物细胞的形态与结构	20
一、植物细胞的形态与类型	20
二、真核植物细胞的一般结构	22
第三节 植物细胞的分裂、分化与死亡	46
一、植物细胞的全能性及其应用	46
二、植物细胞的分裂	47
三、植物细胞的生长与分化	53
四、植物细胞的死亡	54
第二章 植物组织与组织系统	59

第一节 植物组织	59
一、植物组织的形成与特性	59
二、植物组织的类型与特征	60
三、植物体组织的发生与联系	77
第二节 复合组织和组织系统	78
一、复合组织	78
二、组织系统	80
第三章 种子和幼苗	83
第一节 种子的组成与类型	83
一、种子的形态与组成	83
二、种子的基本类型	84
第二节 种子的萌发与幼苗类型	87
一、种子休眠与萌发	87
二、幼苗类型	93
第四章 根的形态与结构	98
第一节 根的形态特征	98
一、根的发生与生长	98
二、根的生理功能和利用	102
第二节 根的解剖结构	103
一、根尖与根尖分区	103
二、双子叶植物根的结构	108
三、单子叶植物根的结构	114
四、侧根的发生和特性	117
第三节 根瘤与菌根	119
一、根瘤	119
二、菌根	121
第五章 茎的形态与结构	124
第一节 茎的形态特征	124
一、茎的发生	124
二、茎的生理功能和应用	124
三、茎的形态与组成	126
第二节 芽和茎的分枝方式	127
一、芽的类型和结构	127
二、茎的分枝方式	130
第三节 茎的解剖结构	132

一、茎尖分区	132	二、花芽分化与调控	199
二、双子叶植物茎的结构	136	第二节 雄蕊的发育与解剖结构 ...	206
三、单子叶植物茎的结构	145	一、花丝的结构与功能	206
四、裸子植物茎的结构	149	二、花药的结构与功能	206
第六章 叶的形态与结构	153	三、花粉植物与单倍体育种 ...	218
第一节 叶的发生、组成与叶序 ...	153	四、雄性不育与利用	218
一、叶的发生与生长	153	第三节 雌蕊的发育与解剖结构 ...	219
二、叶的生理功能和利用	155	一、柱头的形态与结构	220
三、叶的形态	157	二、花柱的形态与结构	221
第二节 叶的解剖结构	160	三、子房的结构	221
一、双子叶植物叶的结构	160	第四节 开花、传粉与受精	229
二、单子叶植物叶的结构	164	一、开花	229
三、裸子植物叶片的结构	169	二、传粉	232
四、离层与落叶	170	三、受精	240
第七章 植物的适应性与整体性	173	四、环境条件对传粉受精的影 响	247
第一节 营养器官的变态与变态器 官	173	第九章 果实和种子的发育与结构 ...	250
一、根的变态与变态器官	173	第一节 种子的发育与结构	250
二、茎的变态与变态器官	177	一、胚乳的发育	250
三、叶的变态与变态器官	181	二、胚的发育与结构	256
四、同功器官与同源器官	184	三、种皮的发育与结构	262
第二节 植物营养器官的形态、结构 与环境的 关系	184	第二节 果实的发育、结构和传播 ...	265
一、水生植物的根、茎、叶形态 与结构	184	一、果实的发育和结构	265
二、旱生植物的根、茎、叶形态 与结构	187	二、单性结实	268
三、阳地植物与阴地植物叶的形 态与结构	188	三、果实的生长与调控	270
四、不同逆境下植物的形态、结 构与适应性	189	四、果实的类型	272
第三节 营养器官间结构的整体性 ...	190	五、果实与种子的传播	272
一、根、茎、叶维管系统的联 系	190	第三节 被子植物的生活史	274
二、植物体局部与整体的统一 性	191	一、被子植物的生活史过程 ...	274
第八章 花的形态与结构	195	二、被子植物的生活史特征 ...	274
第一节 花的组成与发生	195	第十章 植物分类基础知识	278
一、花的形态与特征	195	第一节 植物分类的方法	278
		一、植物分类方法与分类系统 ...	278
		二、植物分类知识的来源	281
		第二节 植物分类的等级与植物的命 名法则	284
		一、植物分类的各级单位	284
		二、物种的概念及其意义	285
		三、植物的命名	286

四、国际植物命名法规概要 …	287	第六节 裸子植物门 ……………	345
第三节 植物分类检索表的编制和使 用 ……………	289	一、裸子植物的一般特征 ……	345
一、植物分类检索表的编制 …	289	二、裸子植物的分类与代表植 物 ……………	347
二、植物分类检索表的类型和使 用 ……………	289	三、裸子植物的起源与演化 …	354
第十一章 植物界的基本类群与进化 ……………	292	四、裸子植物与人类的关系 …	357
第一节 藻类植物 ……………	294	第七节 被子植物门 ……………	357
一、藻类植物的一般特征 ……	294	一、被子植物的一般特征 ……	357
二、藻类植物的分类与代表植 物 ……………	294	二、被子植物的生活史特点 …	358
三、藻类各门间的亲缘关系 …	307	三、被子植物与人类的关系 …	358
四、藻类植物与人类的关系 …	307	第八节 植物界的演化规律 ……	358
第二节 菌类植物 (Fungi) ……	309	第十二章 被子植物主要分科概述 …	362
一、菌类植物的一般特征 ……	309	第一节 被子植物分类的形态学基础 知识 ……………	362
二、菌类植物的分类与代表植 物 ……………	310	一、茎 ……………	362
三、菌类植物与人类的关系 …	320	二、叶 ……………	363
第三节 地衣植物 ……………	321	三、花 ……………	372
一、地衣的一般特征 ……………	321	四、花序的类型和特征 ……	379
二、地衣的分类 ……………	324	五、果实的类型与特征 ……	382
三、地衣植物与人类的关系 …	324	第二节 被子植物的分类原则 ……	386
第四节 苔藓植物门 ……………	326	第三节 被子植物的分科概述 ……	387
一、苔藓植物的一般特征 ……	326	一、双子叶植物纲 (Dicotyledon- eae) ……………	387
二、苔藓植物的分类与代表植 物 ……………	328	二、单子叶植物纲 (Monocotyledo- neae) ……………	437
三、苔藓植物的起源与演化 …	331	第四节 被子植物的起源与分类系 统 ……………	454
四、苔藓植物与人类的关系 …	333	一、被子植物的起源与进化 …	455
第五节 蕨类植物门 ……………	335	二、被子植物的系统演化与分类 系统简介 ……………	457
一、蕨类植物的一般特征 ……	335	主要参考文献 ……………	466
二、蕨类植物的分类与代表植 物 ……………	337	附表 1 国外植物学发展大事记 ……	469
三、蕨类植物的起源与进化 …	342	附表 2 中国植物学发展大事记 ……	470
四、蕨类植物与人类的关系 …	342	附表 3 细胞发现和细胞学相关的大 事记 ……………	471

绪 论

第一节 植物与植物界

一、生物界的划分

从地球上诞生最原始的生命形式起,生命已经历约 38 亿年漫长的发展和进化历程。此间,生物因其所处环境的多样性和多变性、自身适应性方式和适应性特征的异质性,从原初的单细胞生物逐渐进化形成现今复杂多样的生物类型。而植物只是生物的一部分。生物的分类与人类的认识水平、观察手段及分类标准和目的等有关,有一个较长的历史过程。生物究竟如何划分、划分成几个界等问题,至今还没有定论。

早在 1735 年,瑞典博物学家、植物分类学之父 C. Linnaeus (1707~1778) 将整个生物群划分为植物界 (Plantae) 和动物界 (Animalia) 两界。认为植物是一类具细胞壁、营固着生活、自养的生物,而动物是一类能运动和异养的生物。这两界系统建立较早、简单直观且沿用最广。随着显微镜的广泛使用,人们发现有些生物兼有动物和植物的特征:如黏菌 (slime mold), 单细胞、多核的,在营养生长期,原生质体裸露、无细胞壁,能运动摄食,与动物中的变形虫相似,但在生殖期或不良环境条件下,其个体能产生具纤维素的细胞壁,并营固着生活,或形成具纤维素细胞壁的孢子;再如裸藻 (*Euglena acus* Her.), 单细胞、有鞭毛、能运动、无细胞壁,但体内含载色体,能进行光合作用等。这样,在动物和植物之间就失去了截然的界线。因此,1868 年,德国生物学家 E. Haeckel (1834~1919) 提出在植物界和动物界之间建立原生生物界 (Protista), 主要包括原始的单细胞生物 (菌类、低等藻类和海绵), 从而形成“三界系统”; 1938 年,美国人 Copeland (1902~1968) 提出了“四界系统”, 划分出原核生物界 (Prokaryotes) (包括蓝细菌和细菌)、原始有核界 (Protoctista) (包括低等的真核藻类、原生动物、真核菌类); 1969 年美国生物学家 R. H. Whittaker (1924~1980) 将不含叶绿素的真菌类生物独立为一个真菌界 (Fungi) (或称菌物界, Myceteae), 1969 年他又根据细胞的结构和营养类型提出五界之说, 即植物界、动物界、原生生物界、原核生物界和菌物界 (表 0-1); 我国昆虫学家陈世骧 (1905~1988) 根据病毒 (Virus) 与类病毒 (立克次体、类菌质体) 不具任何细胞形态、不能自我繁殖、在游离的情况下无生命等特点, 把病毒、类病毒独立为病毒界 (Viri) (或非胞生物界) 而有“六界系统”, 受到广泛重视。1978 年 R. H. Whittaker 和 L. Margulis 根据分子生物学研究的资料, 将生物分为三原界 (Urkingdom), 即: 古细菌原界 (Archaeobacteria): 包括产甲烷菌、极端嗜盐菌和嗜热嗜酸菌; 真细菌原界 (Eubacteria): 包括蓝细菌和各种原核生物 (除古细菌外); 真核生物原界 (Eucaryotes): 包括原生生物、真菌、动物和植物。三原界之说吸收了真核细胞起源的“内共生学说”思想, 亦已引起学者们的关注。可见生物的划界至今悬而未决 (本教材使用的仍是林奈的两界分类法)。

表 0-1 生物五界主要特征比较

	原核生物界	原生生物界	真菌界 (菌物界)	植物界	动物界
细胞结构	原核细胞	真核细胞	真核细胞	真核细胞	真核细胞
叶绿体	无, 只有类囊体	有或无	无	有	无
细胞壁	胞壁酸 (细菌)	有或无	几丁质和多糖, 无纤维素	纤维素+其他多糖	无
纤毛或鞭毛	细菌鞭毛, 非 9+2 型	9+2 型	如有, 9+2 型	配子鞭毛 9+2 型	如有, 9+2 型
细胞数	单细胞或群体	单细胞或群体	多细胞	多细胞	多细胞
神经系统	无	无	无	无	有
营养方式	异养, 光合异养, 光合、化能自养	光合自养, 异养 (吸收及吞噬)	异养 (吸收营养)	光合自养	异养 (吞噬)

二、植物在自然界中的作用

在自然界中, 不论高山或平原、陆地或水域, 甚至沙漠及岩石上, 都生长着各种各样的植物。尤其是种子植物, 它们征服自然界的能力更强, 适应性更广, 是植物界中最繁茂的一大类群。

地球上诞生的不同植物, 是地球历经数亿年至数十亿年物理化学过程的结果。现已知道, 植物体内含有大气或土壤中的全部化学元素, 如碳、氧、氢、氮等大量元素, 钾、钠、钙、磷、硫、铁、镁等少量或微量元素, 以及铜、铝、锌、钼等极微量或痕量元素。同时, 地球有机物的形成和积累几乎全部来源于植物。例如, 煤炭、石油、泥炭均来自于植物, 是工业的动力基础。

绿色植物是地球化学循环的关键因素。植物、尤其是森林植物通过光合作用, 吸收并固定 CO_2 , 释放 O_2 , 同时积累有机物质。氧气是人类和其他所有生物有氧呼吸的必备条件, 也是地壳氧化的必要基础。一般情况下, 大气中的 CO_2 因动植物的呼吸、土壤中微生物的活动、火山的喷发和燃烧等得以不断补充, 使地球上大气中的 CO_2 比例保持相对稳定。植物, 尤其是森林树木通过光合作用大量吸收二氧化碳, 放出氧气, 以生物量的形式固定大气中的二氧化碳过程称为“碳汇”(carbon-sink)。因此, 森林有独特的碳汇功能。森林的这种碳汇功能可在一定时期内稳定并降低大气中温室气体浓度, 并以其巨大的生物量成为陆地生态系统中最大的碳库。据 2007 年国家发改委公布的《应对气候变化国家方案》, 1980~2005 年, 中国通过持续不断地开展造林和森林管理等活动, 净吸收二氧化碳 46.8 亿吨, 通过控制毁林的方法减少二氧化碳排放量 4.3 亿吨, 两项合计为 51.1 亿吨。因此, 保护和发展森林可以减少或降低温室效应。

全球森林碳汇情况

森林是陆地生态系统中最大的碳贮库, 在全球碳循环过程中起着重要作用。2000 年政府间气候变化专门委员会 (IPCC) 发表的报告显示, 全球陆地生态系统碳贮量约为 24770 亿吨碳, 其中植被贮存的碳约占 20%, 土壤贮存的碳约占 80%。就森林对贮存碳的贡献而言, 森林面积占全球陆地面积的 27.6%, 森林植被的碳贮量约占全球植被的 77%, 森林土壤的碳贮量约占全球土壤的 39%。不同的植被类型固碳能力不同 (表 0-2)。同时, 2000 年 IPCC 特别报告指出, 从 2000 年到 2050 年, 全球最大碳汇潜力为每年 15.3 亿~24.7 亿吨碳, 其中造林的碳汇潜力约占 28%, 再造林约占 14%, 农用地约占 7%。研究表明: 人工林每公顷每年可以固定 CO_2 为 1~1.4 吨, 每生产 1 立方米木材可吸收 1.83 吨 CO_2 , 每立方米木材折合含碳量约 0.25 吨。

中国森林碳汇情况

我国人均 CO₂ 排放量远低于发达国家, 虽然 1997 年 CO₂ 总排放量达到 8.17 亿吨, 仅低于美国居世界第二位, 但是中国森林在吸碳增汇方面贡献突出, 尤其是我国多年持续不断地大规模造林绿化发挥了重要作用, 使我国森林每年碳汇量超过亿吨。中国现有森林面积 1.59 亿公顷, 蓄积量为 124.9 亿立方米。研究表明: 中国森林碳贮量约为 45 亿~50 亿吨 (1994)。中国现有森林平均每年净增加 1.1 亿吨碳贮量, 其中森林 (含经济林和竹林) 每年净增碳贮量 7550 万吨, 疏林、散生木每年净增加碳贮量 3500 万吨。

我国政府十分重视对碳源-碳汇的管理, 2007 年成立了“中国绿色碳基金委员会”, 负责接受和管理政府、企业、社团和个人捐赠的基金, 专门用于“碳源-碳汇”的管理和交易。2008 年发表了《中国碳平衡交易框架研究》报告, 首次提出建立具有中国特色的碳平衡交易制度, 年交易金在全国 GDP 总量的 0.05%~0.15% 的范围内。强化节能、减排、造林、再造林, 并进一步加强“碳基金”和“碳补偿”的核定、仲裁、交易与管理。

森林碳汇的意义

第一, 森林植被层面。对森林碳汇功能的成本效益进行分析和评价, 对于生态建设具有重要意义。研究表明, 最近 20 多年来, 中国森林碳汇的作用, 平均每年吸收 0.022pgc (10 亿吨) 二氧化碳, 而且主要是人工林的贡献。此外, 目前实施的天然林保护工程和其他的森林管理活动也对减缓大气二氧化碳浓度有一定的贡献 (方精云, 2001)。

第二, 生态系统。我国地域广阔, 生态系统富有多样性。拥有自寒带至热带的气候地带和特殊的地理区域。在这些生态系统开展碳收支的综合研究, 不仅对阐明中国生态系统碳循环在全球变化中的作用以及促进社会经济的可持续发展具有重要的意义, 而且能提高我国在国际全球变化研究领域中的学术地位, 为全球变化背景下中国社会经济的健康发展以及生态系统的管理提供科学依据, 为履行有关国际公约提供基础数据。

第三, 林业战略。气候变暖是全球十大生态问题之首, 是涉及人类生存环境及社会经济可持续发展的重大问题; 是继 WTO 后国际多边关系的一个重要平台, 是当前生态问题国际化最有代表性的事项 (陈长根, 2003)。按照《京都议定书》的规定, 发达国家可以通过在发展中国家实施林业碳汇项目抵消其部分温室气体排放量, 是一个对林业意义十分重大的事件。这标志林业的生态功能在经济上得到了国际社会的认可, 标志着林业的生态服务进入了可以通过贸易获取回报的时代。因此, 积极发展林业碳汇活动, 不仅可以改善我国的生态状况, 同时还因为造林增加了碳吸收, 从而扩大了我国未来的排碳权空间。为能源、加工业、交通运输和旅游业发展创造了条件。同时, 积极参与碳汇相关的国际交流和国际谈判, 也有利于参与林业发展的国际进程, 并为国家气候外交作出应有贡献。

第四, 碳汇贸易。中国林业科学院专家 (范少辉, 2003) 指出: 全球碳平衡和碳贸易问题已提到国际性议事日程, 参与“中国清洁发展机制基金和清洁发展机制项目” (简称 CDM 项目) 促进可持续发展将成为中国的一个重要机遇。在此背景下, 各国政府既需要能减少二氧化碳排放的技术, 又需要能增加二氧化碳吸收的产业, 由此促进了碳汇市场的发育。而森林是自然界中最大的碳库。我国是人工林培育大国, 碳汇的潜力巨大。因此, 实施 CDM 碳汇项目将有助于我国林业吸收国外投资和先进技术, 促进增加二氧化碳吸收产业的形成。

表 0-2 不同植被类型对碳的固定能力
(公顷/年)

植被类型	固碳能力
热带森林	4.5~16 吨
温带森林	2.7~11.25 吨
寒带森林	1.8~9 吨
农 田	0.45~2 吨
草 地	1.3 吨
北极冰源和干旱沙漠地带	0.05~0.16 吨

三、植物与人类的关系

(一) 植物与人类的粮食和能源

植物是生态系统中的生产者，是其他生物生存的最基本能源。当今世界，人口膨胀导致的粮食短缺、能源巨耗、资源枯竭、环境退化与生态失衡等一系列重大问题都直接或间接地与植物有关。

植物是人类赖以生存的物质基础，是经济发展的物质资源。在农业生产中，农、林、牧、副、渔业都直接或间接地与植物有关。经济建设和人民生活所需的粮、棉、油、麻、丝、茶、糖、菜、烟、果、药等，都取自于植物；即使各种家畜、家禽、鱼类等的养殖，也需要植物作为饲料来源。在工业方面，无论是食品、油脂、制糖、制药、建筑、纺织、造纸，还是橡胶、油漆、酿造、化妆品，甚至冶金、煤炭、石油等都需要植物作为原料或利用到植物的产品。

据估计，全世界可食用的植物有 75 000 种之多，其中约有 10 000 余种药用植物至今仍在为发展中国家 80% 的人口（30 多亿）的健康服务。粮食的产量、质量是人类生存和繁衍的基础。如果全世界仅以 60 亿人口计，每人每年消耗 400kg 粮食，平均每年每 667m² 生产 700kg 粮食，则全世界年消耗粮食约需 2.4 亿吨，必须有 2300 万公顷的良田作为保证。然而，水土流失、可耕地面积的缩减、品种的退化、粮食品质和产量的下降，加之人口的急剧增长，使得全世界粮食问题日益突出。因此，大力改良和提高已有作物的产量和品质、开发新的植（食）物资源，已成为确保社会安定和文明平稳发展与进步的至关重要的因素。

植物是光能或太阳能的最大、最有效的转化器，是未来石油、煤或煤炭及天然气等有机能源的潜在来源。迄今，全世界仍有 8% 的工业能源直接来自于植物。在民间，维持生活所消耗的植物能源则更多（热带可达 80%~90%）。大范围、无节制地开采、利用和消耗煤炭、石油和天然气，使得这种非再生性能源资源日趋耗尽，能源危机越加突出。随着科学的发展和技术的进步，利用植物或植物的残体发展沼气（28m³ 甲烷/t，相当于 1.25 桶原油）已受到越来越多的重视和鼓励。利用生物技术提高并提取植物体内的碳水化合物，如乙醇、甲烷、植物精油、液化树脂等作为新能源，受到了广泛重视。

当今世界，人口急剧增长，对物质的需求量越来越大。而人口问题的核心是食品增加与人口增长的比例即植口（plant population）失调，以及由植口所决定的二级生产者的总和与人口之间的数量协调问题。因此，食用植物、饲料和饵料等的增长总量应大于人口增长量，才能真正解决人口问题。植口的增长必须通过提高作物产量、改变其品质，扩大食用植物、饲料植物、饵料植物的使用范围，开发新的植物资源或植物原料以及扩大其利用范围等来解决。

20 世纪 50 年代至 70 年代初，国际生物学计划（International Biological Program, IBP）重点研究全球不同生物群系的生产力，以及如何满足地球上不断增长的人口需要，研究可能获取的产量的最大定额，其最终目的就是通过查明生物有机物质的质和量的分布，掌握其再生产的基本规律，以便最为合理地利用。

（二）植物与人类的生存环境

植物存在于人类活动的一切环境中，是其他环境因素和活动的关键环节。植物通过光合作用，利用 CO_2 制造有机物，为其他生物提供生存所需的食物和氧气。不仅人类的衣食住行直接或间接地取之于植物，而且植物能涵养水源、吸收粉尘、过滤噪声、调节气候、减少温室效应、净化水土气中的有毒有害物质（重金属、 SO_2 、 NO_2 、 Cl_2 等），保护、监测并改善环境质量。此外，植物还能固坡护沙、防止水土流失、改良土壤、提高土壤肥力、绿化都市、营造庭园景观，有利于人类创造最佳生存环境。

人类的劳动使荒地变为良田；林带的植造，防风固沙，使沙漠变为绿洲；热带与亚热带植物资源的开发和利用，引种驯化和栽培植物；利用植物指示探矿、石油开采、环境保护，以及农业区划和土地规划等重要的人类生产经济活动，都将或多或少地改变着特定地区的生态环境，直接影响人类的文明和永续发展。

30 多年来，国际性研究计划——人与生物圈（Man and Biosphere, MAB）的实施，使人们更为深入地研究、认识和理解自然与人、自然界与社会间相互作用的基本规律。

第二节 植物的多样性与保护

一、植物的多样性

植物的多样性是指地球上的植物及其与其他生物、环境所形成的所有形式、层次、组合的多样化。植物的多样性主要表现在植物种类、植物遗传和植物生态系统的多样性等方面。不同的植物种类在其大小、形态、结构、生理功能、遗传变异、生活习性、地理分布、对环境的作用及与人类的关系等方面各不相同，而且，自然界中的生物量有 95% 以上是由植物的光合作用所形成。因此，植物是人类生存和发展的基础。在多种多样的植物界中，植物遗传变异的丰富性是植物种类多样性的基础，植物种类的多样性是植物生态系统多样性的根本，同时也是国民经济发展和人类文明进步的基础。因此，必须更为充分有效地利用和保护植物的多样性。

（一）植物种类的多样性

植物种类的多样性是指植物在物种水平上的多样性，可以指某一区域范围内的物种多样化，也可以指全球范围内的物种的多样化。按照生物的两界系统，已定名或已描述记载的植物种类有近 40 万种。现已知道：全世界有病毒、藻类、菌类等植物种数 11 万种以上，有苔藓植物、蕨类植物和种子植物 28 万种以上。其中种子植物，特别是被子植物是植物界中最进化、最复杂、最高等、种类最多的植物类群。中国有病毒、藻类、菌类等植物 1 万多种，有苔藓植物、蕨类植物和种子植物约 3 万种，占世界总数的 10.5% 左右。植物进化仍在继续，新的种类还会出现。随着科学研究和科学技术的发展，人类生产、经济活动的进一步深化，如引种栽培、驯化野生植物和转基因改造植物等，将对植物的丰富多样性和适应性产生深刻影响。

1. 植物形态结构的多样性

在千差万别的植物中，它们的形态、结构及其对环境的适应性是丰富多样的。有的植物个体微小，结构简单，仅由单个细胞组成，只能在显微镜下才能观察清楚；有的植物由一定数量的细胞松散联系，聚成丝状、枝状或球状群体；有的细胞之间联系紧密，形成多细胞植物体，或平扁如叶状、或匍匐呈游走状、或直立为矮小的茎叶体。许多植物进化地位较高，在结构和功能上出现了组织、器官的分化，甚至是集根、茎、叶、花、果和种子于一体的复杂类群，如植物界最高级的植物类型——被子植物。

在丰富多样的被子植物中，有挺拔向上的白桦 (*Betula platyphylla* Suk.) 和桉树 (*Eucalyptus robusta* Smith)；有枝叶茂盛、茎干发达、独树成林的榕树 (*Ficus microcarpa* L. f.)；有枝叶聚生枝顶，形如伞的华盖木 (*Manglietiastrum sinicum* Law)；此外，还有众多穿行于山林、编织林网的藤本植物，以及近地或贴地而生的草本植物等。

2. 植物生活习性和生态适应性的多样性

植物在生存进化过程中，长期适应某一特定环境而形成一定的生长习性或生态适应性。根据植物的生活环境和生活习性可把植物分成水生植物和陆生植物两种类型。水生植物根据其在水环境中的生长和分布状况，可分为①浮水植物，漂浮在水面，如水葫芦 [*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms.] 等。②沉水植物，沉没在水下，如金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum* L.) 等。③挺水植物，茎叶大部分挺伸在水面以上，如芦苇 (*Phragmites communis* Trin.) 等。陆生植物根据其分布地土壤水分含量的多少，可分为：①湿生植物，生长在潮湿环境中，如水稻 (*Oryza sativa* L.) 等。②旱生植物，生长在干旱环境中，如仙人掌 [*Opuntia dillenii* (Ker-Gawl.) Haw.] 等。③中生植物，生长在干湿适中条件下，如大多数栽培植物。此外，陆生植物根据其茎干的质地可以分为质地坚硬的木本植物和质地柔软的草本植物。根据光照的强弱可将陆生植物分为在强光下才能生长得好的阳性植物和在较弱光照下比较强光照下生长得好的阴性植物和能忍耐适度荫蔽的耐阴植物等。根据陆生植物生存环境的土壤酸碱度不同，可将其分为适宜生长在盐碱地的碱性植物和适合生长在酸性土壤的酸性植物等。

3. 植物营养方式和生活周期的多样性

从营养方式看，绝大多数植物细胞中具有叶绿素，能够进行光合作用、制造养分，它们被称为绿色植物或自养植物。但是，也有部分植物体内无叶绿素，不能自制养料，而只能寄生在其他植物体上，吸取现成的营养物质而生活。例如，寄生于麦类作物茎、叶上的禾柄锈菌 (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.)，以及寄生于大豆 [*Glycine max* (L.) Merr.] 植株上的菟丝子 (*Cuscuta chinensis* Lam.)，它们被称为寄生植物。还有些植物，如马先蒿 (*Pedicularis* sp.) 和许多菌类植物，它们生长在腐朽的有机体上，通过对有机物的分解作用而摄取生活所需的营养，被称为腐生植物。非绿色植物中也有少数种类，如某些硫细菌 (sulfur bacteria)、铁细菌 (iron bacteria)，可以借助于氧化无机物获得能量而自行制造食物，它们属于化学自养型植物。

植物的生命周期在不同植物中一般是不同的。有的细菌仅生活 20~30min, 即可分裂而产生新个体。短命植物——风滚草 (*Albizia julibrissn* L.), 生长在雨水稀少的非洲草原上, 当雨季来临时, 其种子很快发芽, 经约一周的生长发育, 便能开花结实, 完成整个生活史过程。一年生和二年生的种子植物分别在一年中或跨越两个年份, 经历一个两个生长季节而完成生命周期, 它们都为草本类型, 如水稻、蚕豆 (*Vicia faba* L.)、油菜 (*Brassica napus* L.) 等。多年生植物有两种类型: ①多年生草本, 如狗牙根 [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.]; ②木本, 如苹果 (*Malus pumila* Mill.)、松 (*Pinus* spp.) 等。木本植物的树龄, 有的可长达数百年, 如分布于我国扬州的紫藤 [*Wisteria sinensis* (Sims) Sweet]; 有的可长达数千年, 如生长在美国西海岸的红松 (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.), 据测定已存活 7000 多年; 有的则超过万年, 如我国浙江西天目山的银杏 (*Ginkgo biloba* L.), 被认为是世界银杏之最。

(二) 植物的遗传多样性

植物的遗传多样性也称基因多样性, 它是指每一物种内个体之间或一个群体内不同个体间的基因和基因型的多样性 (或遗传变异的总和), 是植物适应变化着的环境和进化形成新物种的重要基础。因此, 一个物种的遗传多样性是非常丰富的, 人类可以诱导、积累并丰富栽培植物的遗传多样性。例如, 菊花是常见的栽培观赏花卉, 现已形成的菊花品种有 3000 多个; 辣椒的品种也很多, 其果实形态相差很大。

植物的生活史特点、种群动态及其遗传结构等决定或影响着它与其他物种及环境之间相互作用的方式。物种的遗传变异越丰富, 对环境适应性就越广, 即群体内的遗传多样性越丰富, 所反映的物种进化潜力越大。人们早就注意到物种内变异的多样性和持续性, 并将它们划分成若干个变种、变型乃至栽培植物的品种和品系等。

植物遗传多样性的研究除了重视其形态、地理分布、生态特征以及生产性状等个体水平的差异外, 还应重视个体或群体间的染色体数目、形态、行为等细胞水平上的差异, 不同代谢产物的代谢水平以及蛋白质等分子水平上的差异。在这 4 种水平不同的表现型中, 找出能稳定遗传的生态型。加强 DNA 水平上的多样性研究, 成为遗传多样性研究、保存和利用的关键。杂种优势、分子育种等的研究和应用成为遗传多样性研究和利用的热点, 并已取得巨大成功。

(三) 植物生态系统的多样性

生态系统 (ecosystem) 是指在一定的时空范围内生物和非生物成分通过物质的循环和能量的流动, 相互作用、相互依存而形成的一个生态学功能单位。地球上有无数大大小小的生态系统、大至整个生物圈、整个海洋、整个大陆, 小到一片森林、一片草地、一个小小的池塘, 甚至某一特定环境下的一株植物, 都可看作为一个生态系统。植物生态适应性使得它们在各自的生态系统中占据了一定的生态位, 让它们能够稳定地生存在各自特定的环境条件中, 如寄生植物、腐生植物、共生植物、食虫植物以及热带雨林中的绞杀植物等。植物生态系统的多样性是指植物长期进化过程中和生态环境之间所形成的多种多样的生态适应性以及植物群落、生态过程变化的多样化。

生态系统的多样性由生物群落与生境类型的多样性共同决定。植物在地球上分布极

广，从热带到寒带以至两极地区，从平地到高山，由海洋到大陆，无论平原、丘陵、高山，大陆、荒漠、河海，或温带、赤道、极地，到处都有不同的植物种类分布、生长和繁衍，且它们的分布或多或少都在一定的地理范围内形成相对稳定的、异质多样性的生态系统。

我国气候和地貌类型复杂，南北跨越热带、温带和寒带三带，高原山地约占 4/5，河流纵横，湖泊星罗棋布，海岸线漫长，复杂的自然条件使得我国的生态系统极其丰富多样。陆地生态系统类型主要有森林、灌丛、草甸、沼泽、草原、荒坡、冻原和各种各样的农田生态系统等。例如，森林又可分为针叶林、阔叶林和针阔混交林三大类。其中，以不同的乔木为标志又可划分为 212 类（群系，formation）等。灌丛的类别更为复杂，主要有 113 类。草甸有 77 类、沼泽 19 类、红树林 18 类、草原 55 类、荒漠 52 类。冻原及高山垫状植被 17 类。水生生态系统有各类河流生态系统、湖泊生态系统及海洋生态系统等。

研究各种生态系统的成分、结构、物质和能量交换，可以了解各种生态系统内所有成分彼此间是如何相互协调、自我调节达到平衡状态的，防止由于人类的活动造成生态系统的瓦解和崩溃，威胁人类的生存。人类在从生态系统中取得经济效益的同时，还必须注重生态效益，使人类与环境和谐发展。

二、我国植物资源的多样性与利用

（一）我国植物资源的多样性

我国地域辽阔，植物种类丰富，仅被子植物就有近 3 万余种。保存了许多特有的植物类群，有银杏科（Ginkgoaceae）、杜仲科（Eucommiaceae）、珙桐科（Davidiaceae）、芒苞草科（Acanthochlamydeaceae）、伯乐树科（Bretschneideraceae）和大血藤科（Sargentodoxaceae）等特有科，243 个特有属，15000 多个特有种。这些物种可能具有某些对人类有用的潜在价值。例如，素有水果之王美称的猕猴桃（*Actinidia chinensis* Panch.），原产我国，全世界 54 种猕猴桃，我国就有 52 种。我国植物资源十分丰富，有各种各样的天然森林、灌丛、草原和草甸，遍布着各种农田、果园、茶园、菜地、药圃和经济林场。

最北部的大兴安岭、长白山一带，有耐寒喜光的华北落叶松（*Larix principis-rupprechtii* Mayr.），有常绿针叶林的云杉（*Picea asperata* Mast.）、红松（*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.）。这些树种木质坚硬，是制造船只、车辆、纸张、乐器和建筑的良好材料，林下还分布有闻名中外的药材人参（*Panax ginseng* C.A. Meyer）。

华北山地和辽东、山东半岛一带，是全国小麦（*Triticum aestivum* L.）、棉花（*Gossypium* spp.）和杂粮的重要产区。这一地区盛产桃 [*Prunus persica* (L.) Batsch.]、葡萄（*Vitis vinifera* L.）、无刺枣 [*Zizyphus jujuba* var. *inermis* (Bunge) Rehd.]、核桃（*Juglans regia* L.）、板栗（*Castanea mollissima* Blume）等；还有多种栎树林，如槲栎（*Quercus aliena* Blume）等，其树叶做柞蚕饲料，果实（橡子）做纺织浆料，可节约大批粮食。

我国广阔的亚热带地区，是我国水稻主要产区，植物种类非常丰富，仅四川一带就

有植物近1万种。有千年树龄、全身是宝的银杏，闻名世界的活化石水杉 (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng) 和百万年前残存的银杉 (*Cathaya argyrophylla* Chun et Kuang)，还有各种经济植物如毛竹 (*Phylloslachys pubescens* Mazel ex H. de Lehaie)、油茶树 (*Camellia oleifera* Abel.)、油桐 (*Vernicia fordii* Hemsl.)、乌桕 [*Sapium sebiferum* (L.) Roxb.] 和漆树 [*Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) Barkl.]，以及常用的建筑用材——杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.] 和马尾松 (*Pinus massoniana* Lamb.)。我国西南高山是举世闻名的天然高山花园。

我国广东、广西、福建、台湾和云南南部的热带地区，气候温暖、雨水充沛、四季如春，有利于植物的繁衍滋长，仅广东一省就有几千种有花植物。这一地区有菠萝 [*Ananas comosus* (L.) Merr.]、甘蔗 (*Saccharum sinensis* Roxb.)、剑麻 (*Agave sisalana* Perrine) 农田。山谷植物种类繁多，海湾内有抗击强烈风浪的红树 (*Bruguiera conjugata* Merr.)，果树有香蕉 (*Musa sapientum* L.)、荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.)、龙眼 (*Dimocarpus longana* Lour.) 和芒果 (*Mangifera indica* L.) 等，还有橡胶树 [*Hwea brasiliensis* (H. B. K) Muall. -Aeg.]、椰子 (*Cocos nucifera* L.)、咖啡 (*Coffea arabica* L.)、可可 (*Theobroma cacao* L.)、胡椒 (*Piper nigrum* L.)、油棕 (*Elaeis guineensis* Jacq.)、槟榔 (*Areca catechu* L.) 等经济作物。台湾省盛产香樟 [*Cinnamomum camphora* (L.) Presl.]，是全世界生产樟脑最多的地方。

南沙群岛地处赤道热带，热量、雨量丰沛，热带海洋岛屿气候特征显著。植物主要由银毛树 (*Populus tomentosa* Carr.) 和草海桐 (*Scaevola frutescens* L.) 等，它们共同组成的灌丛草地。栽培植物有椰子、香蕉和番木瓜 (*Carica papaya* L.) 等。

西沙群岛地处热带海洋，位于海南省东南，是我国南海诸岛的一部分。西沙群岛由30个珊瑚形的岛、洲、礁、滩组成。海拔大多不超过10m。这里地处热带中部，夏季湿润多雨，冬季干旱，还时常受到台风的影响。由于这些独特的自然条件，形成了西沙群岛上美丽的热带岛屿植物景观。据张宏达统计(1948)，生长在西沙群岛的维管束植物多达203种(包括53种栽培植物)，其中热带区系成分占47.3%，亚热带区系成分占16.3%，广布种占36.4%，与世界珊瑚岛植物区系特点一致，如有沙滩绿色尖兵之称的厚藤 [*Ipomoea pescaprae* (L.) R. Brown] 和海岛绿色长城草海桐等。栽培植物椰子树几乎遍及各个岛屿，成为茂密的椰子林。

东北平原和内蒙古高原东部，有一望无际的大草原。广布禾本科 (Poaceae)、蝶形花科 (Fabaceae) 牧草，营养价值高，是我国重要的畜牧业基地。

青藏高原中东部和南部，有沼泽、湖泊，以及水草丰美、花色瑰丽的草甸。向阳山坡有大片的草原。高原谷地种有青稞 (*Hordeum vulgare* L.)、冬小麦、荞麦 (*Fagopyrium esculentum* Monch.) 和萝卜 (*Raphanus sativus* L.)。

新疆的固定沙丘和流动沙丘上也生长着供作燃料的梭梭 [*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge]。甘肃和青海的沙漠上，生长着固沙的杠柳 (*Periploca sepium* Bunge) 等。沙漠上的绿洲，我国最优质的长绒棉就生长在这里。此外，还有甜蜜的葡萄、西瓜 (*Citrullus lanatus* Mansfeld.) 和哈密瓜 (*Cucumis melo* var. *hami*) 等果品。戈壁滩上有沙拐枣 (*Calligonum mongolicum* Turcz.) 和麻黄 (*Ephedra minuta* Florin)。除麻黄外，上述其他植物都是骆驼的良好饲料。这里还有沙漠地区主要的

建筑材料——天然树种胡杨 (*Populus diversifolia* Schrenk.), 其叶子可作骆驼和羊的好饲料。

植物在任何环境中, 几乎都是唯一的第一级生产者, 有时又是二级生产者。因此, 植物是人类最基本的能源, 又是其他能源的潜在来源。当今世界能源耗费、资源枯竭、人口膨胀、粮食紧缺、环境恶化、生态失衡, 都与植物资源的不合理利用和保护直接或间接相关。因此, 必须珍惜和保护好现有的植物资源, 更加合理地开发应用植物资源。

(二) 我国植物资源的开发应用

在我国, 植物资源的开发利用取得了可喜的成绩。例如, 开发出新的抗肿瘤药物喜树碱、三尖杉碱、美登木碱, 及作用于神经系统的药物莨菪碱、草乌碱, 抗疟新药青蒿素, 治疗冠心病的丹参酮, 治疗高血压的萝芙木碱、罗布麻碱等, 其他还有鱼腥草片、冬凌草素片、苦参肠炎片等。我国已开发出大约 200 种植物新药, 其中 90% 源于野生植物。随着现代药理研究的深入, 从野生植物中提取生物活性物质的产品开发也迅速发展起来。例如, 银杏叶提取物、金丝桃素、水飞蓟素、月见草油中的 γ -亚麻酸、紫苏油中的 α -亚麻酸、枸杞多糖等。除药用植物之外, 自野芝麻 (*Lamium barbatum* Sieb. et Zucc.) 等植物中提取蜕皮激素用于养蚕业, 促进蚕丝优质高产; 自桑科植物中提取冶金工业用的桑色素, 自金鸡菊 (*Coreopsis lanceolata* L.)、越橘 (*Vaccinium vitis-idaea* L.)、乌饭树 (*Vaccinium bracteatum* Thunb.) 等提取食用色素, 从地衣中提取树苔浸膏代替进口的定香剂等。近 20 年来, 野生香料植物的开发利用也突飞猛进, 由过去的原料精油进口为主, 逐渐成为香精香料出口, 配制的香精品种由过去的 60 多种增加到 650 余种。我国芳香植物有 600 余种, 其中已知具有开发利用价值的有 400 余种, 已批量生产的约 200 种。我国的肉桂油占世界生产总量的 90%; 八角茴香油生产占世界总量的 80%, 其他出口量大的还有柠檬油、薄荷油、樟油、香茅油、山苍籽油和桉叶油等。我国较为重要的野生果树有 300 多种, 已被开发利用的有 50 余种, 其中田刺梨 (*Rosa roxburghii* Tratt.)、余甘子 (*Phyllanthus emblica* L.)、沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.)、越橘、西番莲 (*Passiflora edulis* Sims.) 等开发出的饮料、保健食品都占有一定的市场。在我国, 植物胶以往多依赖进口, 近年来相继开发出槐豆胶、田菁胶、葫芦巴胶、决明胶、胡里豆胶等多种可替代进口的国产胶。在印染、冶金采矿、食品、化妆品等领域, 部分或大部分取代了进口的阿拉伯胶、瓜尔胶等。我国中草药等功能性化妆品、日用品的研究开发也取得较大突破, 如茶皂素洗发香波、白芨 [*Bletilla striata* (Thunb.) Reichb. f.] 系列护肤品、蒲公英 (*Taraxacum mongolicum* Hand. Mazz.) 系列化妆品以及两面针 [*Zanthoxylum nitidum* (Roxb.) DC.]、草珊瑚 [*Sarcandra glabra* (Thunb.) Nakai] 等药效牙膏等。

随着现代植物育种技术的迅速发展, 栽培植物的优良品种不断涌现和推广, 植物资源的利用将更加丰富, 进一步推动我国工农业生产的发展, 增强国民经济实力。因此, 植物资源是国民经济可持续发展的基础, 必须加强研究, 合理利用与保护。

三、植物多样性的保护与意义

森林被大面积砍伐、工业污染物和生活污染物的大量排放, 极大地恶化了植物的栖

息地，破坏了人类的生存环境。全世界热带雨林每年以 10% 的面积消失，连续的生态系统成为支离破碎的“岛屿”，植物物种的多样性和遗传多样性下降，不适宜的气候使诸多植物难以适应而灭绝。据国际自然与自然资源保护联盟（IUCN）物种保护监测中心估计：全球约有 10% 的植物面临灭绝，已有 5 万~6 万种（约占全世界植物总数 1/5）受到不同程度的威胁。现存的物种正以每天一种的速度在消失，而每种植物的绝灭又将导致相关的 10~30 种生物的生存危机。

在我国 3 万种高等植物中，至少有 3000 多种处于受威胁或濒临灭绝的境地。《中国珍稀濒危植物》首批公布的 388 种植物中，濒危物种 121 种，稀有物种 110 种，渐危物种 157 种。不少热带地区的珍贵树种如版纳青梅 (*Vatica xishuangbannaensis* G. D. Tao et J. H. Zhang) 和海南紫荆木 (*Madhuca hainanensis* Chun et How) 等，亚热带地区的珙桐 (*Davidia involucrata* Baill.)、水青树 (*Tetracentron sinense* Oliv.)、连香树 (*Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc.)、鹅掌楸 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sarg.]、领春木 (*Euptelea pleiospermum* Hook. f. et Thoms.)、香果树 (*Emmenopterys henryi* Oliv.) 和穗花杉 [*Amentotaxus argotaenia* (Hance) Pilger] 等均处于濒临灭绝的境地。

在植物进化过程中，由于长期受到不同环境的影响，植物界形成了数十万种植物。无数类型的遗传性状，犹如一个庞大的天然基因库，蕴藏着丰富的种质资源，是新物种形成的基础，是自然界中最珍贵的财富。植物种质资源的良好保存和合理开发利用，对于植物的引种驯化、品种改良、抗性育种等方面将发挥出巨大作用。有的基因赋予植物很强的抗逆性，是改良和提高各种作物抗逆性的源泉；有的基因编码特殊的蛋白质和酶，是改良作物品质的材料；有的基因能够调控次生代谢，是合成医药和各种工业所依赖的化学成分原料。丰富的植物基因资源，是科学家们利用远缘杂交和基因工程手段、有目的地创造新的植物类型的物质基础。例如，袁隆平发明的杂交水稻为我国和世界水稻增产做出了卓越的贡献，其成功有赖于在海南省发现的一株雄性不育的野生稻；美国从中国东北搜集去野大豆，通过杂交，育成抗旱、抗病毒的新品种，扩大了栽种面积并提高了单产，几年后成为大豆的主要出口国。因此，一个物种的绝灭也就意味着某些特殊基因的永久丢失。

植物和人类是地球生物圈内的主要组成部分，也是生态系统平衡的重要因素。植物的种类越多、丰度越高，人类对其影响越小，则生态系统越复杂、越稳定。因此，必须保护环境，更合理地利用和保护植物的多样性。加强对植物资源的调查、开展对濒危植物的研究，并实行就地保存——建立各种类型的自然保护区、迁地保存——建立各种植物园、树木园和百草园等，以及保存植物的干种子和基因库，制定和落实科学、有效的保护措施，才能保证人类的生存和发展有充足的后备资源。保护植物的多样性，就是保护人类自己。

第三节 植物学发展简史

人类关于植物方面知识的积累，与自身的生存需要和生产实践是分不开的。人类从采集植物充饥御寒、尝试百草医治疾病开始，利用植物并积累有关植物的形态、结构、习性和用途的知识。在观察和研究自然界的过程中，人类学会了栽培植物。在同疾病作

斗争的过程中,人类采用植物做药,对植物的知识更加扩大。于是,植物科学得以逐步形成。

一、外国植物学发展史简介

世界植物科学的发展历史(附表1),最早可追溯到古希腊的Aristoteles(B. C. 384~322)首创的欧洲植物园,他的学生Theophrastus(B. C. 372~287)所著《植物志》和《论植物的本原》,记载了500多种植物,把许多种类归为现在的属,把植物分为果实植物与无果实植物、显花植物与隐花植物、常绿植物与落叶植物,甚至记录了种子的萌发与发育及枣椰的人工授粉等。以后随着小农经济的发展,兴起了许多园圃,在植物的引种、驯化、栽培和选育中,对植物的描述、分类、杂交育种、药用植物的疗效和食用植物的价值等方面,进行了诸多研究,积累了知识。从德奥弗拉蒂斯到17世纪这一漫长的历程,植物科学尚处于描述性植物学时期。植物学研究的内容和特点主要是采用描述和比较的方法,认识植物,累积植物学的基本资料和发展栽培植物。

显微镜的发明和应用,使植物科学的发展进入植物的微观世界。1665年,R. Hook(英)自制复式显微镜观察软木薄片,发现并命名了植物细胞。19世纪,M. J. Schleiden和T. A. H. Schwann(德)创立了细胞学说,证明生物体结构和起源上的同一性。植物学家N. Geluo(英)出版了第一本《植物解剖》,人类对植物的认识进入微观世界。

进入18世纪,植物学的发展从草药、草本植物为主转向所有植物,从种类的记述到建立分类系统和命名方法。Carl Linnaeus(1707~1778,瑞典)创立的双名法(binominal nomenclature)和提出的人为植物分类系统,以及19世纪C. R. Darwin(1809~1882,英)在1859年出版的《物种起源》中提出的进化论观点,进一步推动了植物科学的发展。A. Engler(1844~1930)和K. Prantl(1849~1893)发表了《自然植物科志》,提出了试图反映植物类群亲缘进化关系的植物分类系统,对识别和利用植物,加强对植物的研究和交流起到了促进作用。1902年,Haberlandt(德)首次提出植物细胞全能性(totipotency)观点。1958年,Steward(美)用胡萝卜(*Daucus carota* L.)的韧皮部细胞成功培养出完整植株,验证了植物细胞的全能性,克隆技术及相应的细胞与组织培养工程由此诞生。

随着农业和经济的发展,人们对植物生命活动规律以及植物与环境的关系进行了多方面的研究,使植物科学逐渐形成了包括许多分支学科的科学体系,如植物学、植物分类学、植物胚胎学、植物生态学、系统植物学等。植物科学经过19世纪和20世纪初期的发展,由描述植物学时期发展到主要以实验方法了解植物生命活动过程的实验植物学时期。

20世纪30~40年代,电子显微镜的发明和应用,对细胞的研究进入到亚细胞水平。1953年,J. Watson(美)和F. Crick(英)阐明了DNA的双螺旋结构,由此诞生出新的学科——分子生物学(附表1)。20世纪末及21世纪初,拟南芥[*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynl.]和日本晴水稻(*Oryza sativa* L. cv. nipponbare)基因的破译,分子克隆、基因克隆、转基因和蛋白质组学等许多新领域和新技术相继出现,对植物体的结构、功能和遗传等生命现象有了更深入的了解,更加促进了与之相关的农、林、

畜、牧及医学等学科及其产业的迅速发展,必将对 21 世纪的社会经济、军事、文化和道德产生深远影响。

在宏观方面,已由植物的个体生态进入到种群、群落以及生态系统的研究。遥感技术、全球卫星定位系统的研制及其在植物群落在地球表面的时间、空间上的分布和变化规律,开展植物资源的调查、利用和保护方面的应用等。航天技术的发展,研究植物在失重状态下的生命活动规律、筛选新的变异和培育新品种,“空间植物学”将得到越来越多的重视和发展。

二、中国植物学发展史简介

我国是研究植物最早的国家之一,植物学知识经历了萌芽、积累、发展和壮大的过程,并对世界植物科学的形成和发展做出了较大的贡献(附表 2)。

早在距今约七八千年以前,黄河、长江流域各民族部落经长期的尝、闻、辨识、采集和种植植物,积累了许多有关植物的知识。早在殷商时代,古人就开始种植麦、黍(*Panicum miliaceum* L.)、稻、粟[*Setaria italica* (L.) Beauv.]等作物,有目的地观察、记载和描述植物的形态、生长和繁殖特性,区分植物为草、木两类,将菌类、藻类、葱蒜类、蓬蒿类等归为草类,将榆类、桑类、楝(械树)类归为木类(《山海经》、《夏时》)。西周(公元前 11 世纪至公元前 771 年)还专设官吏,从事动植物资源调查,辨名物、察地形、别土宜以及农田管理等,积累了许多有关植物的知识(《周礼·地官·司徒》)。

春秋、战国时期是中国历史上由奴隶社会进入封建社会的大变革时期,不同学说、流派共荣,百家争鸣。植物学知识得到初步整理和说明,出现了农学、药物学(本草)和有关植物的著作,初步形成了比较系统的植物学知识。《诗经》记有黄河流域中下游和长江以北地区的植物约 130 种,并有植物形态、生境和分布等描述。在当时,远志(*Polygala tenuifolia* Willd.)、菟丝子、益母草(*Leonurus heterophyllus* Sweet)等植物已被采用为药用植物。《神农本草经》第一卷收载、记述植物药材 252 种,是我国乃至世界最古老的草药书。

到秦汉时期,著有《尔雅》,记述植物 200 余种,有“释草”(菌类、藻类、葱蒜类、蓬蒿类等)、“释木”[榆类、桑类、楝(械树)类]专篇。分别给荷(莲)(*Nelumbo nucifera* Gaertn.)茎、叶、花和种子以不同的名称。懂得树木的根部有“直根”(主根)和“蔓根”(须根)之分,且知其有不同的生理功能(《韩非子·解老》)。

魏晋时期,嵇含撰《南方草木状》,记述热带、亚热带植物 80 种,分其为草、木、果、竹四类,对多数植物的生态特征、产地和用途做了精确的说明,是我国最早的植物专著,享有“世界最早的植物志”、“最早的南方植物志”之誉。后魏贾思勰的《齐民要术》,称麦为“黄衣”,五六月可种豆,认为豆科植物可以肥田,豆类同谷类轮作可以增产。书中记载的有关农业产品的加工以及植物的接枝技术,同现今应用的方法极为相似。

唐宋时期,农业和手工业日益发展,政府置办药园(唐代)、花圃(宋代),组织学者广泛采集植物标本,比较研究植物形态(特别是植物的花叶)特征、地理分布等。积累了更为丰富的植物知识,出现了大量的植物专谱和著作,如《新修本草》(《唐本草》)

(659)、欧阳修的《洛阳牡丹记》(1031)、蔡襄的《荔枝谱》(1059)、苏颂等的《本草图经》(1061)、韩彦直의《橘录》(1178)、陈仁玉의《菌谱》(1245)等,都是中国现存最早的专类植物图谱,并对此后的植物分类产生重要影响。《花果卉木全芳备祖》(1256),全书58卷,分为果、花卉、草木、农桑、蔬菜和药物等部分,是我国乃至世界上最古老、最系统的一部植物词典。

元、明、清诸代,植物学知识继续积累和发展,除元代王桢的《农书》(1313年前后)有一定影响外,以明代的贡献为最大。明代徐光启(1562~1633)的《农政全书》(1628年成书,1639年刊出),为农业上的重要书籍。明末宋应星(1628~1644)的《天工开物》(1637)为植物工业上的重要书籍。明代李时珍,中国古代最杰出的博物学家,著《本草纲目》,总结了16世纪以前我国的本草著作。记载药物1892种,其中植物药1094种,分为草、谷、菜、果、木等5部,内容十分丰富。囊括了植物界的所有门类:低等的藻菌植物、地衣植物和高等的苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物。清《授时通考》(1742)为农业上、园艺上及工业上杰出的书籍,内有栽培植物的考订。清代吴其濬著《植物名实图考》和《植物名实图考长编》,全书分38卷、12大类,记载植物1714种,分谷类、蔬菜、草类、果部、木类等,是我国第一部最大的区域性植物志。

清末朝臣李善兰(壬叔)与英人威廉臣合译出版《植物学》一书(1858),是我国第一部介绍西方近代植物科学的著作。全书共8卷,约35 000字,有插图200多幅。书中主要介绍了植物学的基本理论知识,包括植物的地理分布,植物体的内部组织构造,植物体各器官的形态构造和功能以及植物的分类方法等。李善兰在书中创译了细胞、萼、瓣、心皮、子房、胎座、胚、胚乳等植物学专门术语,以及分类学中的“科”,如伞形科(Umbelliferae)、石榴科(Punicaceae)、菊科(Asteraceae)、唇形科(Lamiaceae)、蔷薇科(Rosaceae)、豆科(Viciaceae, Leguminosae)……许多科的名称及“植物学”一词均是他首次创译。此书是我国第一部近代植物学之书,极大地促进了我国近代植物学的发展。

胡先骕(1894~1968)是中国现代富有成就的植物分类学家之一。他一生发表了1个新科,6个新属,一百几十个新种。钱崇澍(1883~1965)主要研究华东植物,涉及分类、区系和植被等方面。陈焕镛(1890~1971)主要研究华南植物,主攻樟科(Lauraceae)、胡桃科(Juglandaceae)和山毛榉科(Fagaceae)植物,发现了几十个植物新种,并发表属于“真花说”的多元被子植物分类系统。张景钺(1895~1975)是我国第一个从事植物形态学研究的植物学家,对植物系统分类学研究颇多。此外,耿以礼(1897~1975)对禾本科,郑万钧(1904~1983)对裸子植物,张肇骞(1900~1972)对菊科、堇菜科(Violaceae)、胡椒科(Piperaceae),秦仁昌(1889~1986)在蕨类植物,陈邦杰(1907~1970)在苔藓植物,饶钦止(1900~1998)对淡水藻类,曾呈奎(1909~2005)在海水藻类,以及戴芳澜(1893~1973)和邓叔群(1902~1970)在真菌类方面都开展了深入系统的研究工作,取得举世瞩目的成绩。

吴征镒(1916~),我国植物分类学、植物系统学、植物区系地理学、植物多样性保护以及植物资源研究的著名学者。他主编《中国植物志》、《云南植物志》和《中国植被》等专著20余部,发表论文140余篇,发表和参与发表的植物新分类群1766个。他

系统全面地回答了中国现有植物的种类和分布问题，摸清了中国植物资源的基本家底。提出“被子植物八纲系统”的新观点。

20 世纪 60 年代，世界杂交水稻之父——袁隆平（1930~）用“野败型”野生稻与栽培稻杂交，成功建立水稻“三系”-“二系”，又培育出“超级稻”，为全世界杂种优势的研究和利用做出了杰出的贡献。

多年来，我国政府一直高度重视植物科学志书的撰写、修订、出版和人才的培养。中国植物学家分工协作共同编写的《中国植物志》、《中国经济植物志》、《中国高等植物图鉴》、《中国真菌志》、《中国经济海藻志》、《中国黄海海藻志》、《中国植被》等植物辞书的出版，一系列研究机构的设立和科研项目的立项资助，一批世界级的植物学家的涌现，如王伏雄（1913~1995）在裸子植物胚胎学上的成就、李扬汉（1902~2004）在禾本科植物解剖学方面的贡献、王德宝（1918~2002）等首次人工合成生物活性与天然转移丙氨酸相同的酵母丙氨酸转移核糖核酸、殷宏章（1908~1992）等第一个发现光合磷酸化高能态的存在。像这样的科学家还有很多，难以一一列举，他们都为我国乃至世界植物科学事业的发展做出了杰出贡献。我国植物学的研究和成就已成为世界植物科学发展的重要组成部分（附表 2）。

三、当代植物学发展的主流与趋势

利用分子生物学手段，定向设计和强化植物的某些性状。人类已完成了拟南芥、日本晴水稻等植物基因组的测序工作。基因的功能，基因在细胞、组织和个体水平上的表达时期、表达部位及其植物发育和调控的分子机理等，仍将是今后植物学研究和发展的主流和方向之一。

借助分子生物学技术，研究作物光合作用的本质，不断提高作物的光合效率，使我们的粮食和蔬菜更加高产优质，更加多样化、营养化。随着转基因技术的不断改进和创新，可以将具有特定功效的基因转入特定植物的受体细胞或特定染色体的特定位置上，并能稳定、特异表达，将大大提高转基因和育种效率。或是转基因技术，将某些植物改造成更加有利于人类的生活而又不破坏环境，甚至能在净化环境中发挥更大的作用的植物。

人类已经认识到：环境的污染和破坏的加剧、植物资源的不合理开发和利用越来越明显地影响着人类的健康生存和持续发展。今后，人类必将更加重视研究植物的多样性，合理保护和开发利用植物资源，更加重视珍稀濒危植物的保育研究和适度繁育与有效利用，更加重视对“人与自然和谐规律”的研究，加强湿地生态系统的保护和重建，自觉维护生态平衡，以建设一个更为和谐、稳定、可持续发展的人类未来。

第四节 植物学及其主要分支学科

植物学是关于植物的科学，是研究植物和植物的生活与发展规律的科学。植物学的主要研究内容包括植物的生命活动规律、器官的发育与结构、植物类群的进化与分类，以及植物与环境 and 人类间的相互关系等内容。

由于人类生产和植物科学的发展，植物学已分支出许多学科，现简要介绍如下。

植物形态学（plant morphology）研究植物个体发育和系统发育中的形态结构建成

规律和特征, 阐述植物体各器官的形态结构和生理功能间的相互关系。广义的概念还包括研究植物组织和器官的显微结构及其形成规律的植物解剖学, 研究高等植物胚胎形成和发育规律的植物胚胎学, 以及研究植物细胞的形态结构、代谢功能、遗传变异等内容的植物细胞学等。现已分支出植物器官学、植物解剖学、结构植物学、植物胚胎学及植物细胞学等学科。

植物生理学 (plant physiology) 研究植物生命活动规律、揭示植物生命现象本质的科学。研究植物细胞的结构与功能, 水分代谢、矿质营养、光合作用、呼吸作用、有机物运输与分配, 植物的生长、生殖、衰老、脱落和逆境的生理及其调控规律。与植物生理学密切相关的学科有植物生物化学、植物分子生理学、植物代谢生理学、植物发育生理学是新形成的分支学科。

植物分类学 (plant taxonomy) 和植物系统学 (plant systematics) 研究植物种系特征、种系间的亲缘关系和演化顺序, 并对植物进行分类、建立和完善植物各级类群的进化系统的科学。植物系统学更强调植物间的系统关系, 即谱系。已产生出的分支学科有植物化学分类学、植物细胞分类学、植物超微结构分类学、植物数值分类学和分子系统学 (molecular systematics) 等; 此外, 针对某一具体植物类群分类的研究产生了细菌学、真菌学、藻类植物学、苔藓植物学等分支学科。

植物生态学 (plant ecology) 研究植物与环境间相互关系的科学。又可分成植物个体生态学、植物种群生态学、植物群落生态学及生态系统生态学等。

植物胚胎学 (plant embryology) 研究植物胚胎形成和发育规律的科学。研究受精前胚囊和花粉管形成、受精过程、胚胎发育以及胚胎发育与外界环境条件和内在生理、生化和遗传的关系等。植物生殖生物学、植物发育生物学等是在其基础上新形成的分支学科。

植物生物学 (plant biology) 主要研究植物的形态结构、植物生长发育的生理与代谢、植物的系统与分类等的学科。

植物遗传学 (plant genetics) 研究植物的遗传和变异规律性的科学。已分支出植物细胞遗传学和分子遗传学两门学科。

植物化学 (phytochemistry) 研究植物代谢产物的成分、结构、分布规律的科学。与中药有效成分、植物系统分类有着密切的关系, 形成的新的分支、交叉学科有植物化学分类学等。

植物资源学 (plant resources) 研究自然界所有植物的分布、数量、用途及其开发的科学。它与药用植物学、植物分类学和保护生物学有密切关系。

分子植物学 (molecular botany) 专门研究和揭示植物的核酸、基因、蛋白质等大分子的结构和功能规律的科学。它是随着生物大分子 (核酸、蛋白质和基因) 的结构和功能的研究而发展起来的, 是当今植物学各领域研究的前沿。分子生物学研究的方法和技术亦已应用于植物学各分支学科的研究。

第五节 学习植物学的目的与方法

一、学习植物学的目的和意义

植物是联系人和大气圈与岩石圈的纽带, 是维系人类生命和生存的重要物质要素。

研究植物的目的是认识和揭示植物生长发育、遗传变异、分布和适应等的规律，有意识地控制、利用、保护和改造植物，充分利用野生植物资源，提高作物的产量和品质，进一步发展国民经济，改善人民生活。

植物学不仅是综合性大学生命（物）科学学院的基础课程，而且是农业院校中大农学类各专业的一门重要的基础课程。在栽培、繁育和管理农作物、牧草、果树、蔬菜、花卉、茶、桑、观赏树木、药草以及其他经济植物或资源植物时，需要厚实的植物学知识。防治病虫害、改良土壤，促使种植物优质高产，也离不开植物学知识；家禽、家畜的饲养以及农产品的加工，都需要植物作为饲料或原料，其他如环境保护、植物资源的开发利用等也与植物密切相关。因此，学习植物学可为学好其他相关课程和后续专业课程（植物生理学、植物病理学、植物遗传学、农业生态学、土壤学、栽培学、育种学等），为更好地从事农业生产和科学研究，提供必要的植物学基本理论、基本知识和基本技能。

本书针对农业院校植物生产类、综合性大学生物学类的人才培养特点和教学要求，兼顾了植物学的系统性和科学性，力求阐明植物学的基本概念、基本知识和基本理论，力求联系生产实际、反映本学科的发展水平。教材内容在讲述了组成植物体的细胞、组织及其研究方法的基础上，以被子植物为重点，阐述了在植物个体发育过程中，营养器官和生殖器官的形态发生和结构建成的规律与特征；简要地介绍了植物分类的基础知识、植物界的基本类群特征和系统进化概况；分述了被子植物中与生产关系密切、有代表性的重要科、属或植物种的识别特征和用途。因此，认真学习和掌握教材内容，不仅对于学好植物学课程十分重要，而且，对深入学习与植物相关的课程和进一步从事相关领域的研究大有好处。

二、学习植物学的方法

学习植物学，首先应该运用辩证唯物主义的观点，充分认识到植物有机体的局部与整体间、细胞、组织、器官与个体间、形态结构与生理功能间、个体与群体间，以及植物与环境间相互联系、相互制约的关系。必须确立联系的、动态的发展观，正确认识植物的个体发育是一个连续的序列过程，其形态结构的建成、生理功能的表现及其与环境三者间是相对稳定的、连续的变化和统一的。植物种类繁多、类群复杂，它们是在自然界中经过长期演化而来的。学习植物学还应树立由“低级到高级、由简单到复杂、由水生到陆生、由少数到多数”的系统进化的观念，才能更好地理解植物的多样性、稳定性、变异性、可利用性和重要性。

在学习植物学过程中，要善于运用观察、比较和实践的研究方法，重视理论联系实际，加强实验观察和技能的训练，以增加感性知识、加深理解学习内容。同时，还要强化主动学习、自觉学习的意识，培养实事求是的科学态度。通过植物学的学习和训练，为其他相关课程和后续专业课程的学习打下坚实的基础，提高自己认识自然和与自然和谐共处的能力。

总结与复习

生物可划分为两界（植物界和动物界）、三界（植物界、动物界、原生生物界）、四界（植物界、

动物界、原生生物界、菌物界)、五界(植物界、动物界、原生生物界、原核生物界、菌物界)和六界(原五界加病毒界)。

地球上的植物总数近 50 万种。其中病毒、藻类、菌类等植物 11 万种以上,苔藓植物、蕨类植物和种子植物约 30 万种。中国是世界上植物种类最多的国家之一,仅被子植物就有近 3 万种,是保障国民经济持续发展的重要资源。

植物的丰富多样性主要表现在其大小、形态、结构、生理功能、遗传变异、生活习性、地理分布、对环境的作用及与人类的关系等方面,植物多样性是人类生存和发展的基础。

植物是生态系统的第一级的生产者,有时又是二级生产者。人类的衣食住行都直接或间接地取之于植物。大力开发新的食物资源、积极改良和提高原有作物的产量和品质,以适应增长着的人口对粮食的需求。直接利用植物生产石油和乙醇,可减少非再生性资源的依赖性。大力提倡植树造林、合理开发利用植物资源,不仅能美化环境、维持生态平衡,而且能保障和促进人类文明的进步和可持续发展。

全世界热带雨林每年以 10% 的面积消失,约有 10% 的植物面临灭绝,植物的多样性在下降。中国的珍稀濒危植物至少有 388 种,一种物种的绝灭意味着某些特殊基因的永久丢失。合理保存和开发利用植物资源,对于植物的引种驯化、品种改良、抗性育种、经济文化建设等方面将产生巨大影响。植物资源是人类永续发展的基础,保护植物资源,就是保护人类自己。

人类对植物学知识的积累已有几千年的历史。中国是世界上研究植物最早的国家之一,为世界植物学的发展做出了积极贡献。17 世纪的李时珍(中国),18 世纪的林奈(瑞典)等,都对植物学做出过卓越的贡献。当今,植物学已凸显出宏观——植物与环境、微观——植物发育与基因调控两个热点和主流方向。植物学是研究植物和植物的生活与发展规律的科学。

植物学的主要研究内容包括植物生长发育过程中的形态建成、器官发育与结构、植物类群进化与分类,以及植物与环境间的相互关系等。植物科学的分支学科主要有植物形态学、植物分类学、植物生理学、植物遗传学、植物生态学等。植物科学的各个领域不断交叉渗透,已产生出许多新的交叉分支学科。

研究植物的目的是认识和揭示植物生长、发育、遗传和分布等的规律,去控制、利用、保护和改造植物,充分利用野生植物资源,提高农作物的产量和品质,发展国民经济,改善人民生活。

学习植物学,必须确立辩证唯物主义的观点、联系与动态发展的观点、系统与进化的观念,以及实事求是、理论联系实际的科学态度。

练习与思考

1. 植物的多样性主要是指什么?
2. 我国丰富的植物资源主要包括哪些?试就这方面展开讨论。
3. 植物的多样性及其意义是什么?
4. 绿色植物与非绿色植物在自然界中起什么作用?什么是地球化学循环?
5. 试简述植物与当今世界人口、粮食、能源、环境和可持续发展的相互关系。
6. 植物多样性资源保护和合理利用的意义是什么?
7. 中外关于植物学的研究有哪些重要贡献?有哪些代表人物和重要著作?
8. 植物学是一门什么学科?它的主要研究内容是什么?
9. 植物学包含哪些主要的分支学科?各有些什么研究内容?
10. 学习和研究植物学的目的和任务是什么?怎样才能学好植物学?

第一章 植物细胞

在植物界，从简单的单细胞植物到高度复杂进化的被子植物，其基本组成结构单位都是细胞。多细胞植物体可由成千上万，甚至更多的细胞所组成，它们最初的形态、结构和功能基本相似。随着植物体的进一步生长发育，其不同部位的细胞分化形成不同形态、结构和功能的细胞群，各细胞间彼此协作，共同完成植物体的各种生命活动过程。

第一节 显微镜与植物细胞

人类对植物细胞的认识与显微镜发明以及显微技术等的不断改进密切相关。1665年 Robert Hooke (1635~1703, 英国) 用自制的显微镜观察软木的结构，发现并命名了细胞。虽然他当时看到的只是植物死细胞的细胞壁，但这却是人类有史以来第一次看到细胞轮廓，开启了人类对细胞研究的历史。以后，Antonie van Leeuwenhoek (1632~1723, 荷兰)、Marcello Malpighi (1628~1694, 意) 等先后用显微镜观察和研究了其他多种动物、植物材料，更丰富了人们对动物、植物细胞的认识。1838年植物学家 M. J. Schleiden (1804~1881, 德) 和 Hubert Schwann 提出了细胞学说 (cell theory)，其主要内容有：植物和动物的组织都是由细胞构成的；所有的细胞都是由细胞分裂或融合而来；卵子和精子都是细胞；一个细胞可以分裂形成组织。

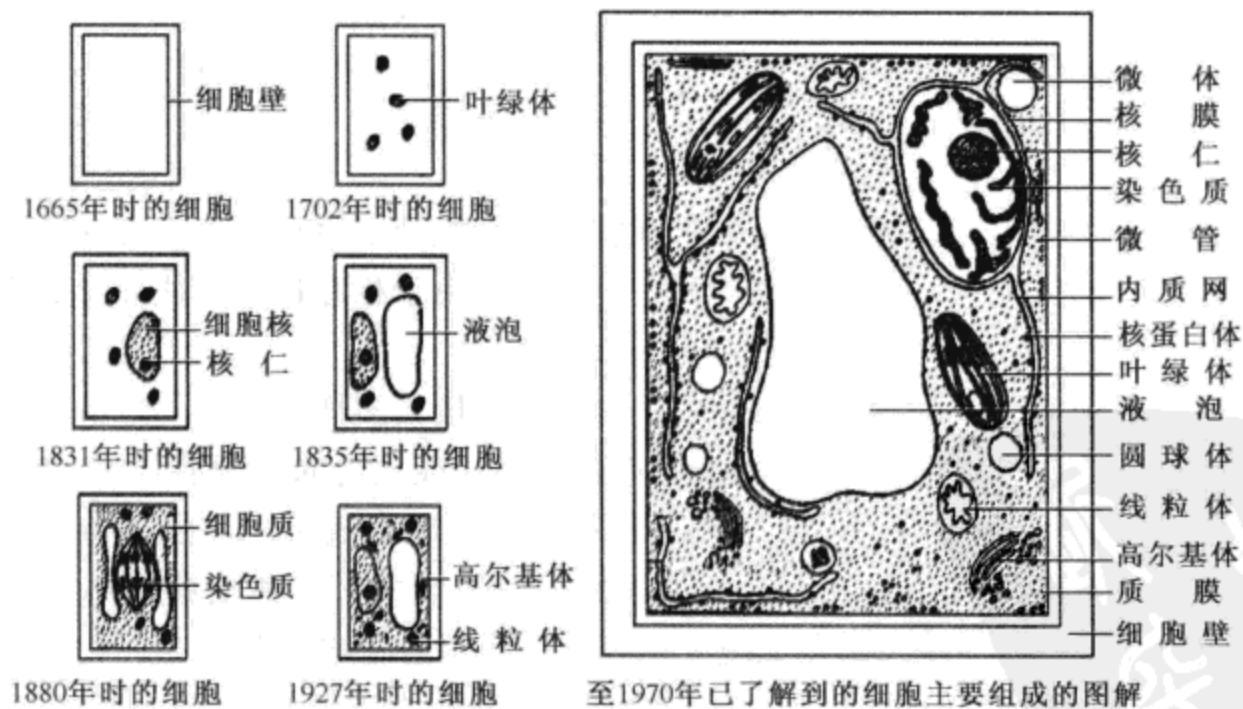


图 1-1 细胞结构研究历史示意图解
(细胞内各部分未按比例绘制，依李扬汉)

到 20 世纪初，人们利用光学显微镜已发现了植物细胞的主要结构。随着各种各样的光学显微镜（如荧光显微镜、偏光显微镜、相差显微镜、微分干涉显微镜）和电子显微镜（如透射电子显微镜、扫描电子显微镜、环境扫描电子显微镜）的发明和应用，细胞匀浆、超速离心和同位素示踪等生物化学技术等

的超微结构, 以及其结构与功能间的相互关系等有了更为深入的理解 (图 1-1)。1958 年 F. C. Steward (1904~1993, 美) 等将胡萝卜根韧皮部的一些细胞进行培养, 细胞分化发育成完整的植株, 发现了植物细胞的全能性, 极大地推动了植物细胞生物学的研究和应用。如今, 植物组织培养、细胞培养、原生质体培养技术已取得很大的发展和巨大的经济效益。新近出现的细胞电子影像技术、细胞数字图像处理技术、视频反差增强显微术、激光扫描共聚焦显微术等, 使人们不仅能观察、记录细胞静止和活动的情况, 还可通过计算机软件对图像进行处理和分析, 如进行图像的三维重建等。遗传学、生理学、生物化学和分子生物学的发展及其与细胞生物学的相互渗透, 使人们对细胞的研究从超微结构转向物理化学变化在细胞生命活动中的作用, 并逐步深入到分子水平, 以揭示其结构与功能的关系。细胞化学、放射性示踪技术、细胞分级离心、细胞内注射、细胞培养、X 射线衍射与核磁共振等技术的应用, 使人们能够充分研究细胞的代谢活动, 从分子水平上阐明细胞内各种生命活动 (附表 3)。

虽然细胞是生命活动的基本单位, 但并非是生命的唯一表现形式。病毒也是生命体, 但它却不具有细胞结构。病毒的结构简单, 主要由蛋白质外壳和遗传物质两部分组成。也有一些病毒仅由蛋白质组成, 如朊病毒。虽然病毒是生命的一种表现形式, 但病毒的繁殖离不开细胞, 即没有细胞也不存在病毒, 因此从这个角度分析, 没有细胞也就没有生命。

第二节 植物细胞的形态与结构

通常植物细胞都比较小, 形状多种多样。细胞的形状和大小, 取决于细胞的遗传性、所担负的生理功能以及对环境的适应性, 且伴随着细胞的生长和分化, 常相应地发生改变。

一、植物细胞的形态与类型

单细胞藻类植物和细菌或分离的单个细胞, 因细胞处于游离状态, 常为球形或近于球形。多细胞植物体中, 细胞是紧密排列在一起的, 由于相互挤压, 往往形成不规则的多面体。

高等植物体内的细胞, 具有精细的分工, 其形状极具多样性。例如, 输送水分和养料的细胞 (导管分子和筛管分子), 呈长筒形, 并连接成相通的“管道”, 以利于物质的运输; 起支持作用的细胞 (纤维), 一般呈长梭形, 并聚集成束, 加强支持的功能; 吸收水、肥的根毛细胞, 向外产生一条长管状的突起, 增大了它和土壤的接触面积 (图 1-2)。这些细胞形状的多样性都是细胞形态与其功能相适应的结果。

一般来讲, 植物细胞的体积很小, 多数细胞的直径为 $10\sim 100\mu\text{m}$, 肉眼难以辨别。有人认为, 细胞体积的大小, 主要受细胞核所能控制范围的制约, 体积小, 则表面积大, 有利于细胞与外界进行物质交换。但不同种类、不同部位的细胞大小差别悬殊。

影响植物细胞体积大小的因素主要有: ①物种差异: 通常低等植物的细胞体积小 (巨藻等植物例外), 高等植物的细胞体积大。②细胞的生理年龄: 生理活跃的细胞常较小, 而代谢活动弱的细胞, 则往往较大; 新产生的细胞小, 成熟的细胞大。③细胞的功能: 处于分裂中的细胞小, 仅几个至几十个微米, 担任运输、支持或保护功能的细胞



图 1-2 细胞的形状 (依李扬汉)

大,有几十至几千个微米。例如,棉籽的表皮毛细胞,可长达 75mm;苧麻 [*Boehmeria nivea* (L.) Gaudich.] 茎中的纤维细胞,可长达 550mm;三叶胶属的无节乳管,是由一个细胞生长成的多核结构,贯穿植物体内,可长达数米甚至数十米。多细胞植物体是由许许多多的、千差万别的、大小不同的细胞所组成的一个统一而复杂的生命有机体。

原核植物细胞

原核细胞体积小、一般 $0.2\sim 10\mu\text{m}$,内部结构简单,细胞质分化程度低,没有膜围成的细胞器,没有核膜将其遗传物质与细胞质分开,遗传物质的载体仅为一个环状的 DNA 分子。原核细胞大约出现在距今 35 亿年前,其在地球上分布的广度和对环境的适应性比真核细胞要大得多。原核细胞又可分为古细菌或原细菌 (archaeobacteria) 和真细菌 (eubacteria)。古细菌能在极其恶劣的生境中生存,可能是真核细胞的真正祖先,亦或与真核细胞有共同的祖先。古细菌包括甲烷古细菌群、极端嗜盐古细菌群、极端嗜热代谢硫古细菌群三类。真细菌包括蓝细菌和各种原核生物。

植物细胞的起源与进化

一般认为,真核细胞是由原核细胞进化而来的,这是因为真核细胞与原核细胞有许多相似之处。①真核细胞与原核细胞的遗传密码一致。研究发现,大肠杆菌、酵母等的 5S rRNA 和转移苯丙氨酸的 tRNA 等的核苷酸序列几乎相同,说明细菌的 5S rRNA 和真核生物的 5S rRNA 同源。②真核细胞与原核细胞的 DNA 的自我复制、转录和 mRNA 的翻译的规律相同。C. R. Woese (1990) 分析不同类型微生物的 16S rRNA 的序列差异后认为,生命体系应划分为真核生物界(如真菌、有细胞核的动物和有细胞核的植物)、原核生物界(真细菌)和古核生物界(古细菌)三界,它们可能有着共同的祖先,且古细菌与真核生物的关系比与真细菌的关系更为密切。

有关细胞核的起源,有人认为,细胞核是由来自原始内质网的核被膜包围了类核体及其附近的空形成的。这是因为,原核生物出现了细胞膜内褶形成的管状内膜体,蓝细菌有光合作用的片层系统,这与真核细胞中的内质网有相似之处,可能是质膜内褶成原始内质网,再由此包围遗传物质形成细胞核的核被膜。

关于真核细胞的线粒体、叶绿体的起源学说包括内共生说 (endosymbiotic hypothesis) 和分隔说 (compartmental hypothesis), 其中内共生说得到多数学者支持。1963 年, M. Nass 和 J. Nass 利用细胞化学方法和放射自显影实验技术发现了线粒体中含有与原核生物体中极相似的丝状 DNA, 且被 Giber 和 Granick (1964) 证明能够自主遗传; 1970 年, Margulis 发表了《真核细胞的起源》(Origin of Eukaryotic Cells), 她认为, 一种原核生物吞噬了生活的细菌而没有将其消化, 从而形成内共生关系; 需氧细菌进化成真核细胞的线粒体, 这种需氧细菌被称为原线粒体。与此类似, 叶绿体是由共生的蓝细菌进化而来的。

二、真核植物细胞的一般结构

植物细胞虽然大小不一、形状多样, 但其结构基本相同 (图 1-3)。植物细胞由原生质体 (protoplast) 和细胞壁 (cell wall) 两部分组成。原生质体是由细胞原生质 (protoplasm) 分化而成的结构, 原生质是一个细胞内全部生活物质的总称。真核植物细胞的原生质体又可分为细胞膜、细胞质和细胞核三部分; 原核植物细胞的原生质体中, 没有明显的细胞质和细胞核的分化。细胞壁是包被原生质体的保护结构, 动物细胞不具细胞壁。

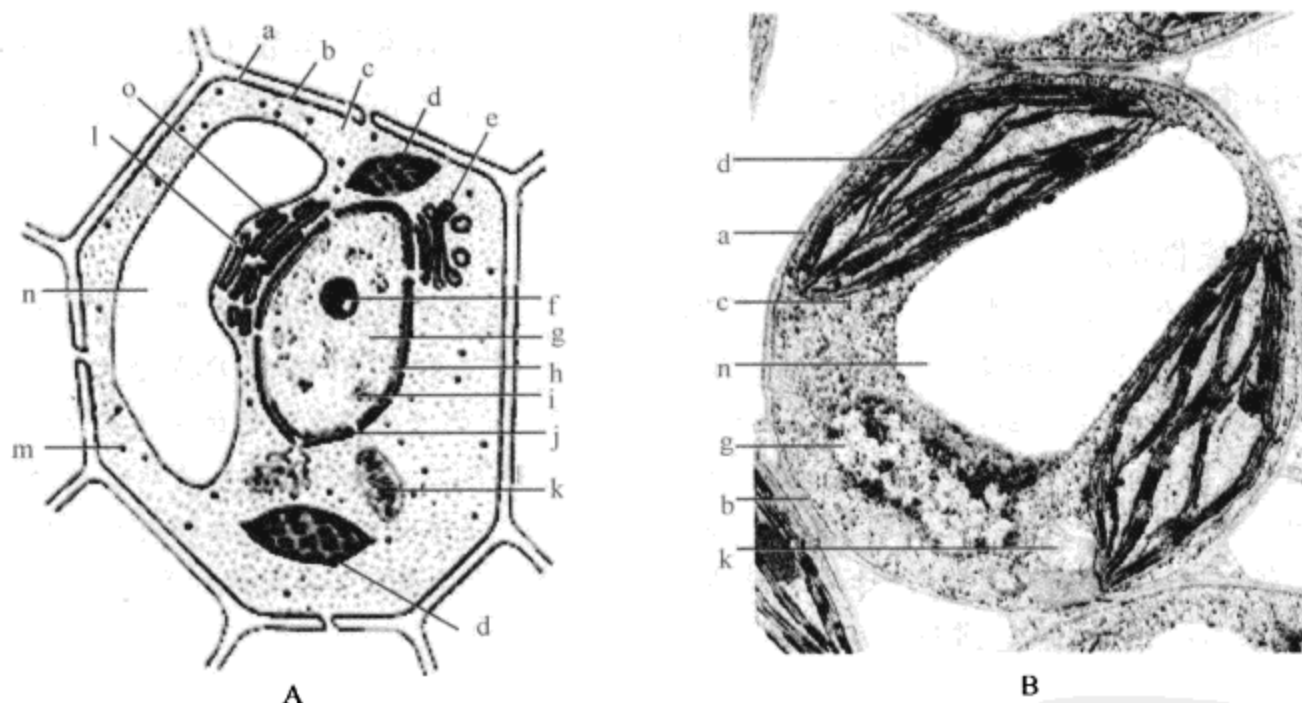


图 1-3 植物细胞的结构

A. 植物细胞结构模式图 B. 透射电镜下的叶肉细胞的结构

a. 细胞膜 b. 细胞壁 c. 细胞质 d. 叶绿体 e. 高尔基体 f. 核仁 g. 核液 h. 核膜 i. 染色质 j. 核孔 k. 线粒体 l. 内质网 m. 游离核糖体 n. 液泡 o. 内质网上的核糖体

(一) 原生质体的结构

原生质体由质膜 (细胞膜)、细胞质和细胞核三部分组成。

1. 质膜

质膜 (plasmalemma) 又称细胞膜 (cell membrane), 是位于原生质体外围、紧贴细胞壁的膜结构。组成质膜的主要物质是蛋白质和脂类, 以及少量的多糖、微量的核酸、无机盐和水。在电子显微镜下, 用四氧化锇固定的质膜具有明显的“暗-明-暗”三

条平行的带，其内、外两层暗带由蛋白质分子组成，中间一层明带由双层脂类分子组成，三者的厚度分别约为 2.5nm、3.5nm 和 2.5nm，这样的膜称为单位膜（unit membrane）或生物膜（biomembrane）（图 1-4）。

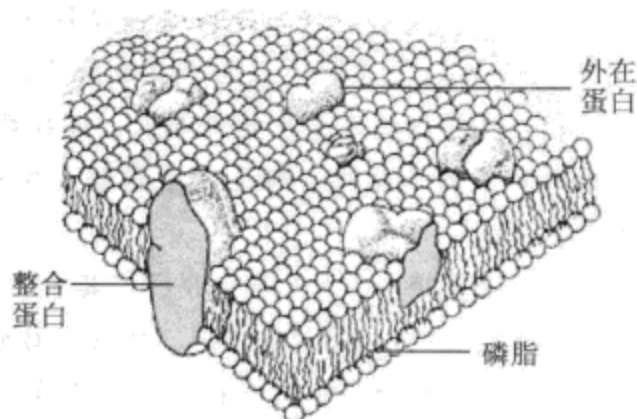


图 1-4 细胞膜流动镶嵌模型（依 Karp）

单位膜的结构和功能是现代生物学研究的一个活跃的领域。对膜的分子结构提出了许多模型，其中，Jon Singer 和 Garth Nicolson (1972) 提出的流动镶嵌模型（fluid mosaic model）（图 1-4）受到广泛的支持。按照这一假说，双层的脂类物质分子形成膜的基本结构的衬质（matrix），而蛋白质和其他组成物质镶在脂类双分子层表面形成外在蛋白（extrinsic protein），或嵌入其内形成整合蛋白（intrinsic protein）。单位膜具有不对称性，表现为双分子层中磷脂等脂类物质分布的不一致，内外表面分布着不同结构和功能的蛋白质、糖脂、糖蛋白等。单位膜的流动性是指膜及其组成物质磷脂和蛋白质等都有一定的流动性，使膜的结构处于不断地变动状态。膜中的蛋白质有的是特异性酶类，在一定条件下，它们具有“识别”、“捕捉”和“释放”某些物质的能力，从而对膜内外物质的交换起调控作用。

质膜有重要的生理功能，它不但使细胞维持稳定代谢的胞内环境，而且能调节和选择物质进出细胞。质膜通过胞饮作用（pinocytosis）、吞噬作用（phagocytosis）或胞吐作用（exocytosis）吸收、消化和外排细胞膜外、内的物质。在细胞识别、信号传递、纤维素合成和微纤丝的组装等方面，质膜也发挥重要作用。

2. 细胞质

真核细胞质膜以内、细胞核以外的原生质称为细胞质（cytoplasm）。细胞质可进一步分为胞基质和细胞器。

1) 胞基质

胞基质（cytoplasmic matrix）过去又称为细胞液（cell sap）、透明质（hyaloplasm）、基本细胞质（fundamental cytoplasm）、胞质溶胶（cytosol）等，主要是指真核细胞的细胞质内除去细胞器和后含物以外的呈均质、半透明、胶网状的动态物质。胞基质是细胞重要的结构成分，其体积约占细胞质的一半。细胞与环境，细胞质与细胞核，以及细胞器之间的物质运输、能量交换、信息传递等都要通过胞基质来完成，很多重要的中间代谢反应也发生在胞基质中。

(1) 胞基质的化学组成

胞基质的化学组成是非常复杂的,根据其分子量的大小大致可划分为三类。

小分子类 包括水、无机离子和溶解的气体等一些小分子。多数水分子为结合水,以水化物的形式结合在蛋白质或其他大分子表面的极性位点上,仅有部分作为溶剂的水分子呈游离状态存在。无机离子包括 K^+ 、 Na^+ 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 等,其中单价离子大部分游离在细胞中,而双价离子则可能依附在核酸、核苷酸和酸性多糖的可变换的位置上,少数紧密结合在酶上。

中分子类 包括各种代谢的中间产物如脂类、糖类、氨基酸、核苷酸和核苷酸衍生物等,其中糖类包括葡萄糖、果糖和蔗糖等。

大分子类 包括蛋白质、脂质、多糖和 RNA 等大分子。其中含有大量的酶,几乎包括了所有参与蛋白质合成的氨基酸激酶、合成 DNA 与 RNA 的酶、合成脂肪酸的酶和糖酵解所需要的酶。另外,构成细胞骨架的各种蛋白质成分和核糖体等均存在于细胞质基质中。

(2) 胞基质的结构体系

胞基质的结构一直是个存在争议的问题。目前,人们仍在从细胞超微结构与生物化学等不同侧面的互相结合来研究胞基质中特殊的复杂结构体系。近年来的研究表明,胞基质中的多数蛋白质,甚至包括水溶性的蛋白质,并不是以溶解状态存在的。胞基质中的大多数蛋白均直接地与细胞骨架或生物膜相连,以完成其特定的生物学功能。用免疫荧光技术观察的结果表明,与糖酵解有关的一些酶类是结合在微丝上的。此外,在胞基质中,蛋白质之间或蛋白质与其他大分子之间还可发生相互作用,形成多酶复合体等,其间的结合很可能是通过极弱的键进行的。例如,与糖酵解有关的一些酶类很可能相互之间结合形成了多酶复合体,而定位在细胞质溶质中的特定部位,有条不紊地催化从葡萄糖到丙酮酸的一系列生化反应。其他代谢途径之间很可能也是以类似的方式进行的,以使复杂的代谢反应能相互协调,并能有序而高效地进行和完成。由此可见,胞基质是一个复杂但高度有序的结构体系,而在该体系的维持中,细胞骨架又起着必不可少的重要作用。细胞骨架的存在,使细胞质基质中的各种大分子均有其精密定位,使各种代谢途径之间相互协调、高效而有序地进行,以完成各种复杂的生命活动。随着人们对胞基质的研究,特别是对细胞骨架的研究不断深入,有些学者对胞基质的概念提出了一些新的理解,认为胞基质主要是由微管、微丝和中间纤维等形成的相互联系的结构体系,也有一些学者试图把细胞质骨架排除在胞基质概念之外。

(3) 胞基质的功能

胞基质在细胞的物质代谢、维持细胞内环境的稳定性等方面具有重要的作用。具体来说,胞基质主要有四个方面的功能。

中间代谢反应的进行 目前了解最多的是许多中间代谢过程都在胞基质中进行,如糖酵解过程、磷酸戊糖途径、蛋白质的合成、脂肪酸的合成等都是在胞基质中进行。胞基质为这些反应的正常进行提供了必需的微环境,且其中还含有进行这些反应所需要的多种前体物。此外,也含有合成其他细胞结构、完成其各种生命活动所需的大分子前体物。

细胞的形态与运动、胞内物质运输以及各种大分子的定位 这一功能是与细胞质骨架相关的。细胞骨架作为胞基质的主要结构成分,不仅对细胞的形态、细胞的运动、细胞内的物质运输及能量传递具有重要作用,而且作为胞基质这一结构体系的组织者,为胞基质中的其他成分和细胞器提供了锚定位点,将生物大分子锚定在细胞质骨架三维空间的特定区域,从而使复杂的代谢反应能高效而有序地进行。

蛋白质的修饰与选择性降解 蛋白质的修饰绝大多数是由专一的酶作用于蛋白质侧链特定位点上进行的,在胞基质中发生蛋白质修饰的类型主要有 N-端甲基化、酰基化、磷酸化、去磷酸化以及辅酶和辅基的共价结合等,这些修饰对维持和调节蛋白质的生物活性、进而使细胞能完成其各种生

命活动等都具有非常重要的作用。胞基质使细胞中的蛋白质处于一个不断地降解与更新的过程中,降解变性和错误折叠的蛋白质。胞基质还可通过一个泛素依赖性途径控制其中的蛋白质寿命。

维持细胞内环境的稳定性 胞基质对细胞的 pH 具有缓冲作用,为各种中间代谢反应的进行提供了适宜的微环境,也为各种细胞器等正常结构的维持提供了所需要的离子环境。

2) 细胞器

细胞器 (organelle) 是细胞内具有特定的形态、结构和功能的亚细胞结构。活细胞的细胞质内有多种细胞器,包括具有双层膜结构的质体、线粒体,具有单层膜结构的内质网、高尔基体、液泡、溶酶体、圆球体和微体,以及无膜结构的核糖体、微管、微丝等。

(1) 质体

质体 (plastid) 是真核植物细胞特有的细胞器,一般有几个至十几个微米。根据质体的发育程度、功能和色素情况,可将其分为前质体、叶绿体、白色体和有色体。

前质体

前质体 (proplastid) 主要存在于根端、茎端、胚和卵等的幼龄细胞内。前质体一般是无色或呈淡绿色的球状体,直径约为 $1\sim 1.5\mu\text{m}$,其外有双层膜包被,内膜内褶,伸入基质中,或形成少许游离的小泡或类囊体 (thylakoid),膜内基质中有少量的 DNA、RNA、核糖体和可溶性蛋白等。当细胞生长分化时,前质体可转变成其他类型的质体。

叶绿体

高等植物的叶绿体 (chloroplast),主要存在于叶肉细胞内,在茎的皮层细胞、保卫细胞、花萼和未成熟的果实中也有分布,其功能是进行光合作用 (photosynthesis),合成有机物。叶绿体呈透镜形或椭圆形,长径 $3\sim 10\mu\text{m}$,短径 $2\sim 4\mu\text{m}$ 。细胞内叶绿体的数目、大小和形状因植物种类和细胞类型不同而有很大差异。一个细胞内可能有十多个、几十个,甚至几百个叶绿体,如菠菜 (*Spinacia oleracea* L.) 的叶肉细胞内,有 $200\sim 400$ 个叶绿体。在细胞内,叶绿体常分布在靠近质膜处的胞基质中。

在透射电子显微镜下,叶绿体结构复杂,由叶绿体被膜 (chloroplast envelope) (由双层单位膜组成)、类囊体系统 (thylakoid system) 和基质 (stroma) 3 部分构成 (图 1-5)。叶绿体被膜之间有 $10\sim 20\text{nm}$ 的膜间隙 (intermembrane space)。外膜通透性强,内膜具有较强的选择透性,是细胞质和叶绿体基质之间的功能屏障。类囊体系统包括基粒 (grana) 和基粒间膜 (fret) 或基质片层 (stroma lamella); 基粒是直径 $0.3\sim 2\mu\text{m}$ 的绿色小颗粒,由许多圆盘状的基粒片层 (grana lamella) 或类囊体 (膜上分布着与光能转化有关的色素和酶类) 整齐平行地垛叠在一起构成; 基质片层在基质间到处延伸,并与基粒类囊体相连,共同组成了复杂的类囊体系统; 类囊体是由单层膜围成的、并且具有很多穿孔的扁平小囊,囊内含有液状的内含物。一个叶绿体可含有 $40\sim 60$ 个基粒,基粒的数量和大小随植物种类、细胞类型和光照条件不同而变化。例如,烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 的基粒含 $10\sim 15$ 层,玉米 (*Zea mays* L.) 为 $15\sim 20$ 层; 冬小麦基粒所含类囊体层数随叶位上升而增多,以旗叶为最多。基粒以外为基质,基质中有与 CO_2 的同化固定有关的酶类、以及核糖体、DNA 纤丝、淀粉粒、质体小球

(plastoglobulus) 和植物铁蛋白 (phytoferritin) 等。叶绿体含有 DNA 和核糖体, 它可以合成某些蛋白质, 在遗传上有一定的自主性。在叶绿体中, 还可观察到脂质小球、淀粉粒等结构。

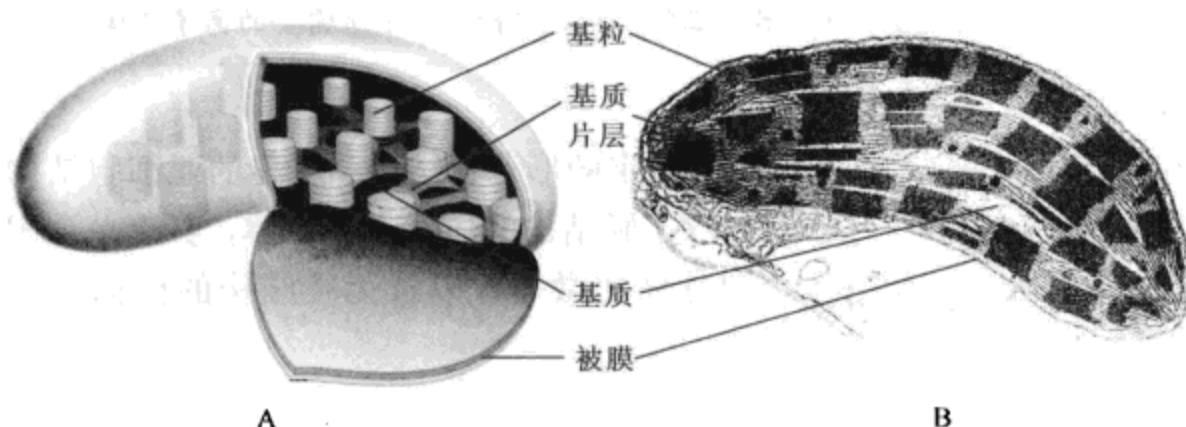


图 1-5 叶绿体的结构

A. 切开的叶绿体结构模式图 B. 透射电镜下的叶绿体结构

在个体发生上, 叶绿体来自前质体 (图 1-6)。在直接光照下, 幼叶中的前质体内膜内褶, 逐渐形成复杂的类囊体系统和仅在基粒类囊体膜上分布的叶绿素; 在黑暗或光照不足时, 只能形成由小管组成的三维网格状前片层体 (prolamellar body) 结构, 此类质体称为黄化体 (etioplast, 或黄色体)。在获得光照后, 黄化体的前片层体可进一步发育成为具基粒的正常叶绿体。

白色体 (leucoplast) 来自于前质体, 是不含可见色素的质体, 常见于甘薯 [*Ipomoea batatas* (L.) Lamk.]、马铃薯 (*Solanum tuberosum* L.) 等植物的地下贮藏器官、胚以及少数植物叶的表皮细胞中。白色体近于球形, 约 $2\sim 5\mu\text{m}$ 大小, 其内部结构简单, 在基质中仅有少数不发达的片层 (图 1-7)。根据白色体的功能及所贮藏的物质不同可将其分为造粉体 (amyloplast)、造蛋白体 (proteinoplast) 和造油体 (elaioplast)。造粉体是贮存淀粉的白色体, 主要分布于子叶、胚乳、块茎和块根等贮藏组织中, 遇碘呈蓝紫色。贮藏蛋白质的白色体称为造蛋白体, 常见于分生组织、表皮和根冠等细胞中, 遇碘呈黄色; 贮存脂类物质的白色体为造油体, 存在于胞基质中, 遇苏丹 III 呈橙红色。

有色体 (chromoplast) 由前质体发育而来, 或由叶绿体失去叶绿素而成, 是含有类胡萝卜素, 包括黄色的叶黄素 (xanthophyll) 和红色的胡萝卜素 (carotene) 的质体。在不同细胞或同一细胞的不同时期, 由于二者含量的比例不同, 有色体呈红色、黄色之间的种种色彩。有色体可见于部分植物的花瓣、成熟的果实、胡萝卜的贮藏根以及衰老的叶片中。有色体的形状以及内部结构多种多样。大多数植物的花瓣以及柑橘 (*Citrus reticulata* Blanco)、黄辣椒的果实中的有色体呈球状; 黄水仙花瓣、番茄 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 果实中的有色体呈同心圆排列的膜结构; 红辣椒果实中呈管状等。有色体赋予花、果实鲜艳的色彩, 可吸引昆虫, 有利于传粉和果实的传播。

(2) 线粒体

活的真核细胞一般都有线粒体 (mitochondrion), 是细胞内化学能转变成生物能的主要场所。线粒体的形态与细胞类型和生理状况密切相关, 常呈球状、杆状、分枝状等。线粒体的大小一般为 $(0.5\sim 1.0)\mu\text{m}\times (1\sim 2)\mu\text{m}$, 有的可达 $(2\sim 4)\mu\text{m}\times (7\sim 14)\mu\text{m}$ 。细胞的种类或细胞的生理活性不同, 线粒体的数目亦有差异。一般代谢旺盛的细胞中线粒体数目多, 如玉米的一个根冠细胞中, 估计有 100~3000 个线粒体。

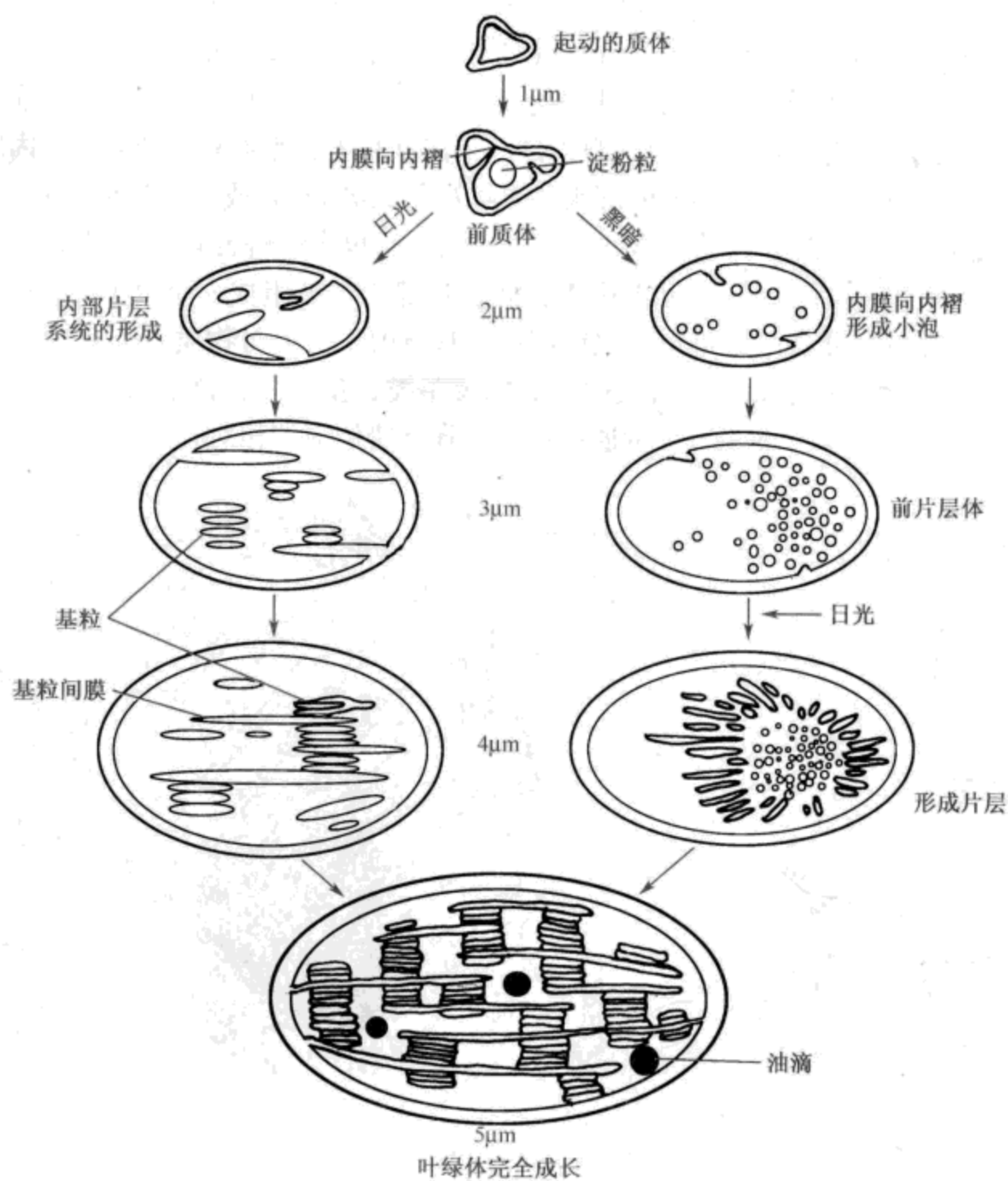


图 1-6 叶绿体的个体发生 (依李扬汉)

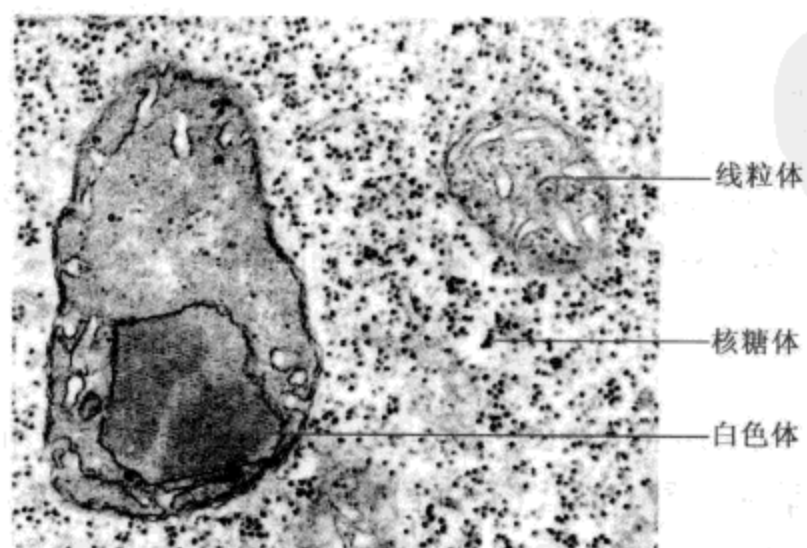


图 1-7 核糖体和白色体的结构

透射电子显微镜下的线粒体由双层被膜和基质 (matrix) 组成 (图 1-8)。被膜包括外膜 (outer membrane)、内膜 (inner membrane) 和膜间隙 (intermembrane space) 三部分。外膜有可透性孔, 允许分子质量为 10kDa 以下的分子通过; 膜间隙是线粒体内外膜之间的空隙, 腔隙宽约 6~8nm, 内含许多可溶性酶类、底物和辅助因子; 内膜向腔内突出形成嵴 (cristae), 嵴有不同的形状和排列方式, 或分枝, 或成复杂的网状。一般来说, 能量代谢旺盛, 细胞中的线粒体的内膜上嵴的数目也多; 嵴表面有许多圆球形颗粒, 称为基粒 (elementary particle)。基粒由头、柄和基部三部分组成, 是 ATP 合酶 (ATP synthase) 分布和氧化磷酸化进行的关键部位; 基质内主要有与物质氧化分解 (三羧酸循环、脂肪酸和丙酮酸氧化等) 有关的酶类以及脂类、蛋白质、核蛋白体和含钙颗粒。此外, 线粒体内还含有 DNA 等少量遗传物质, 具有遗传上的相对独立性。

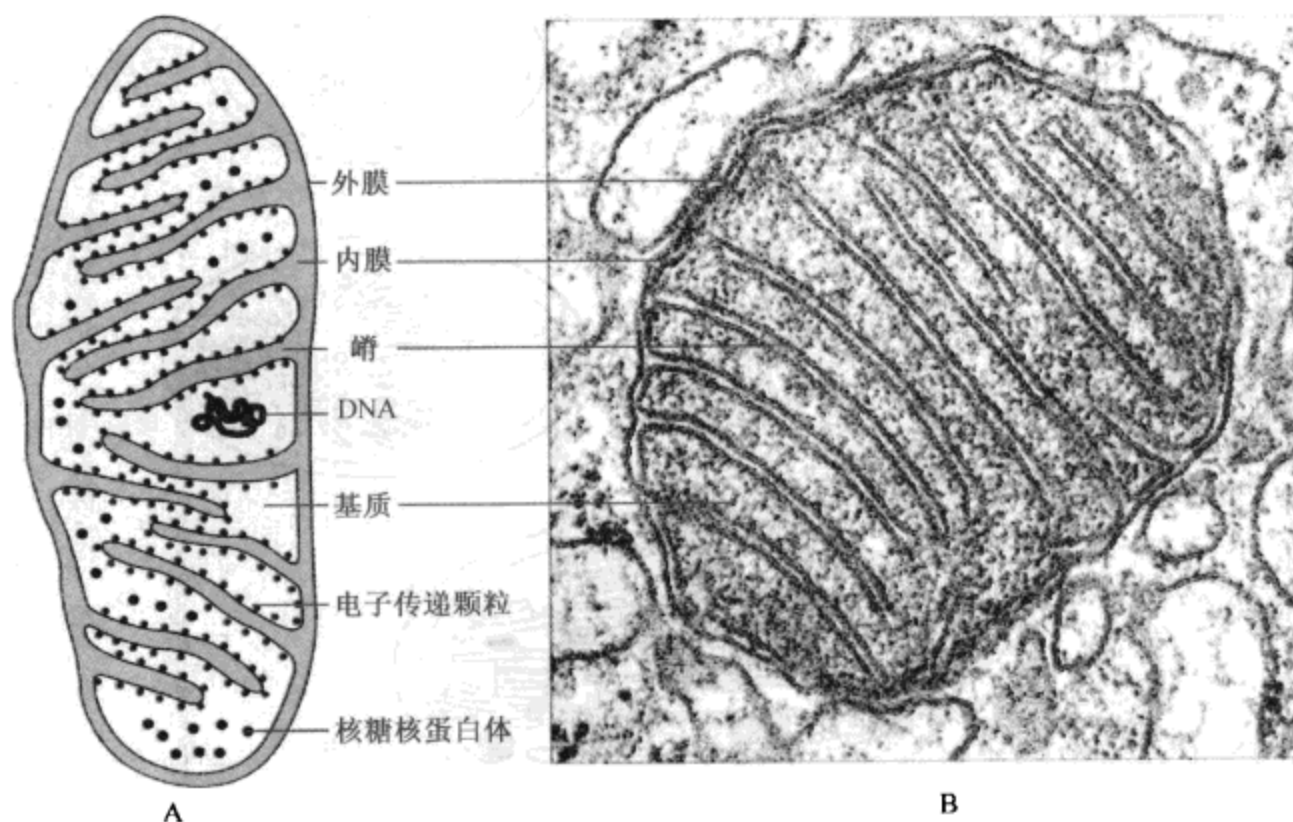


图 1-8 线粒体的结构

A. 线粒体结构模式图 B. 透射电镜下的线粒体结构

(3) 核糖体

核糖体又称核糖核蛋白体、核蛋白体 (ribosome), 是合成蛋白质的细胞器。生长旺盛、代谢活跃的细胞内核糖体多。核糖体主要存在于胞基质中, 但在细胞核、内质网外表面及质体和线粒体的基质中也有分布。核糖体含有大约 60% 的核糖核酸和 40% 的蛋白质。胞基质中的核糖体由两个近于半球形、大小不等的亚基结合而成 (图 1-7), 直径约为 17~23nm。多个核糖体可结合到一个 mRNA 链上, 形成多聚核糖体 (polyribosome)。

(4) 内质网

内质网 (endoplasmic reticulum, ER) 是由单层膜围成的扁平的囊、槽、池或管状的、相互沟通的网状系统 (图 1-9)。ER 膜可和核膜的外层膜相连, 也可经过胞间连丝和相邻细胞的 ER 相连, 但是不与质膜相连。内质网有两种类型: ①糙面内质网 (rough endoplasmic reticulum, rER), 其膜的外表面附着有核糖体。②光面内质网 (smooth endoplasmic reticulum, sER), 其膜上无核糖体。

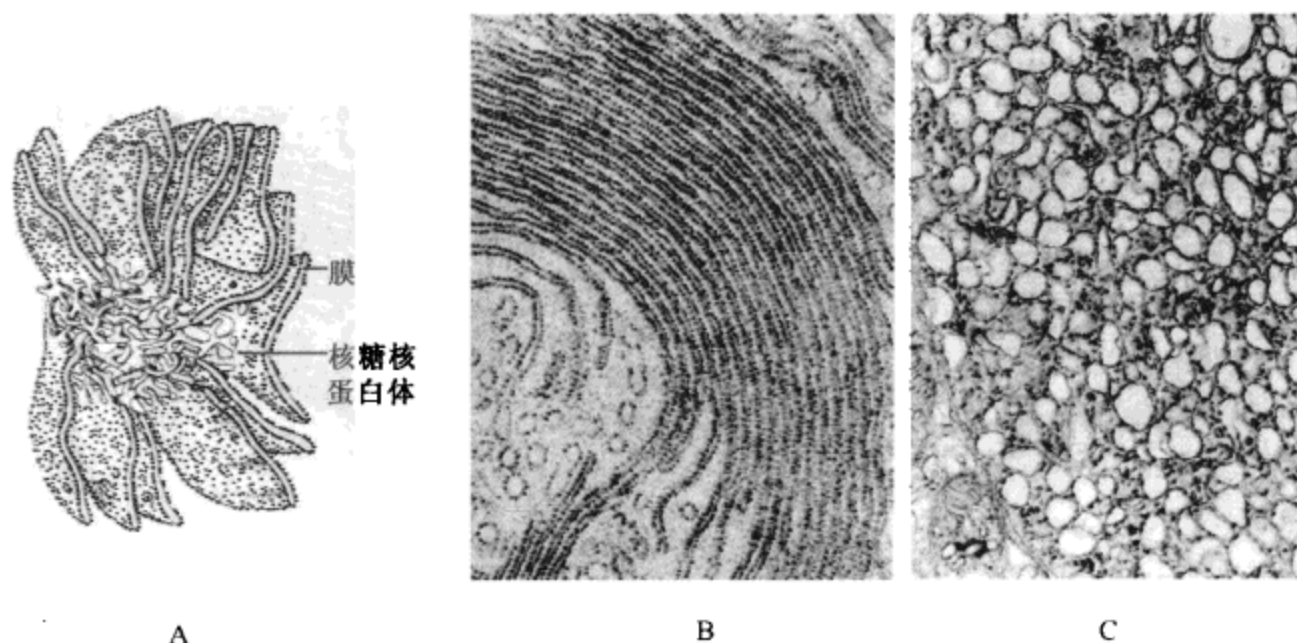


图 1-9 内质网的结构

A. 内质网的立体图解 B. 透射电镜下的 rER C. 透射电镜下的 sER

内质网是动态易变的结构，其形状、数量、类型以及在细胞内的分布位置，因细胞类型而异，并且随细胞的发育时期、生理状况而相应地变化。例如，在蚕豆种子成熟后期积累贮藏物质时 rER 增多；休眠的形成层细胞有 sER，而分裂活动的形成层细胞有 rER。ER 在胞内的分布与导管端壁穿孔、筛管端壁上的筛孔、花粉外壁上的萌发孔形成有关。

内质网具有制造、包装和运输代谢产物的作用。rER 能合成蛋白质及一些脂类，并将其运到 sER，再由 sER 形成小泡，运到高尔基体，然后分泌到细胞外（图 1-10）。sER 还可合成脂类、糖原等。ER 特化或分离出的小泡可形成液泡、高尔基体、圆球体及微体等细胞器。有人认为质体、线粒体和细胞核等的外层膜也与 ER 有关。此外，内质网还有“分室”作用，将许多细胞器相对分隔开，便于各自的代谢顺利进行。

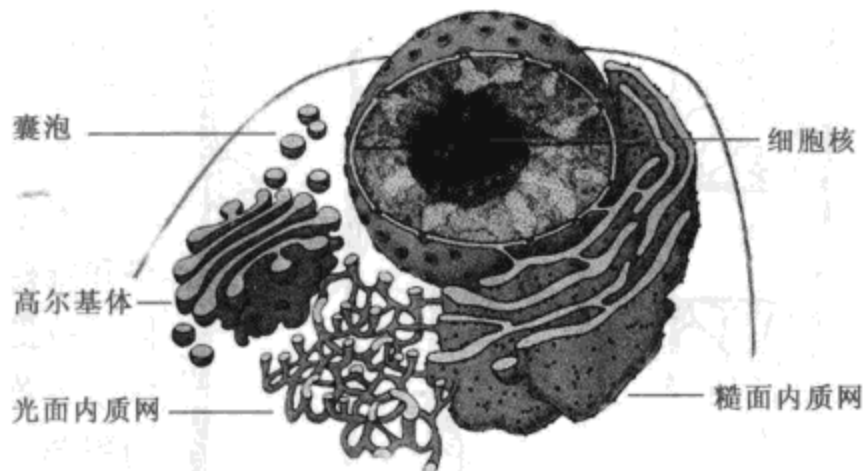


图 1-10 内质网和细胞内其他膜结构的关系

(5) 高尔基体

高尔基体 (golgi body, dictyosome) 是由一叠 (一般 1~8 个) 扁平、平滑、近圆形的单位膜围成的、直径约 $1\sim 3\mu\text{m}$ 的多囊结构 (cisterna, 或称小池、潴泡、槽库)，在生长和分泌旺盛的细胞内特别多 (图 1-11)。

高尔基体是动态的结构，有极性。凸出的一面为形成面 (近核面)，凹入的一面是成熟面 (近质膜面)。高尔基体边缘膨大且具穿孔，或分枝成许多小管，周围有很多由扁囊边缘“出芽”脱落的囊泡，它们可转移到胞基质中，和其他来源的某些小泡融合，也可和质膜结合 (图 1-10)。

高尔基体的主要功能是合成多糖，参与细胞壁的形成，有时也参与运输 ER 合成的物质。

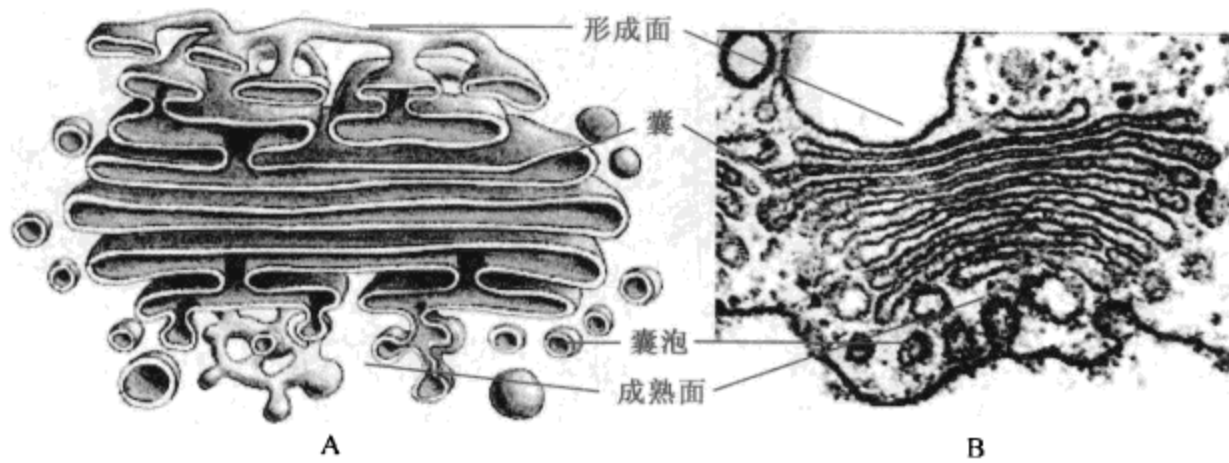
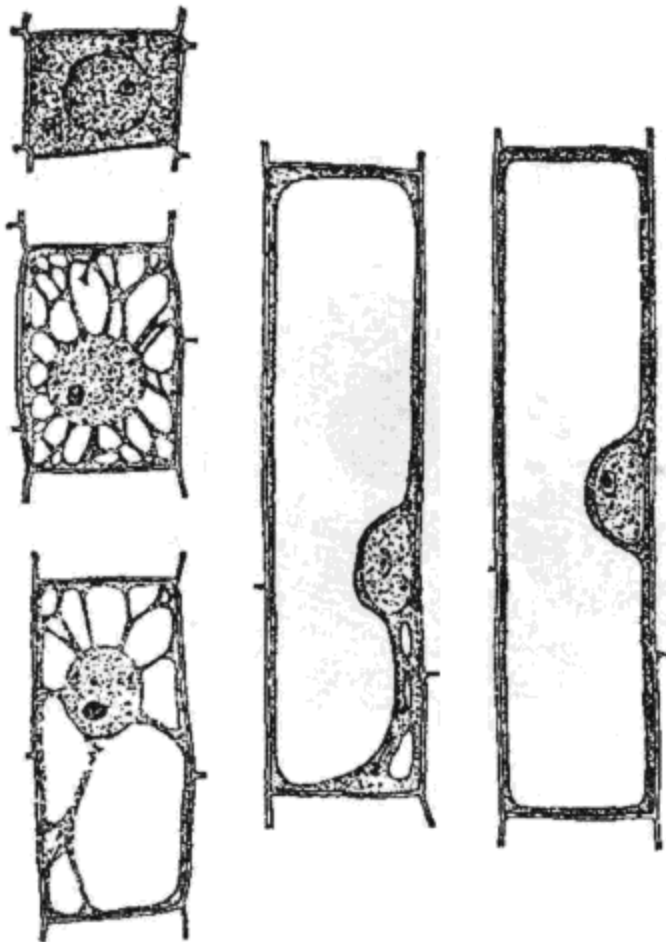


图 1-11 高尔基体的结构

A. 高尔基体的模式图 B. 透射电镜下的高尔基体结构

(6) 液泡

液泡 (vacuole) 是由具选择通透性的液泡膜 (tonoplast) 和细胞液组成的细胞器。

图 1-12 洋葱根尖的液泡演进过程
(依李扬汉)

在不同类型或不同发育时期的细胞中，液泡的数目、大小、形状、成分都有差别。幼期的细胞，如顶端分生组织细胞内，液泡小、数量多，散布于胞基质中。随着细胞的长大和分化，小液泡增大，并逐渐合并为少数几个甚至一个位于细胞中央的大液泡，将其他的原生质都挤成一薄层，包在液泡的外围而紧贴着细胞壁，有利于新陈代谢和细胞的生长 (图 1-12)。

液泡的主要生理功能包括：①调节细胞水势和维持细胞的膨压。液泡吸水膨胀，是植物体保持挺立状态的根本因素；若液泡失水，植株就萎蔫，影响植物生长。②参与细胞内物质的积累、贮存与转化，控制液泡内的 K^+ 、 Na^+ 、 Ca^{2+} 、 Cl^- 以及磷酸盐、柠檬酸、苹果酸和多种氨基酸等物质的输入和输出，对细胞代谢起着调节和稳定的作用。液泡还贮存糖、脂肪、蛋白质等。③防御作用。许多植物液泡中还有几丁质酶，它能分解破坏真菌的细胞壁，当植物体被真菌侵害时，几丁质酶合成增加，对病原体有杀伤作用。

在甜菜 (*Beta vulgaris* L.) 肉质直根中，蔗糖 90% 以上贮存在液泡中，油料植物种子的脂肪酸贮存在液泡中，形成圆球体。种子中的贮藏蛋白多数贮存在液泡中，形成蛋白体。液泡还是次生代谢物，如各种生物碱、酚类物质、花色素苷等的贮存库。液泡中积累的大量苦味的酚类化合物、生氰糖苷等，可阻止食草动物的摄取。有些液泡还含有多种水解酶，分解和消化某些衰退的膜或细胞器。液泡还能贮存一些有害重金属离子和代谢终产物，如草酸在液泡中形成草酸钙结晶，免除了对细胞毒害作用。

(7) 溶酶体和圆球体

溶酶体 (lysosome) 是由单层膜构成的能分解蛋白质、核酸、多糖等生物大分子的细胞器 (图 1-13)。溶酶体主要来自于高尔基体和内质网分离的小泡。它的形状和大小差异较大, 一般为球形, 直径 $0.2 \sim 0.8 \mu\text{m}$ 。溶酶体除含特有的酸性磷酸酶外, 还有许多 (已知的有 60 多种) 其他的水解酶。

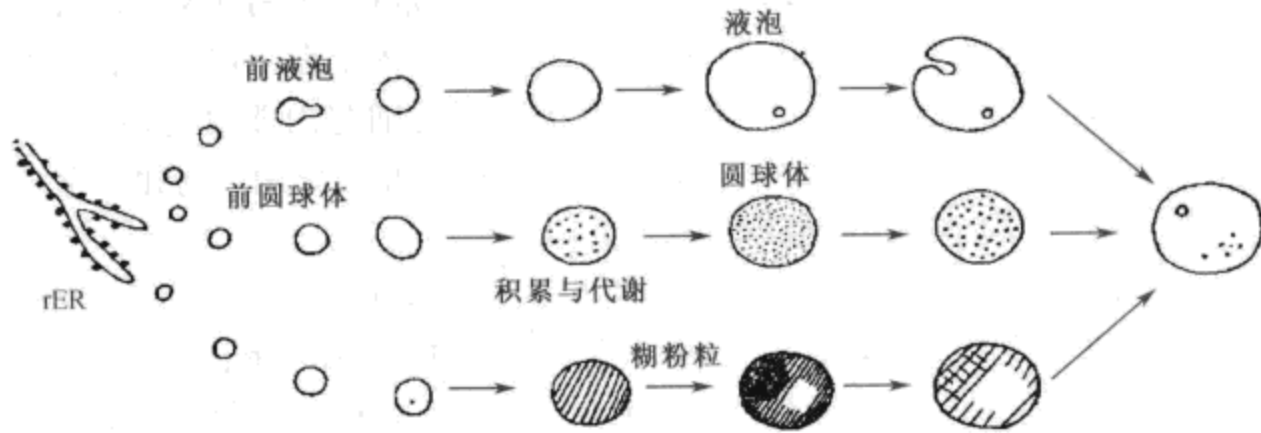


图 1-13 溶酶体状细胞器的个体发生与功能 (依李扬汉)

溶酶体具有异体吞噬 (heterophagy)、自体吞噬 (autophagy) 和自溶作用 (autolysis) 的功能。溶酶体分解从外界进入到细胞内的物质, 称为异体吞噬。例如, 有些大分子物质、病毒、细菌, 经胞饮或吞噬作用被细胞摄入后, 和溶酶体融合而被消化。溶酶体消化细胞自身的局部细胞质或细胞器称为自体吞噬。自溶作用是指在植物发育进程中, 有一些细胞会逐步正常地死亡, 这是在基因控制下, 溶酶体膜破裂, 将其中的水解酶释放到细胞内, 而引起的细胞自身溶解死亡。自溶作用实际上是一种细胞的编程性死亡 (programmed cell death), 有利于个体发育。

圆球体 (sphaerosome) 是由单层膜围成的细胞器。圆球体除含水解酶外, 还有脂肪酶, 能积累脂肪。圆球体普遍存在于植物细胞中, 与脂肪的代谢有关。

(8) 微体

微体 (microbody) 是单层膜包围的呈球状或哑铃形的细胞器, 其直径约 $0.2 \sim 1.5 \mu\text{m}$, 普遍存在于植物细胞中。植物体内的微体有两种类型: 一类是含过氧化氢酶的过氧化物酶体 (peroxisome) (图 1-14), 另一类是含乙醇酸氧化酶的乙醛酸循环体 (glyoxysome)。

过氧化物酶体常和叶绿体、线粒体聚集在一起, 将光呼吸 (photorespiration) 的底物乙醇酸氧化为乙醛酸。

乙醛酸循环体除存在于油料植物种子的胚乳或子叶细胞外, 在大麦 (*Hordeum vulgare* L.)、小麦种子的糊粉层以及玉米的盾片细胞内也有存在。在种子萌发过程中, 乙醛酸循环体将贮存在子叶和胚乳中的脂类物质逐步转化为糖类,

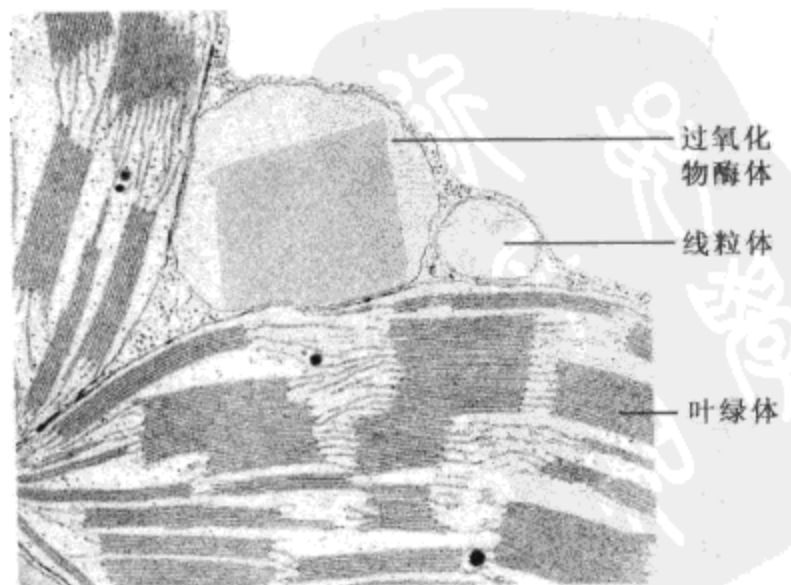


图 1-14 叶肉细胞内的过氧化物酶体

满足种子萌发之需。

(9) 细胞骨架

细胞骨架 (cytoskeleton) 是真核细胞的细胞质内普遍存在的蛋白质纤维网架系统, 包括微丝 (microfilament, MF) 系统、微管 (microtubule, MT) 系统和中间纤维 (intermediate filament, IF) 系统。这三类骨架系统分别由不同蛋白质分子以不同方式装配成不同直径的纤维, 然后靠许多连接蛋白相互连接形成既有柔韧性又有刚性的三维网架, 把分散在细胞质中的细胞器及各种膜结构组织起来, 固定在一定的位置, 使细胞内新陈代谢有条不紊地进行 (图 1-15)。细胞骨架系统还是细胞内能量转换的主要场所, 微丝系统、微管系统和相关的马达蛋白 (motor protein) 相互作用, 将化学能直接转换为机械能, 驱使细胞及细胞内组分的运动。

微丝是主要由肌动蛋白 (actin) 组成直径 6~8nm 的细丝 (图 1-16)。肌动蛋白分子近球形, 分子质量为 42kDa, 它既可以以溶解的单体 G-肌动蛋白 (globular actin) 存在, 又可聚合成纤维状的 F-肌动蛋白 (fibrous actin)。它们的聚合和解聚与细胞生理状态、细胞内阳离子及 ATP 等条件有关。微丝参与细胞质流动、染色体运动、叶绿体运动、胞质分裂、物质运输以及与膜有关的一些重要生命活动如内吞作用和外排作用等。微管主要由微管蛋白 (tubulin) 和少量微管结合蛋白组成 (图 1-16)。

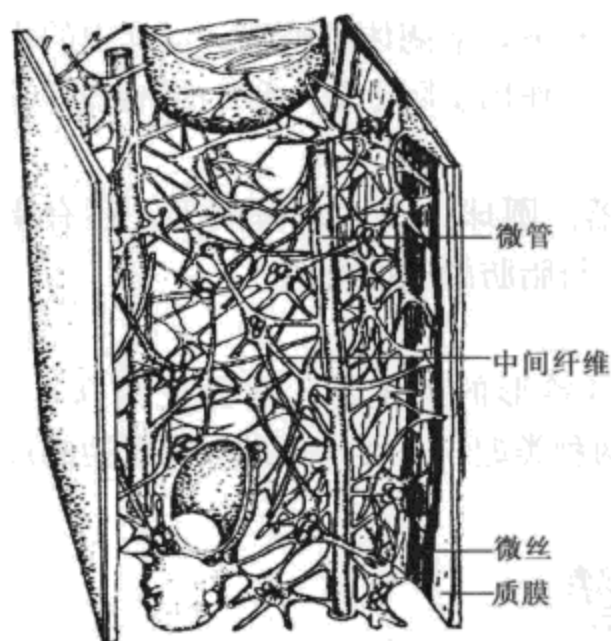


图 1-15 细胞骨架的立体观 (依李扬汉)

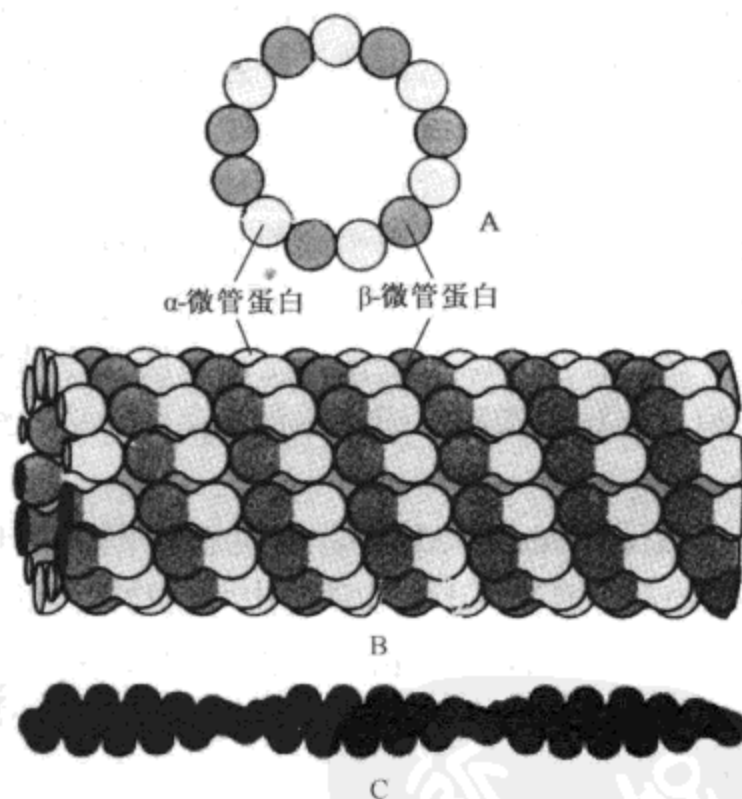


图 1-16 微管和微丝

A. 微管横剖面 B. 微管整体观 C. 微丝

微管蛋白由 α 微管蛋白和 β 微管蛋白两种单体连接成二聚体 (dimer), 二聚体组成线性聚合体, 称为原丝体 (protofilament), 13 条原丝体螺旋盘绕装配成中空的管状结构。微管长度不定, 没有分枝, 管的外径为 24~26nm, 内径为 15nm。有时可见微管的壁外垂直地伸出臂状突起, 和邻近的微管或其他细胞器、膜系统等相接。微管易于“拆卸”和“装配”, 拆卸和装配可在管的两端同时或不同时进行。

在植物细胞内, 微管的主要功能有: ①支持和维持细胞的一定形状。例如, 被子植

物的精子细胞呈纺锤形，与细胞质中的微管和细胞长轴相一致地排列有关。用秋水仙素等药剂将微管破坏，精子细胞就变成球形。②参与构成有丝分裂和减数分裂时出现的纺锤丝。③调节细胞壁的生长和分化。④影响胞内物质的运输和胞质运动。⑤构成低等植物的鞭毛，调节整个细胞的运动。

中间纤维又称为中间丝或中等纤维，直径约为 10nm，由于其平均直径在微管和微丝之间，故称为中间纤维。中间纤维是由长的、杆状的蛋白质装配的一种坚韧、耐久的蛋白质纤维。一般认为，中间纤维在维持细胞形态、调节胞内颗粒运动、控制细胞器和细胞核定位等方面有重要作用。

3. 细胞核 (nucleus)

细胞核是真核细胞遗传与代谢的控制中心。生活的细胞一般都有一个近于球形的细胞核，因其折光率与细胞质不同，在光学显微镜下容易辨别。

细胞核的大小、形状以及在胞内所处的位置，与细胞的年龄、功能以及生理状况有关，而且也受某些外界因素的影响。在胚、根端和茎端的分生组织细胞中，细胞核所占的体积通常较大，约占整个细胞体积的 $1/3 \sim 1/2$ ，直径约为 $7 \sim 10 \mu\text{m}$ 。在薄壁组织和其他许多分化成熟的细胞内，细胞核的直径一般为 $35 \sim 50 \mu\text{m}$ ，但其相对体积却比年幼细胞小。不过，有少数植物的细胞核很大，如苏铁的卵细胞核，直径可达 1mm，肉眼可见；而最小的细胞核，如某些真菌的细胞核，其直径不超过 $0.5 \mu\text{m}$ 。细胞核的形状，虽然一般是近于球形的，但也有许多不同形状，如禾本科植物的保卫细胞，细胞核呈哑铃形；又如在一些花粉的营养细胞和感染黑穗病的玉米叶片的上表皮细胞中，细胞核形成许多不规则的裂瓣。细胞核在细胞内所处的位置，因细胞的生长和分化状况而改变。在幼期细胞中，细胞核常位于细胞中央，细胞生长时，由于液泡的增大和合并成中央大液泡，细胞核常被挤至细胞的一侧。

一般植物细胞仅具一个细胞核，但花药绒毡层细胞、乳汁管以及许多真菌和藻类植物的细胞中常含有两个或更多的细胞核。分化成熟的筛管分子，其细胞核解体，因而不具细胞核。一般说来没有核的细胞不能长期正常生活。

细胞核的结构，随着细胞周期的改变而相应地变化。间期的细胞核可分为核被膜 (nuclear membrane)、核仁 (nucleolus) 和核质 (nucleoplasm) 三部分 (图 1-17)。

间期细胞核的主要功能是贮存和复制 DNA；合成和向细胞质转运 RNA。DNA 在间期一定阶段 (S 期即 DNA 合成期) 以半保留方式复制，其含量倍增，为子细胞准备一整套和母细胞相同的遗传物质，通过有丝分裂，分配给子细胞。由此可进一步认为细胞核是细胞的控制中心。rRNA 在核仁中合成，并参与核蛋白体亚单位的形成，mRNA 和 tRNA 是以染色质中的 DNA 为模板合成的，并经核孔转移到细胞质中，参与细胞质中的蛋白质合成。

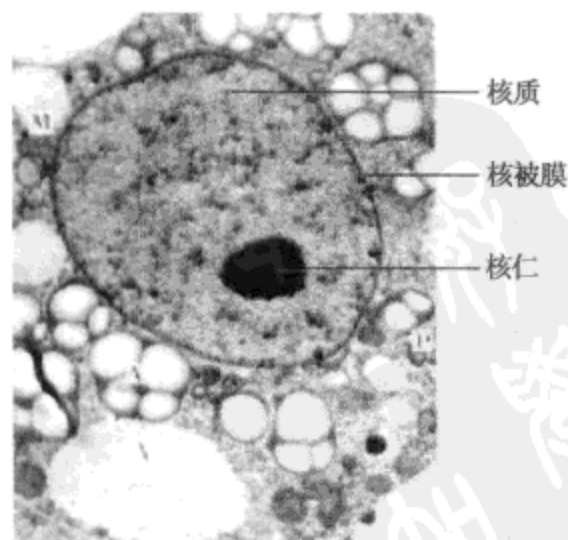


图 1-17 水稻胚乳细胞核

细胞核的超微结构

1) 核被膜

核被膜 (nuclear membrane) 包被在核的外围, 由内外两层相距十到几十纳米的单位膜组成 (图 1-18)。外核膜 (outer nuclear membrane) 面向胞质, 表面附着有大量核糖体, 常与内质网相连。内核膜 (inner nuclear membrane) 面向核质, 和染色质紧密接触。两层核膜之间有 20~40nm

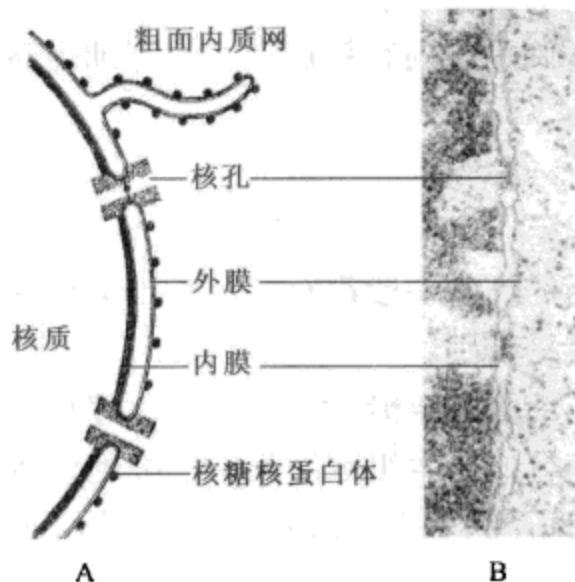


图 1-18 核被膜结构

A. 结构示意图 B. 透射电子显微镜下核膜结构 (依李扬汉)

的核周间隙 (perinuclear space), 与内质网腔连通。双层核膜在一定间隔处愈合形成核孔 (nuclear pore), 又称为核孔复合体 (nuclear pore complex), 它是由一个中央颗粒、8 个边围颗粒和连接中央颗粒与边围颗粒的纤丝所组成的复杂结构, 是沟通核质与细胞质的通道。全部核孔约占核表面积的 8%。高等植物的核, 约有 3000 个核孔。核被膜是选择通透性膜, 小于 5kDa 的小分子可通过核孔自由扩散, 60kDa 的球形蛋白则几乎完全不能扩散通过, 大分子通过核孔靠主动运输完成。核孔既能将复制、转录、染色体构建等需要的组蛋白、DNA 聚合酶、RNA 聚合酶 (分子质量 100~200kDa) 等运输到核内, 又能把翻译所需的 RNA、核糖体亚单位等从核内运到细胞质。核孔结构精致, 其“开”、“闭”, 与植物的生理状况或特性有关。例如, 分蘖盛期的小麦核孔大; 小麦抗寒品种的核孔, 随温度的降低而逐渐关闭, 但小麦不抗寒品种的核孔却依然张开。

内核膜的内侧有一层蛋白质网络结构, 称为核纤层 (nuclear lamina), 它与内膜紧密结合, 其厚薄随细胞不同而异。它是由中间纤维蛋白组成, 构成核纤层的中间纤维蛋白是核纤层蛋白 (lamina)。核纤层为核膜和染色质提供了结构支架, 并介导核膜与染色质之间的相互作用。当细胞分裂时, 核被膜在分裂前期末瓦解, 到末期形成两个子核时, 又分别重现。

2) 核仁

生活的细胞核内, 常有一个或几个核仁。核仁 (nucleolus) 是真核细胞间期核中最明显的结构, 在细胞周期中表现出周期性的消失与重建。在光学显微镜下, 核仁是折光率比核质更强而致密的匀质球体。核仁的大小、形状和数目随植物种类、细胞类型、生理状态而异, 也受环境的影响。蛋白质合成旺盛的细胞, 其核仁的体积相对较大。核仁是嗜碱的, 能被碱性染料 (如番红、苏木精、地衣红等) 着色。核仁中有大量固体物质, 蛋白质占干重 80%, RNA 占 10% 左右。此外, 还有少量的 DNA、脂类、碱性磷酸酶和 ATP 酶等。

在电子显微镜下, 核仁可区分出三个区域: ①一个或几个染色浅的低电子密度区域, 称为纤维中心 (fibrillar center)。②包围纤维中心的电子密度最高的部分是致密纤维组分 (dense fibrillar component), 是活跃进行 rRNA 合成的区域。③颗粒组分 (granular component) 是由电子密度较高的核糖核蛋白组成的颗粒, 这些颗粒代表着不同成熟阶段核糖体亚单位的前体 (图 1-19)。核仁是 rRNA 合成、加工和装配核糖体亚单位的重要场所, 以核仁中部解开的 DNA 分子链上的 rRNA 基因为模板, 合成 rRNA, 在核内与来自细胞质的蛋白质结合, 构成核蛋白体的亚单位, 再经核孔转移到细胞质中。

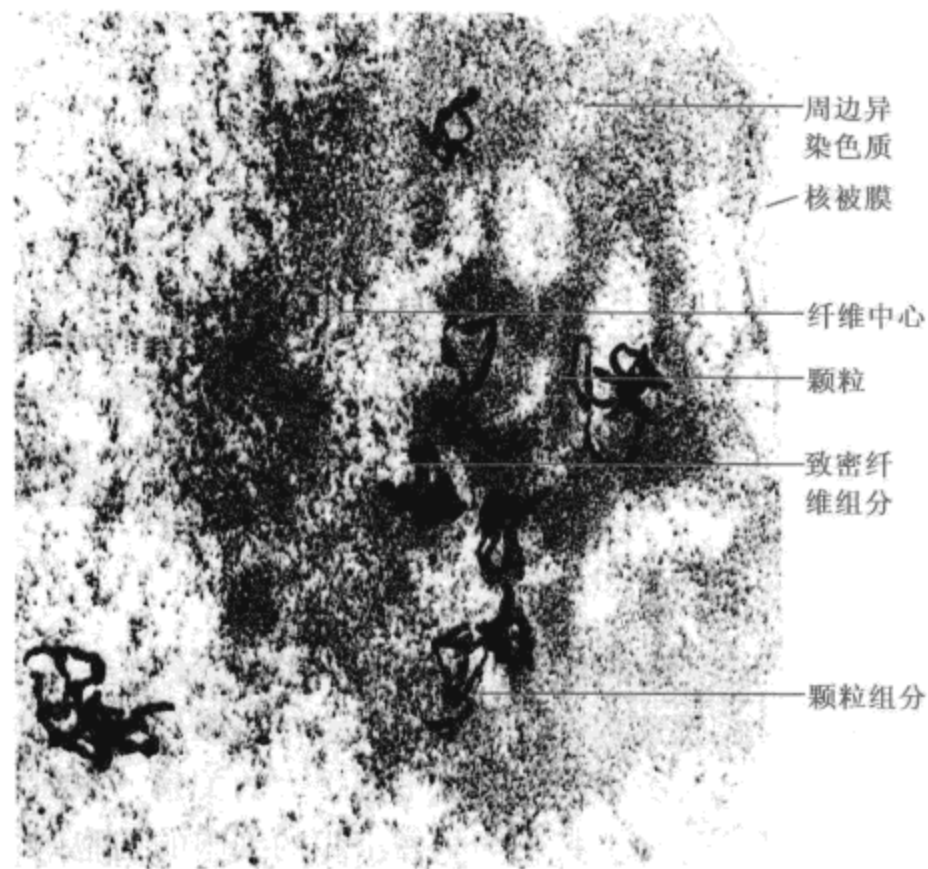


图 1-19 核仁的超微结构 (依翟中和)

3) 核质

核质 (nucleoplasm) 主要包括染色质和核基质两部分。

(1) 染色质

染色质 (chromatin) 是间期细胞核内 DNA、组蛋白、非组蛋白和少量 RNA 组成的线性复合物，是间期细胞核遗传物质的存在形式。一般认为，染色质细丝是由许多称为核小体 (nucleosome) 的基本单位连接而成的串珠状结构 (图 1-20)。每个核小体的中心有 8 个组蛋白分子，DNA 双螺旋盘在它表面，核小体之间有一段 DNA 双螺旋，并与另一个组蛋白分子相连。由染色质细丝经多级盘绕、折叠、压缩、包装形成染色体 (chromosome)。染色质按形态与染色性能分为常染色质 (euchromatin) 和异染色质 (heterochromatin)。用碱性染料染色时，前者染色较浅，后者染色较深。异染色质丝折叠、压缩程度高，在电子显微镜下表现为电子密度高、色深；它在遗传上呈惰性，常不进行转录。常染色质与异染色质可互相转化。

染色体是细胞有丝分裂时遗传物质存在的特定形式，当分裂结束进入间期，染色体的螺旋松散成染色质。因此间期染色质与分裂期染色体是同一物质的不同表现形态。不同物种的染色体数目是相对恒定的，如玉米 20 条，豌豆 14 条，小麦 42 条，这对维持物种的稳定有重要意义。染色体的结构、组型、形态、基因定位、分裂中的分子行为等一直是细胞生物

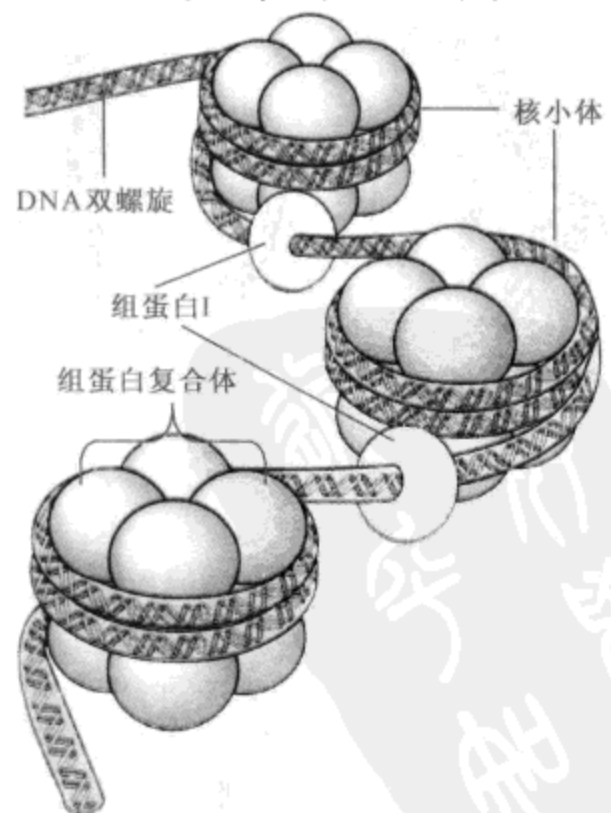


图 1-20 核小体结构示意图

学的研究热点。基因是遗传物质的基本单位，存在于染色质（体）的 DNA 分子链上。每条染色体含有很多基因，它们各有其特定的核苷酸排列序列。当某种基因活化时，就能发挥某种特定的作用，决定某种特殊蛋白质或酶的合成，从而控制植物的各种性状表现。

(2) 核基质

核基质 (nuclear matrix) 是核内充满着的一个以非组蛋白成分为主的网络状结构，又称为核骨架 (nuclear skeleton)。广义的核骨架包括核基质、核纤层、核孔复合体和残存的核仁；狭义的核骨架是指细胞核内除了核被膜、核纤层、染色质和核仁以外的网架结构体系，从这个概念出发，核骨架与核基质是同义的。核骨架与核纤层和核孔结构有联系，为细胞核内组分提供了结构支架，使核内的各项代谢活动得以有序地进行，并可能对 DNA 复制、基因表达、染色体构建等起重要作用。

(二) 细胞壁

细胞壁 (cell wall) 是原生质体生命活动过程中向外分泌的多种物质复合而成的结构，为植物细胞所特有。细胞壁支撑和保护植物细胞，与维持原生质体的膨压和植物组织的吸收、蒸腾、运输和分泌等方面的生理活动有很大的关系。多细胞植物的细胞壁有支持和巩固植物体作用，特别是那些特化为机械组织的细胞的细胞壁。

1. 细胞壁的结构分层

在细胞发育生长过程中，因其所形成的壁物质在种类、数量、比例以及物理组成上的时空差异，细胞壁结构表现出分层现象 (lamellation)，在显微镜下可区分为胞间层、初生壁和次生壁 (图 1-21)。

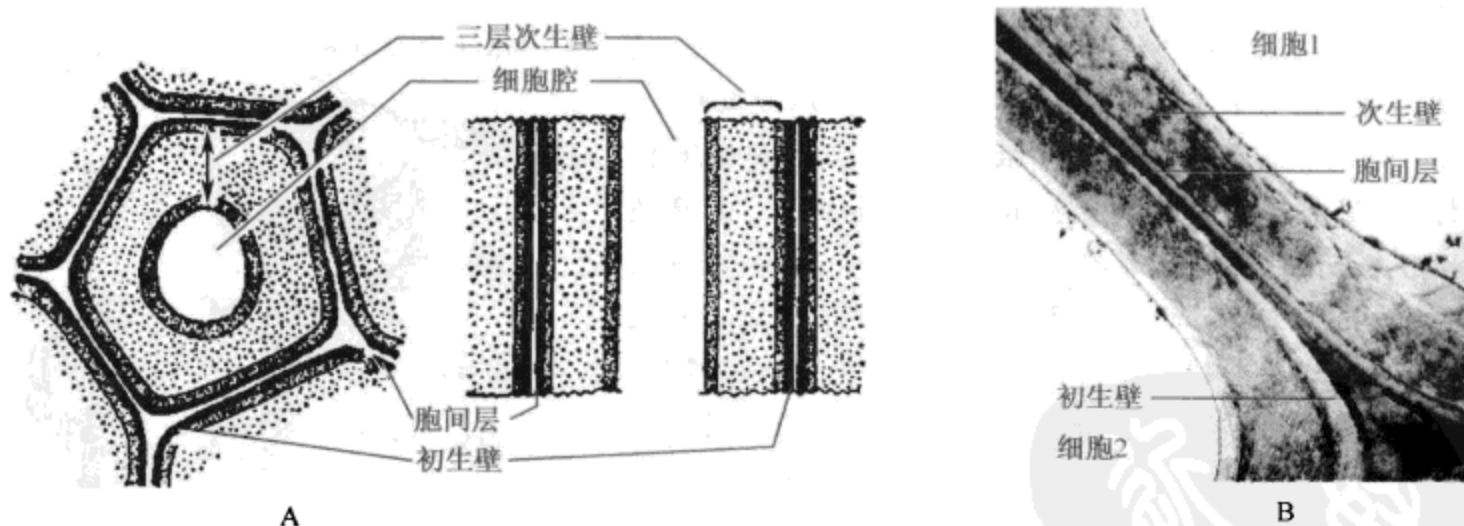


图 1-21 细胞壁的分层

A. 细胞壁的分层示意图 B. 透射电镜下的细胞壁 (依李扬汉)

1) 胞间层

胞间层 (intercellular layer) 又称中层 (middle lamella)，是新的子细胞形成时产生的、以果胶为主的细胞壁结构。果胶是一类多糖物质，胶黏而柔软，能将相邻的细胞黏在一起，果胶物质的可塑性能缓冲细胞间的挤压又不致阻碍初生壁生长和扩大表面积。胞间层在一些酶（如果胶酶）或酸、碱的作用下会发生分解，使相邻细胞失去连

接，而彼此分离。西瓜、番茄等果实成熟时，部分果肉细胞彼此分离就是这个原因。

2) 初生壁

初生壁 (primary wall) 是细胞生长、体积增大时所形成的壁层，分别位于胞间层两侧。构成初生壁的主要物质有纤维素、半纤维素和果胶物质等。初生壁一般都很薄，厚度约 $1\sim 3\mu\text{m}$ ，不过也有均匀或局部增厚的，前者如柿胚乳细胞，后者如厚角组织细胞。然而，增厚的初生壁是可逆的，即在一定情况下厚的初生壁又可以变薄，如柿子胚乳细胞的壁物质在种子萌发时，分解转化，厚壁又变薄；厚角组织在转变成分生组织时，其增厚的壁也能变薄。

初生壁的结构模型细胞壁中同组分或不同组分的分子之间可以共价键和非共价键相互连接，形成高度有序的整体。对细胞壁结构的认识，研究者们先后提出的模型有：Albersheim 的“三明治模型” (1973)、Lamport 和 Epstein 的“经纬模型” (1983)、Wilson-Fry 的“威尔逊福莱模型” (1986) 以及 Tollbot 和 Ray 的“千层饼模型” (1992)。它们各有长短，反映了某种或某类植物细胞壁的结构状况，其中有较大影响的是“经纬模型” (图 1-22) 以及在此基础上发展出的“威尔逊福莱模型” (图 1-23)。初生壁是由纤维素微纤丝和伸展蛋白交织而成的网络，悬浮在亲水的果胶半纤维素胶体中。纤维素微纤丝的排列方向与细胞壁平行，构成了细胞壁的“经”，伸展蛋白排列方向与细胞壁垂直，成为“纬”。伸展蛋白大部分呈螺旋体构造，但也有一些非螺旋体部分，因而易于弯曲，有韧性。伸展蛋白环绕在微纤丝周围，伸展蛋白之间通过异二酪氨酸连键相互交联。属于半纤维素的木葡聚糖作为“门子”在微纤丝之间起固定作用，控制微纤丝之间的滑动。当这个“门子”被打开时，微纤丝可在伸展蛋白框架内滑动，使细胞壁伸展，允许细胞生长。果胶类多糖作为无定形基质，围绕着纤维素和伸展蛋白的网络。

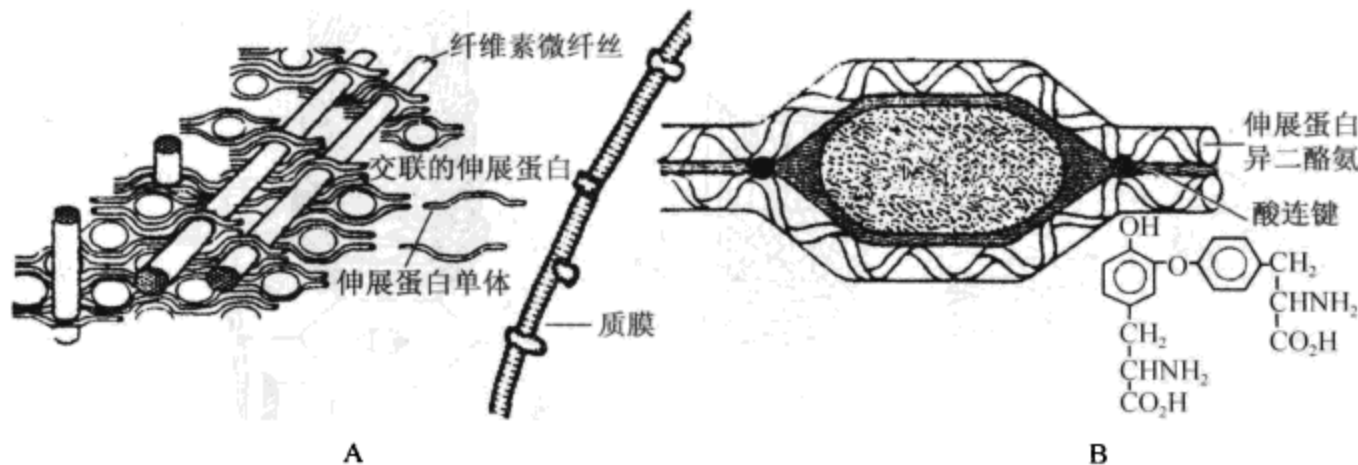


图 1-22 初生细胞壁的经纬模型

A. 示伸展蛋白与微纤丝相互交织构成的网络 B. 透视图，示伸展蛋白的交联 (依 Lamport)

3) 次生壁

次生壁 (secondary wall) 是某些细胞在生理上分化成熟、体积停止增大，或原生质体走向消失的过程中在初生壁内侧产生的壁层，一般比初生壁厚得多。例如，各种纤维细胞、导管、管胞、石细胞和木薄壁细胞等。构成次生壁的物质以纤维素为主，有的还有木质素、角质素、矿质等物质。

根据次生壁中纤维素微纤丝的排列方向，可将其进一步地分为内、中、外三层，微纤丝在各层以不同的取向规则地排列，使细胞壁厚度增加，刚性增强，但缺乏延伸性 (图 1-24，图 1-25)。

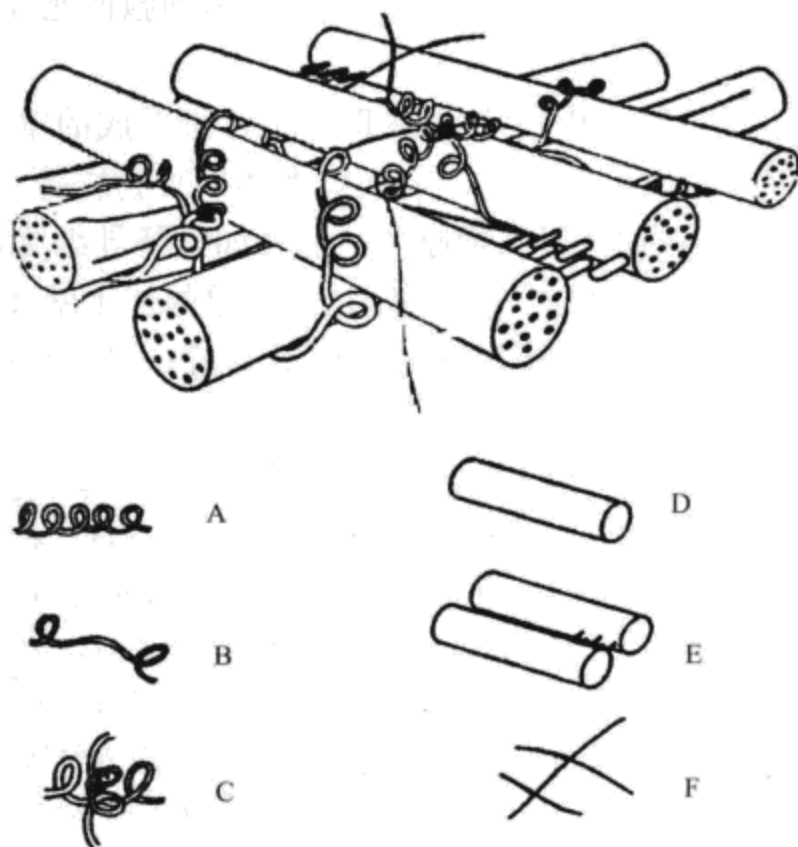


图 1-23 初生壁的威尔逊福莱模型

A. 伸展蛋白螺旋 B. 伸展蛋白 C. 交联的伸展蛋白 D. 纤维素微纤丝
E. 微纤丝及其间的半纤维素 F. 果胶多糖

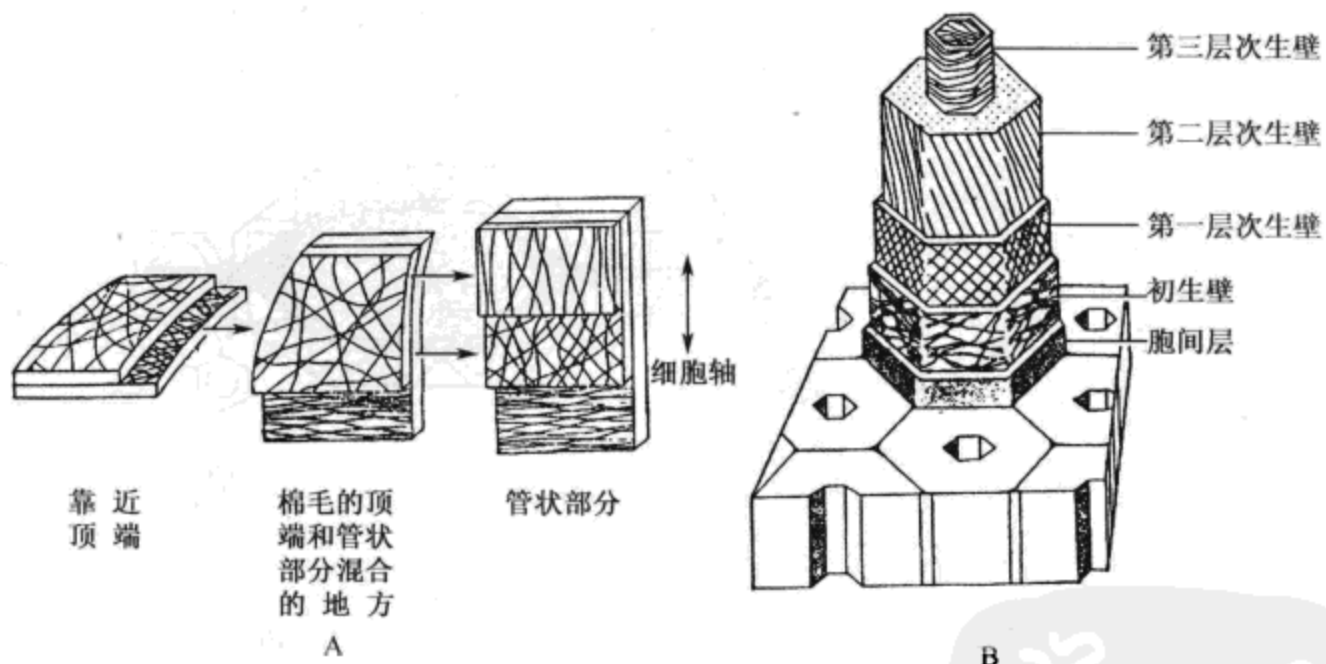


图 1-24 次生壁的结构图解

A. 生长的棉毛细胞壁的多网生长 B. 细胞壁各层微纤丝排列 (依李扬汉)

2. 细胞壁的化学组成

细胞壁中最重要的化学成分是多糖（纤维素，半纤维素和果胶类化合物等）和蛋白质（结构蛋白、酶和凝集素等），还有木质素等酚类化合物、脂类化合物（角质、栓质、蜡）和矿物质（草酸钙、碳酸钙、硅的氧化物）。细胞壁的成分因植物种类和细胞类型不同而有别，也随细胞的发育和分化而变化。

1) 纤维素

纤维素是一类多糖，一个纤维素分子是由 2 000~14 000 个葡萄糖分子通过 β -1,4-糖苷键连接而形成的直链，链长可达 $4\mu\text{m}$ 。纤维素分子以伸展形式存在，数条平行排列的纤维素分子形成分子团，多个分子团再形成微纤丝 (microfibril) (图 1-25)。大约 30~100 个纤维素分子平行排列组成直径约为 10nm 的微纤丝。许多微纤丝进一步结合，成为光学显微镜下可见的大纤丝 (macrofibril)。所以，高等植物细胞壁的构架，是由纤维素分子组成的纤丝系统。平行排列的纤维素链之间和链内均有大量的氢键，纤维素的这种排列方式使之具有晶体性质，有高度的稳定性和抗化学降解的能力。

2) 半纤维素

半纤维素是存在于纤维素分子间的一类基质多糖，它的种类很多 (木葡聚糖、混合键葡聚糖、木聚糖、阿拉伯木聚糖、4-O-甲基-葡萄糖醛酸木聚糖、甘露聚糖、胼胝质)，非常复杂，其成分与含量随植物种类和细胞类型不同而异。其中胼胝质 (callose) 是 β -1,3-葡聚糖的俗名，广泛存在于植物界，花粉管、筛板、柱头、胞间连丝、棉花纤维次生壁等处都有胼胝质，它是一些细胞壁中的正常成分，也常是一种伤害反应的产物，植物被切伤后，筛孔即被胼胝质堵塞。花粉萌发和生长中形成胼胝质常常是不亲和反应的产物。

3) 果胶多糖

果胶多糖是一类重要的基质多糖，包括果胶 (pectin) 和原果胶 (protopectin)。果胶有果胶酸 (pectic acid) 和果胶脂酸 (pectinic acid) 两种。果胶多糖种类很多，它们共同的主要特征是由 α -1,4-连接的 D-半乳糖醛酸组成的线状链，其中还插入有鼠李糖、阿拉伯糖和半乳糖等。除了作为基质多糖，在维持细胞壁结构中有重要作用外，果胶降解形成的片段还可调控基因表达，使细胞内合成某些抵抗真菌和昆虫侵害的物质。果胶能保持 10 倍于本身重量的水分，使质外体 (apoplast) 中可利用水分大大增加，在调节水势方面有重要作用。

4) 蛋白质

细胞壁内的蛋白质约占细胞壁干重的 5%~10%，如酶蛋白和结构蛋白等，它们是在细胞质中合成后转运到细胞壁中的。酶和细胞壁大分子的合成、转移及水解有关，并且参与某些胞外物质的代谢，以便使它们转移到胞内。细胞壁中的酶有水解酶 (ATP 酶、DNA 酶、RNA 酶、蔗糖酶、葡聚糖酶、果胶甲基酯酶等)、氧化酶 (抗坏血酸氧化酶、漆酶等)。细胞壁，尤其是初生壁含有结构蛋白质，如富含羟脯氨酸的伸展蛋白。除结构功能外，在抗病和抗逆过程中有作用，机械损伤、真菌感染、热处理都能引起伸展蛋白增加，但对其作用机理还不十分清楚。

3. 纹孔和胞间连丝

1) 纹孔

初生壁的厚度往往是不均匀的，常有一些凹陷区域，其内有许多胞间连丝通过，这个区域称为初生纹孔场 (primary pit field) (图 1-26)。次生壁形成时，有的初生纹孔场所在的位置不形成次生壁，在细胞壁上，只有中层和初生壁隔开，而无次生壁的较薄区域称为纹孔 (pit)。相邻两细胞的纹孔通常成对存在，合称纹孔对 (pit pair)。纹孔对中的胞间层和两边的初生壁，合称纹孔膜 (pit membrane)。纹孔的腔，称为纹孔腔 (pit cavity) (图 1-27)。

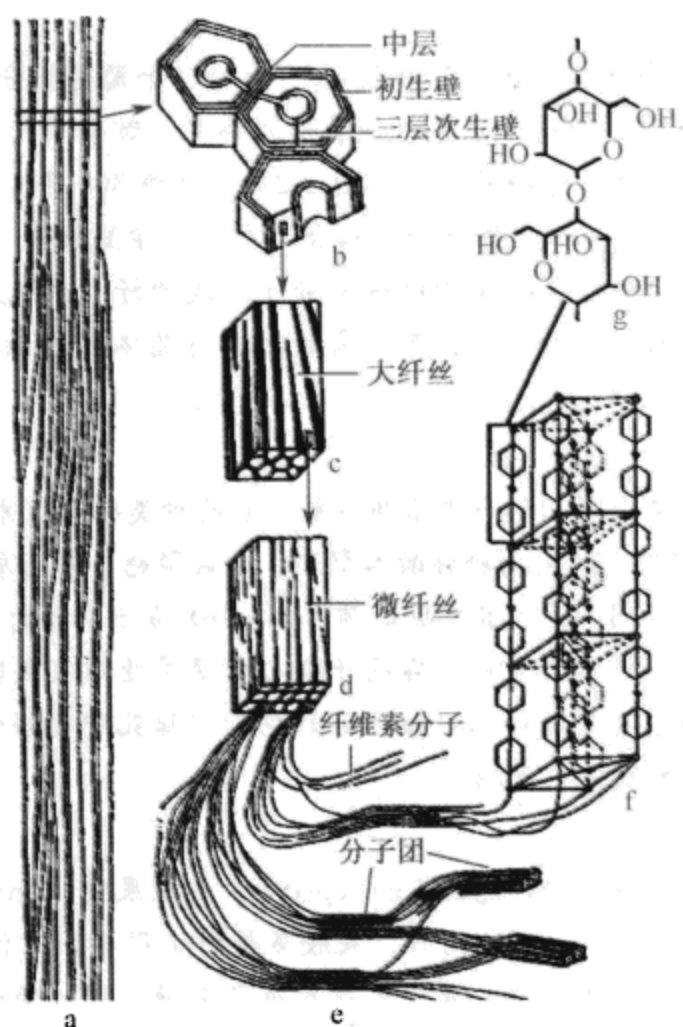


图 1-25 次生壁的结构图解

a. 纤维细胞束 b. 纤维细胞横切面，示大致分层 c. 次生壁中的一小块，示纤维素的大纤丝（白色）和大纤丝间的空间（黑色），中期充满非纤维素物质 d. 大纤丝的一小部分 e. 纤维素链状分子，其中微纤丝的有些部分呈有规则地排列，这些部分即分子团（微团） f. 分子团的一部分，示链状纤维素分子的部分排列成空间晶格 g. 由一个氧原子连接起来的两个葡萄糖残基—纤维素分子的一小部分（依李扬汉）

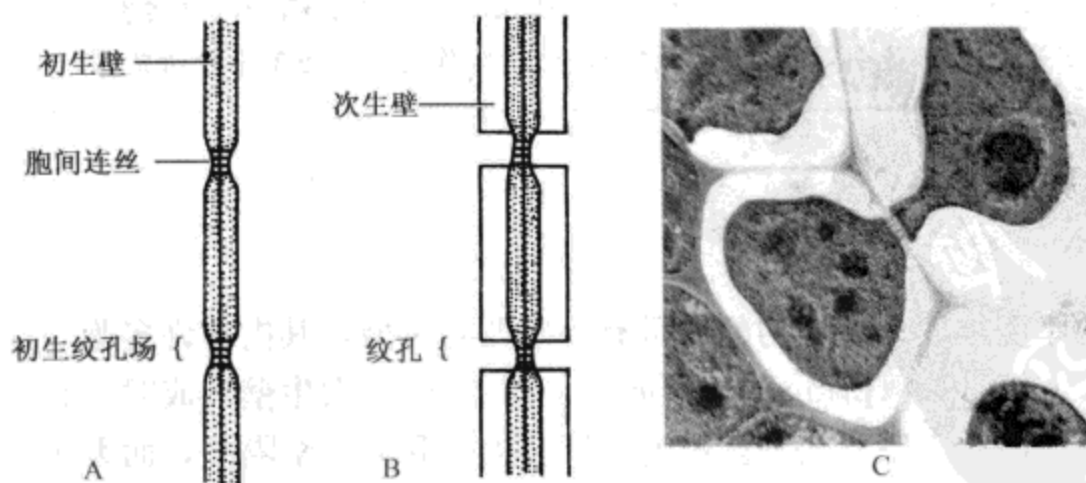


图 1-26 初生纹孔场和纹孔

A. 初生纹孔场示意图 B. 纹孔示意图 C. 透射电镜下的纹孔

按结构特征,纹孔分为单纹孔 (simple pit) 和具缘纹孔 (bordered pit) 两种主要类型 (图 1-27)。单纹孔的次生壁在纹孔腔边缘终止而不延伸,整个纹孔腔的直径大小几乎是一致的。具缘纹孔的次生壁在纹孔腔边缘向胞内延伸,成为穹形的延伸物,拱起在纹孔腔上,其顶部开口——纹孔口 (pit aperture) 显著较小,与单纹孔不同。导管、管胞、纤维管胞等有具缘纹孔。石细胞和一些纤维细胞有单纹孔。松科植物的具缘纹孔的纹孔膜中央加厚成纹孔塞 (torus),周围未增厚部分称为塞周缘 (margo),塞周缘较柔韧,受压时可伸张,因此纹孔膜被压向一侧,使纹孔塞暂时堵塞纹孔口,当压力消失后,又恢复原状。

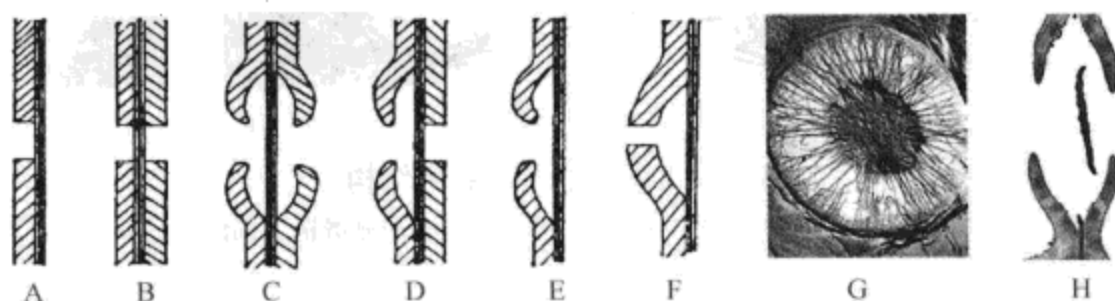


图 1-27 纹孔的类型示意图

A. 单纹孔 B. 单纹孔对 C. 具缘纹孔对 D. 半具缘纹孔对 E、F. 半具缘纹孔
G、H. 松树具缘纹孔 (依李扬汉)

2) 胞间连丝

胞间连丝 (plasmodesma) 是连接相邻两个植物细胞间的细胞质细丝,是细胞间物质、信息和能量交流的直接通道,行使水分、营养物质、小的信号分子以及大分子的胞间运输功能。胞间连丝一般都很细,直径小于 $0.1\mu\text{m}$,经银、汞等重金属特殊处理、使它扩大,可在光学显微镜下分辨出来 (图 1-28)。



图 1-28 光镜下的柿胚乳细胞胞间连丝

高等植物的生活细胞之间,一般都有胞间连丝相连,其数量、分布位置不一。一个分生组织细胞,可能有 $1000\sim 10\,000$ 条胞间连丝。细胞的不同侧面,胞间连丝的数量不一,筛管分子和某些传递细胞之间,胞间连丝特别多。

目前人们普遍接受的胞间连丝超微结构模型如图 1-29。该模型认为,胞间连丝是贯穿细胞壁的管状结构,周围衬有质膜,与两侧细胞的质膜相连。中央有压缩内质网 (appressed ER, 或称连丝微管 desmotubule) 通过,压缩内质网中间颜色深,称为中心柱 (central rod),它是由内质网膜内侧磷脂分子的亲水头部合并形成的柱状结构。压缩内质网与质膜之间为细胞质通道 (cytoplasmic sleeve)。胞间连丝两端变窄成颈区 (neck region)。颈区细胞质通道内有若干颗粒状亚单位 (cytoplasmic sleeve subunit),质膜外有若干较大的颗粒状调节亚单位 (external sphincter subunit),它们将胞质通道分割成 $8\sim 10$ 个弯曲的微通道,每个微通道直径约 $2\sim 3\text{nm}$,调节胞间连丝的通透性能。

胞间连丝是相邻细胞间物质、信息、能量交换的载体。一般认为,分子质量 $800\sim 1000\text{kDa}$ 的物质可通过胞间连丝进入相邻细胞。在某些情况下,病毒运动蛋白 (movement protein) 与胞间连丝相互作用,使病毒通过胞间连丝转移。成熟筛管的许多蛋白质是在伴胞中合成后经由胞间连丝传入的。

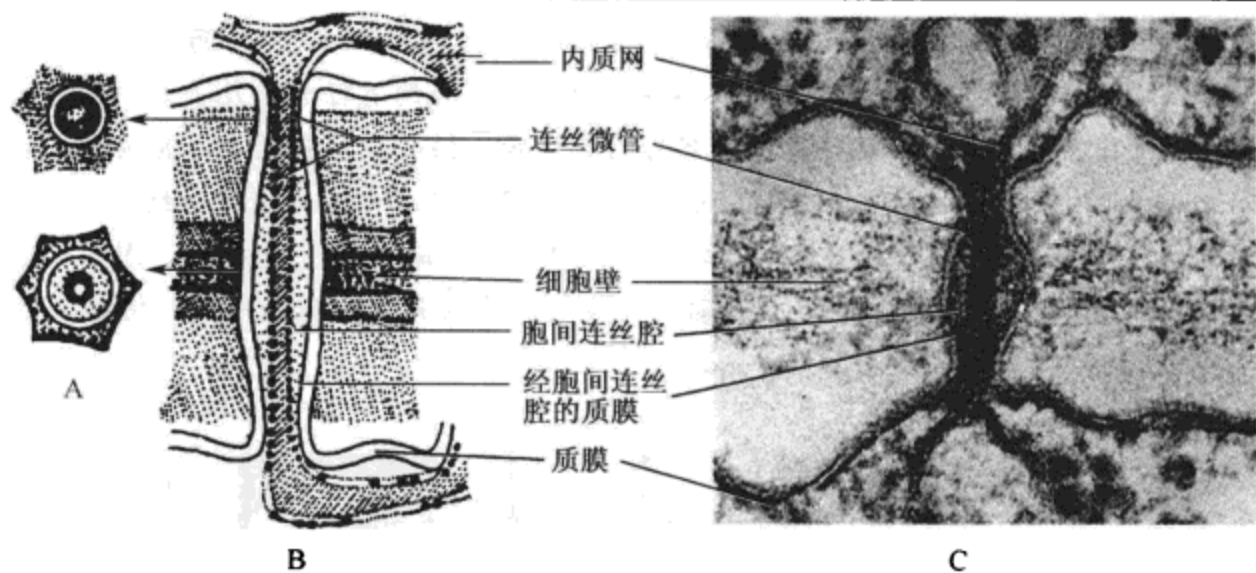


图 1-29 胞间连丝的超微结构

A. 结构模型的横切面 B. 结构模型的纵切面 C. 透射电子显微镜下的胞间连丝 (依王金发)

4. 细胞壁的生长

植物细胞壁的生长包括初生壁的生长 (主要增大面积) 和次生壁的生长 (主要是增加厚度)。随着细胞的生长, 初生壁中的微纤丝由少到多、由稀疏到致密、由横向排列于细胞长轴转变成纵向排列。

在次生壁增厚过程中, 随着微纤丝的大量沉积, 细胞内合成一些特殊的物质掺入壁内, 改变壁的性质以适应功能的变化。细胞壁的这种变化包括木质化、栓质化、角质化、矿质化。木质化是指木质素填充到细胞壁中去的过程, 使胞壁的机械强度增加, 如纤维、导管和管胞等的细胞壁增厚。细胞壁的栓质化是栓质素在细胞壁中沉积的过程, 如老茎和老根表面的木栓细胞的壁中的栓质能有效地防止水分蒸发、凯氏带中的栓质是质外体运输的屏障等。角质化是细胞壁的表层沉积角质的过程, 一般在植物地上器官的表皮细胞外壁会因角质渗入微纤丝之间而角质化, 并形成角质膜, 以减少植物体的水分损失、过滤强光、防止机械损伤、昆虫摄食和病菌侵染等。矿质化是细胞壁中积累矿物质如钙、硅等的过程, 如禾本科、莎草科等植物表皮细胞的外壁中, 常积累有二氧化硅而硅质化, 增加硬度, 并有保护功能。

5. 细胞壁在植物细胞生命活动中的作用

1) 机械支持

初生壁中, 纤维素微纤丝的骨架作用、半纤维素的支撑作用、结构蛋白的网络作用、果胶的黏合作用以及各组分之间的相互交联, 使细胞壁具有很强的刚性。次生壁中微纤丝的排列方向不同, 使细胞壁可忍受来自各个方向的压力。木质化次生壁的机械强度更大, 高等植物正是由于有了木质化的细胞壁, 才能抵御重力、狂风暴雨等不良环境。植物的寿命、体积、高度都与细胞壁的机械强度有关。

2) 细胞壁与细胞生长的调控

植物细胞的生长最主要的是基于原生质的增加。细胞壁的生长包括增大面积 (形成初生壁的生长) 和增加厚度 (形成次生壁的生长)。根据细胞壁的“经纬”模型, 细胞壁由伸展蛋白网络和纤维素微纤丝网络相互交织而成, 细胞壁的生长受这两个网络的交联状态控制。细胞壁内的代谢活动通过影响这两个系统来调节细胞的生长。目前解释细胞壁生长的学说以酸性生长学说为主。在

酸性条件下,膨胀素打开木葡聚糖与纤维素微纤丝之间的氢键联结,并提高纤维素酶和其他酶的活性,将木葡聚糖等的 β -1,4-糖苷键水解成单糖和寡糖,从而使细胞壁松弛变软,细胞膨压下降,细胞吸收水分,得以扩大、生长。

3) 细胞壁与物质运输

植物体内物质运输有两种途径:质外体运输(apoplastic transport)与共质体运输(symplastic transport)。细胞间的共质体运输通过贯穿细胞壁的胞间连丝进行,而细胞的质外体运输路线是:一个细胞内的物质跨膜进入细胞壁,继而在细胞壁内运动,进入胞间隙或再跨膜进入另一个细胞。物质在质外体中的移动速率在很大程度上取决于细胞壁大分子结构,并与细胞壁的电荷、空隙的孔径、亲水性与疏水性密切相关。细胞壁各组分之间有大小不等的空隙,一般为1~10nm。细胞壁内各组分的生物化学变化可改变间隙的孔径。

4) 细胞壁与细胞识别

植物细胞壁参与细胞间识别反应,如根瘤菌与豆科植物根之间的识别与宿主细胞壁中的凝集素和细菌表面的多糖相互作用有关。花粉和柱头之间的识别反应是花粉壁内的糖蛋白和柱头表面的糖蛋白间的识别反应。细胞壁中的果胶多糖、凝集素等可能也与识别反应有关。

5) 细胞壁与植物防御

细胞壁是抵御微生物和昆虫侵染的前哨。当病原菌侵染时,寄主植物细胞壁内产生一系列抗性反应,如木质化、胼胝质积累、伸展蛋白合成增加,抵御微生物的侵入和扩散。高度木质化和栓质化可导致超敏性细胞死亡(hypersensitive cell death),有效地阻止病原生物的再度侵染、蔓延,这是一种重要的快速防御反应。病原生物的侵染还可诱导细胞壁内 β -1,3-葡聚糖酶、几丁质酶及其他相关的酶活性增高,降解细胞壁组分,产生的寡糖或多糖具有植物抗毒素诱导物的活性,调控基因的表达,从而产生植物抗毒素,阻抑病原生物。因此,植物的细胞壁抵抗病原菌、阻碍昆虫取食的特性,可作为抗性育种的一个新的途径或指标之一。

6. 研究细胞壁的意义

细胞壁是植物细胞的重要结构,其结构、成分和状态与植物细胞的伸长紧密相关,而植物细胞的伸长又与植物的个体生长有密切的关系。细胞壁不但在维持细胞形态与细胞之间黏结、决定细胞壁的强度和调控细胞伸长等方面起了必要的作用,而且还参与了细胞的分化、细胞识别与信号传导等一系列生理过程。因此细胞壁的研究对植物生长调控的研究具有重大意义。

细胞壁的主要化学成分是纤维素和木质素,据估计,地球上的植物每年所形成的纤维素约有85亿吨之多。纤维素是造纸、人造纤维、火药、胶片、绝缘材料及食品工业等的不可缺少的重要材料,木质素在石油、塑料、染料和制革等工业方面亦有广泛的用途。此外,植物细胞壁在抵抗植物病原微生物的侵染和抗倒伏中起着非常重要的作用,因此,研究细胞壁有着极其重要的意义。

(三) 植物细胞的后含物

植物细胞生活过程中,不仅为生长、分化供应营养物质和能量,同时也产生贮藏物质、代谢废物或植物的次生物质等,这些非原生质的物质称为后含物(ergastic substance)。

1. 贮藏物质

叶绿体光合作用的同化物除运往植物体各部位供新陈代谢消耗外,一部分可暂时贮

存起来，需要时经分解再利用。常见的贮藏物质有淀粉、脂类（油和脂肪）和蛋白质。

1) 淀粉

淀粉（starch）是植物细胞质体中形成的最普遍的贮藏物质。贮藏的淀粉常呈颗粒状，称为淀粉粒（starch grain）（图 1-30），它主要分布于贮藏组织的细胞中。例如，禾本科作物籽粒的胚乳细胞，甘薯、马铃薯、木薯（*Manihot esculenta* Grantz.）等薯类作物薯块的贮藏薄壁组织细胞，都有大量的淀粉粒存在。淀粉遇碘呈蓝紫色，可根据这种特性反应，检验其存在与否。

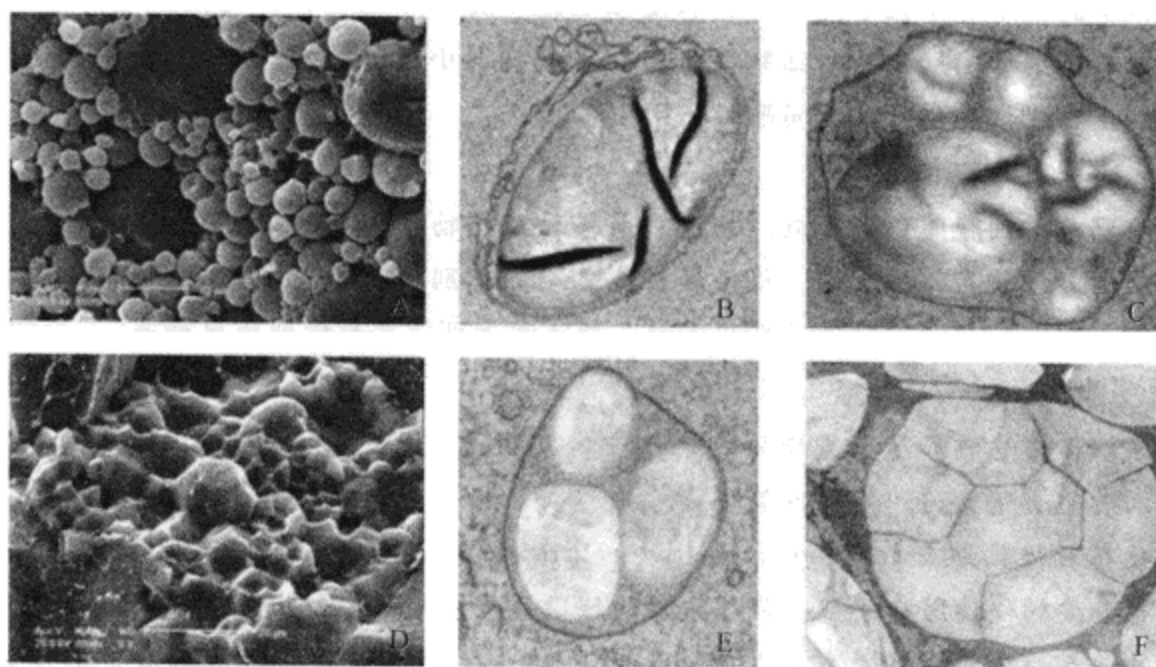


图 1-30 贮藏淀粉粒的结构（韦存虚摄）

A. 成熟小麦籽粒扫描电镜图，示大、小淀粉粒的形态和分布 B. 小麦胚乳发育过程中大淀粉粒的发育透射电镜图，示一个淀粉体内含有 1 个淀粉粒 C. 小麦胚乳发育过程中小淀粉粒的发育透射电镜图，示一个淀粉体内含有多个淀粉粒 D. 成熟水稻籽粒扫描电镜图，示复粒淀粉粒的形态和分布 E. 水稻胚乳发育过程中复粒淀粉粒的发育透射电镜图，示一个淀粉体内含有多个淀粉粒 F. 水稻胚乳接近成熟期复粒淀粉的形态和排列透射电镜图

不同植物的淀粉粒的大小、形状和脐所在的位置，都各有其特点，可作为商品检验、生药鉴定上的依据之一。

淀粉是一种多糖。在光合作用中产生的葡萄糖，通常由造粉体合成为贮藏淀粉，一个造粉体可能形成一粒或几粒淀粉粒。在淀粉粒中，常可见到围绕最初积累淀粉的脐（hilum），形成许多同心的轮纹层次。脐可能位于中央（如小麦淀粉粒）或偏于一侧（如马铃薯淀粉粒），轮纹被认为是由于两种不同结构的淀粉（直链淀粉和支链淀粉）交替积累而成。有人认为，禾本科植物淀粉中的分层，是由于昼夜的节奏性所致，其层数和生长天数一致。

淀粉粒可以分为单粒、复粒和半复粒。单粒是一个造粉体内只有一个脐和许多轮纹围绕的淀粉粒；复粒是一个造粉体内有两个以上的脐和各自的轮纹的淀粉粒；半复粒是在一个造粉体内，外围有共同的轮纹包围的“复粒”。在一个细胞内，可能兼有这三种淀粉粒，或仅有某一种。例如马铃薯块茎中单粒显著多于复粒和半复粒，水稻胚乳中的淀粉粒，全部是复粒。在小麦和大麦的胚乳中，大淀粉粒为单粒，小淀粉粒为复粒。

2) 蛋白质

贮藏蛋白质以多种形式存在于细胞质中。例如，禾本科植物籽粒的胚乳（包括糊粉

层和内胚乳细胞)中贮存的蛋白质粒(又称糊粉粒, aleurone grain)均是由贮藏蛋白质积累在液泡中形成的(图 1-31)。蓖麻(*Ricinus communis* L.)、油桐胚乳细胞的糊粉粒内,除了无定形的蛋白质外,还含有蛋白质的拟晶体和非蛋白质的球状体;花生(*Arachis hypogaea* L.)子叶细胞内,也可见到这样的糊粉粒,但量较少。在马铃薯块茎外围的贮藏薄壁组织细胞中,蛋白质的拟晶体和淀粉粒共存于同一细胞内。

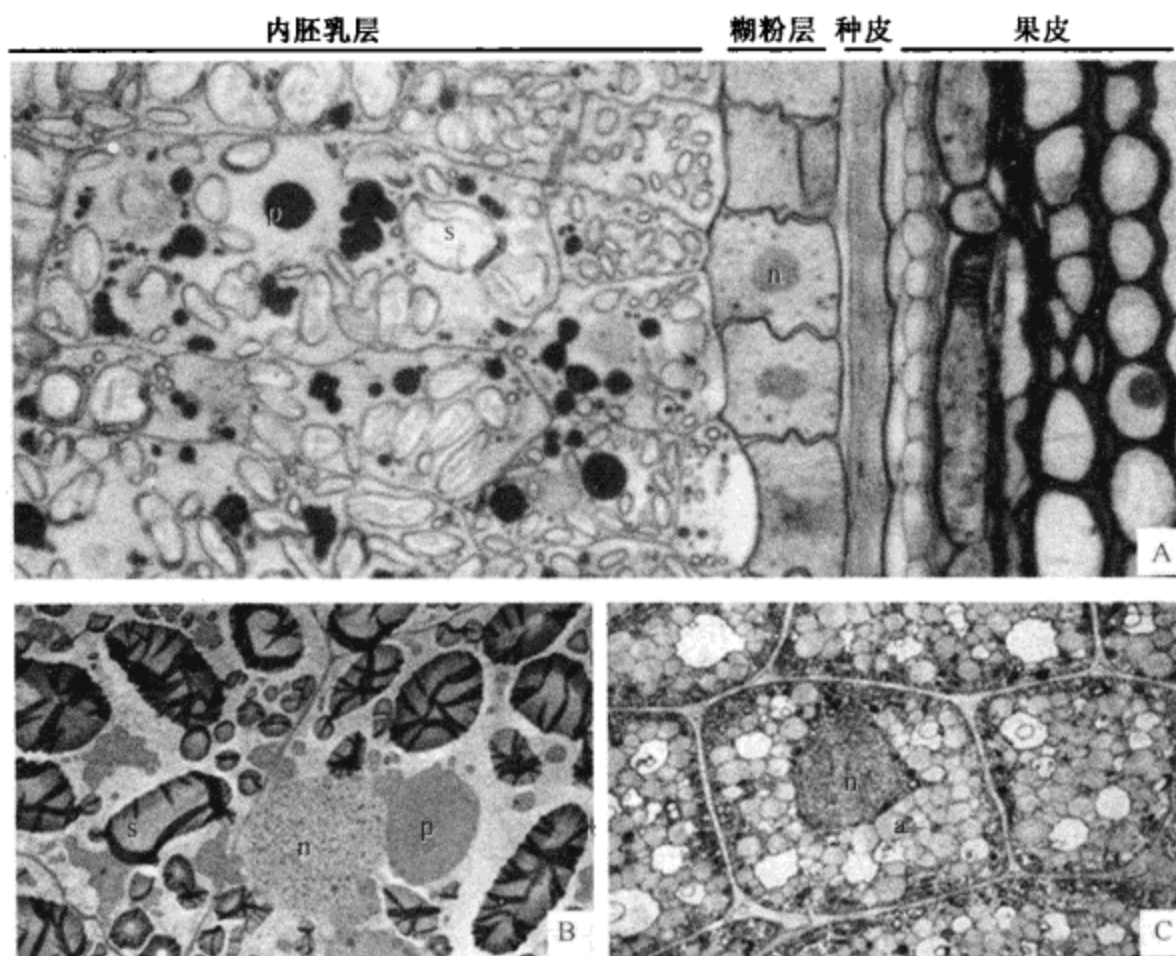


图 1-31 小麦贮藏蛋白的结构

A. 颖果积累淀粉和贮藏蛋白光镜图 B. 内胚乳透射电镜图 C. 糊粉层透射电镜图(韦存虚)

a. 糊粉粒 n: 细胞核 p. 蛋白体 s. 淀粉粒

糊粉粒还含有水解酶。因此,除了是一种蛋白质的贮藏结构外,还可以看做是一种被隔离的含有水解酶的溶酶体。贮藏蛋白质常呈固体状态,与原生质体中有生命而呈胶体状态的蛋白质性质不同。贮藏蛋白质遇碘呈黄色。

3) 油和脂肪

在植物细胞中,油和脂肪是由造油体合成的重要的贮藏物质,二者可能少量地存在于每个细胞内,呈小油滴或固体状,大量地存在于一些油料植物种子或果实内,子叶、花粉等细胞内也可见到。油(oil)和脂肪(fat)遇苏丹Ⅲ或苏丹Ⅳ呈橙红色。

2. 晶体和硅质小体

在植物细胞中的结晶(crystal)形成于液泡内,常为草酸钙结晶,呈各种形状(图 1-32),如印度橡皮树叶的上表皮细胞中的结晶呈钟乳体等,禾本科、莎草科、棕榈科植物茎、叶的表皮细胞内所含的二氧化硅晶体,称为硅质小体(silica body)。

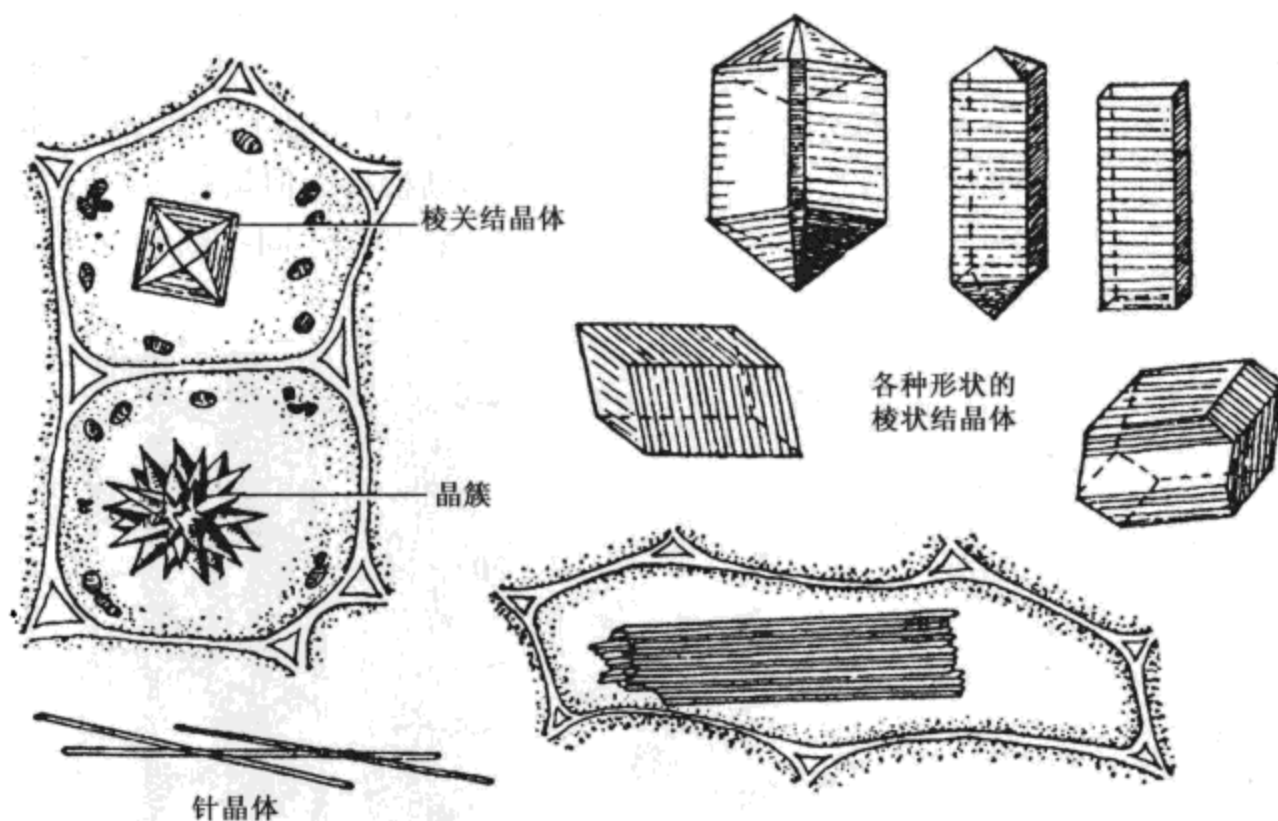


图 1-32 各种晶体 (依李扬汉)

在植物化学分类学上，结晶可作为分类特征。晶体被认为是细胞中代谢废物的临时贮存形式，对维持细胞内代谢的内环境有积极意义。结晶的多少也是衡量茶叶、水果等品质的依据之一。

植物的次生物质 (secondary plant product)

酚类化合物 包括酚、丹宁、黑素和木质素等。丹宁 (tannin) 呈黄、红、棕色的颗粒小体，常分布于叶、周皮、维管组织的细胞以及未成熟果实的果肉等细胞的细胞质、液泡或细胞壁中，是分子质量为 0.5~3kDa 的水溶性酚类化合物。丹宁被认为有保护植物、抗水解、腐烂和动物危害的作用，在皮革鞣制等工业上也有广泛的用途。此外，还可作为植物分类的参考特征。

类黄酮 (flavonoid) 类黄酮是存在于液泡中，以花色素、黄酮醇为主的一类水溶性色素。花色素主要分布于花和果实内，其所表现的颜色与 pH 有关。例如，花青素在酸性溶液中呈橙色到淡紫色，在 pH 接近 7.0 时呈无色，在碱性溶液中呈蓝色。类黄酮除了影响植物的色泽外，还有吸引动物以利传粉和受精、保护植物免受紫外线灼伤、防止病原微生物侵袭等作用。

生物碱 (alkaloid) 主要分布于生长活跃的组织、表皮和表皮下组织、维管束鞘和有节乳汁管中，常见的有烟碱、奎宁、吗啡、小檗碱、莨菪碱和阿托平等。它们可使植物免受其他生物的危害，有重要的生态学功能，如烟碱有驱虫作用，因而几乎没有昆虫光顾含烟碱的植物。

生氰糖苷 (cyanogenic glycoside) 当植物细胞遭受破坏时，生氰糖苷在酶的作用下产生氢氰酸，抑制呼吸作用，将侵害它的生物致死。

非蛋白氨基酸 不被植物用作合成蛋白质的氨基酸，已发现有 200 种左右。某些非蛋白氨基酸的分布具有种族特异性，因而可作为植物学分类的依据之一。

第三节 植物细胞的分裂、分化与死亡

一、植物细胞的全能性及其应用

(一) 植物细胞全能性的发现与证实

Gottlieb Haberlandt (1854~1945, 德) 1902 年预言：植物体的任何一个细胞，都

具有发育成完整个体的潜在能力，即植物细胞的“全能性”。以后许多科学家为证实这一论断做了不懈的努力。1934年美国的 Philip R. White 用无机盐、糖类和酵母提取物配制成怀特培养基，培养番茄根尖切段，获得愈伤组织。1946年中国的罗士韦培养菟丝子的茎尖，得到了花。

直到 1958 年，美国的 Steward 等在培养野生胡萝卜根的韧皮部细胞时，终于得到了它的完整植株。此后，1964 年，Cuba 和 Mabesbwari 利用毛叶曼陀罗的花药培育出单倍体植株；1969 年 Nitch 用烟草的单倍体孢子培养成了完整的单倍体植株；1970 年 Steward 又用悬浮培养的胡萝卜单个细胞培养成了可育的植株。至此，植物细胞的全能性得到了充分论证，在此基础上建立的组织培养技术也得到了迅速发展。

（二）植物细胞全能性的应用

植物细胞全能性的发现和应用，引起人们极大的兴趣，对粮食植物（小麦、玉米、水稻、大豆）、经济植物（烟草、番茄、矮牵牛、油菜、马铃薯、甘蔗、棉花、兰花）和药用植物等种植业带来了革命性影响。在保持原有植株的优良品质，发展人工种子制造产业，发展优质蔬菜、花卉，快速生产和大量获取紧缺资源的有效成分等方面，形成了一个新的巨大产业。

二、植物细胞的分裂

分裂是植物细胞繁殖的方式，是细胞形成新个体或新细胞的过程。对单细胞植物而言，每经一次分裂就增多了一个新个体；对于多细胞植物来说，细胞分裂为植物体的组建提供了所需的细胞。所以，细胞分裂对植物的生活和繁衍后代有重大意义。植物细胞的分裂有无丝分裂、有丝分裂、减数分裂和细胞的自由形成等不同方式。

（一）细胞周期

细胞周期（cell cycle）是指持续分裂的细胞，从结束一次分裂开始，到下一次分裂完成为止所经历的整个过程（图 1-33，图 1-34）。一个细胞周期包括细胞的间期（interphase）和分裂期。间期是细胞进行生长的时期，合成代谢最为活跃，包括合成 DNA、蛋白质和积累能量等。分裂期是细胞分裂产生新的子细胞的时期。间期可进一步分 G1 期、S 期和 G2 期。

G1 期 此期是指从前一次分裂结束到 DNA 复制开始前的间隔时间。在 G1 期，RNA、蛋白质和酶的合成与蛋白质的磷酸化非常旺盛，膜系统不断完善，细胞器不断增多，细胞的体积、重量增加。

S 期 此期又称为 DNA 复制期，即 DNA 复制、组蛋白和非组蛋白等的合成和新的核小体（nucleosome）等染色体结构的包装。在 S 期，DNA 及组蛋白含量比 G1 期增加一倍。

G2 期 此期是细胞分裂的准备期。DNA 复制完成，并有少量的 RNA 合成，主要进行细胞分裂过程中所需的能量（ATP）、物质（微管蛋白等）的代谢和准备等。

细胞周期时间的长短因植物物种或变种的核内所含 DNA 的数量而定，凡 DNA 含量多的，细胞周期就长，环境条件如温度等会明显影响细胞周期持续的时间。向日葵根尖的分生组织细胞在 25℃ 时，一个细胞周期的总时间只需 7.8h；在 20℃ 时需 12.5h；

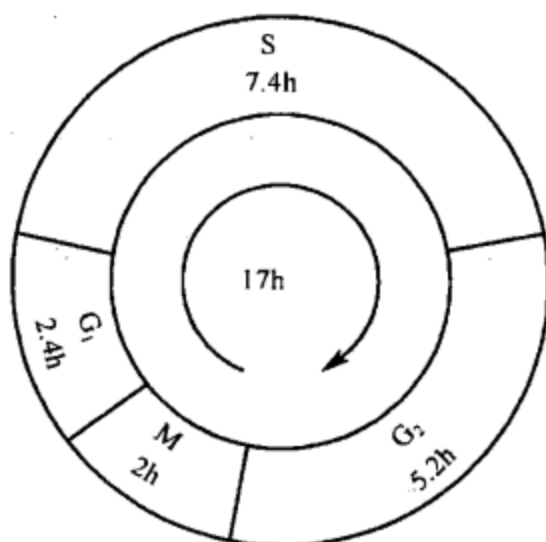


图 1-33 洋葱根尖分生组织细胞在细胞周期各阶段的持续时间

15℃时是 23.2h, 10℃时则长达 46h。一般植物细胞的一个细胞周期所需时间在十几小时到几十小时之间。

(二) 植物细胞的分裂方式与特点

1. 有丝分裂

有丝分裂 (mitosis) 又称间接分裂 (indirect division)。它是一种最普遍而常见的细胞分裂方式。有丝分裂过程包括核分裂 (karyokinesis) 和胞质分裂 (cytokinesis)。核分裂是细胞核的周期性变化与再生的过程, 根据其形态学特征可将其划分为前期、中期、后期和末期 4 个时期 (图 1-35)。胞质分裂出现在细胞

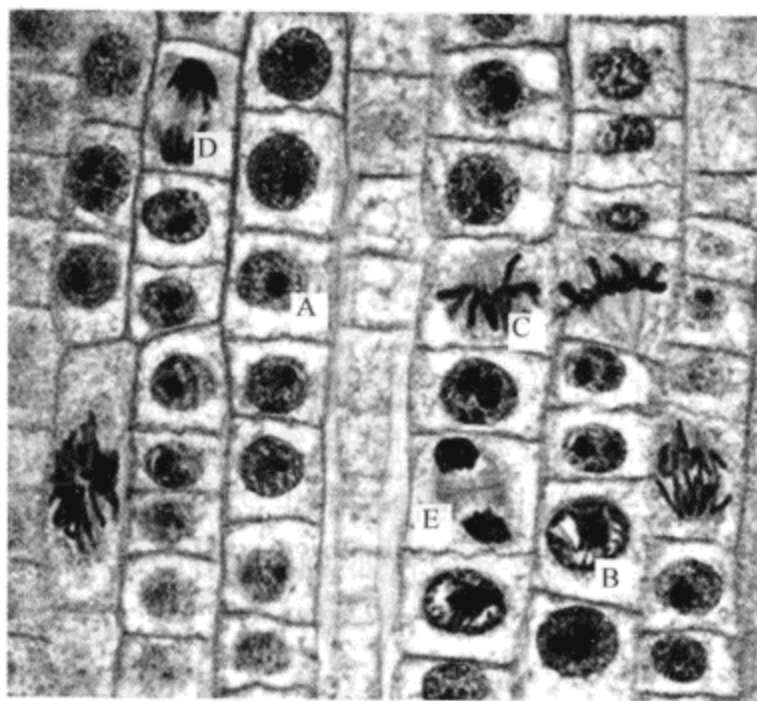


图 1-34 百合根尖分生组织细胞的有丝分裂各个时期
A. 间期 B. 前期 C. 中期 D. 后期 E. 末期

分裂的末期, 是细胞质一分为二的过程。

在有丝分裂过程中, 每次核分裂前期必须进行一次染色体的复制。分裂时, 每条染色体的两条染色单体分开, 形成两条子染色体, 平均地分配给两个子细胞, 保证了每个子细胞具有与母细胞相同的遗传物质, 保证了细胞遗传的稳定性。

1) 前期

前期 (prophase) 染色质凝缩成染色体, 核仁解体, 核膜破裂, 以及纺锤体开始形成。

染色质凝缩实质上是染色质细丝的收缩、螺旋化、折叠和包装缩短变粗的过程。进入分裂前期时, 染色质丝开始螺旋缠绕而逐渐增粗, 成为可见的念珠状的细丝, 并继续地螺旋化缩短、变粗, 终于成为一个个分离开来的染色体, 散布在核的范围内。前期末, 核仁解体, 核膜破裂, 和内质网结合, 核液进入细胞质。至前期末, 在核的两极开始出现少量的由微管组成的细丝, 并逐步形成纺锤体。前期时的每条染色体, 含有早在 S 期即已复制了的两条完全相同的染色单体 (chromatid)。有丝分裂正是由于细胞分裂过程中出现染色质和纺锤体的丝状结构的动态变化而得名。

2) 中期

中期 (metaphase) 纺锤体 (spindle) 完全形成, 纺锤丝牵引染色体使其排列到赤道面。

核膜的破裂或瓦解, 标志着前期的结束而进入中期。此时, 核周围的由微管组成的纺锤丝 (spindle fiber) 形成纺锤体 (图 1-35)。纺锤丝是由微管组成的直径约 20nm, 长数微米的中空圆筒状结构。纺锤丝主要有两类: ① 染色体纤丝 (chromosomal fiber), 也称为动粒微管 (kinetochore microtubule), 其一端和纺锤体极 (pole) 连接, 另一端结合到染色体的着丝点上, 对染色体的移动有重要作用。② 连续丝 (continuous fibers) 或称极间微管 (polar microtubule), 它不与着丝点连接, 直接连接纺锤体两极。中期时, 由于纺锤丝的牵引, 染色体开始由分散状态逐渐集聚到细胞中部, 且所有染色体的着丝点, 都有序地排在细胞的赤道面 (equatorial plane) 上, 并形成完整的纺锤体结构。中期是计数细胞染色体数目最佳的时期。

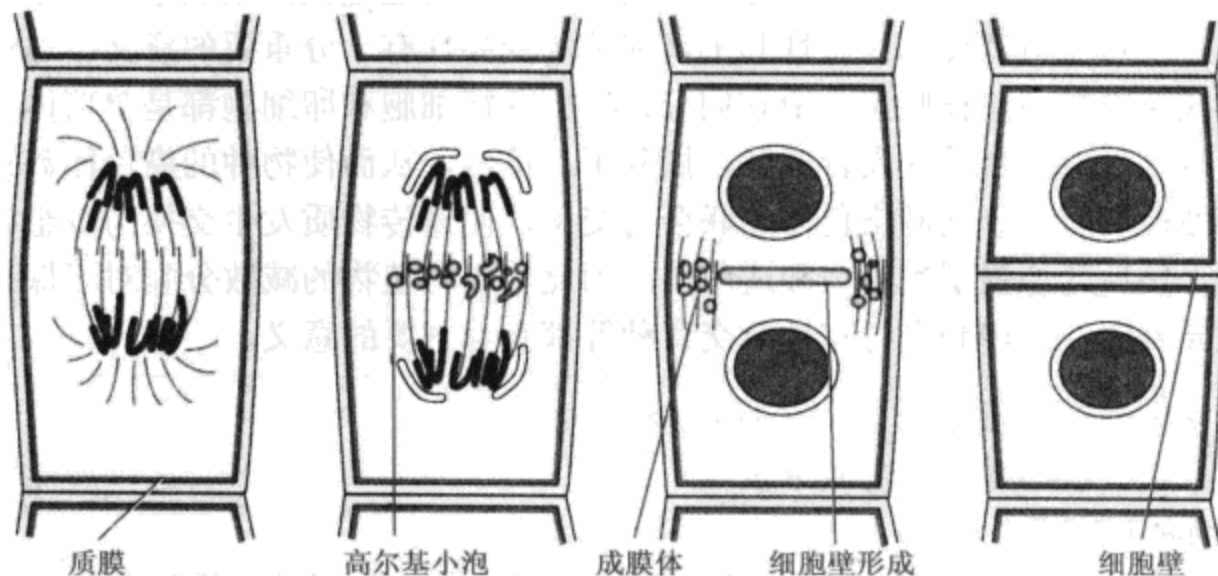


图 1-35 纺锤体与有丝分裂

3) 后期

后期 (anaphase) 各个染色体的两条染色单体分开, 分别由赤道面移向细胞两极。

后期随着着丝点一分为二, 染色体开始向臂端纵裂分开, 直至形成两条完全独立的染色单体, 并相背地离开赤道面, 移至两极。染色体移动时, 着丝点在前, 两臂拖后, 由于着丝点在染色体上位置不同, 迁移中的染色单体常呈 V、L 或 J 形。染色单体的分离是由于染色体纤丝在着丝点处的微管去组装而缩短所致。向两极移动开始后, 借助于极间微管的延长和滑动, 使两极的距离加大, 推向更远。到后期末, 两组染色体分别移到了两极。此时, 细胞的两极各有数目相同的 $2n$ 条染色体。

4) 末期

末期 (telophase) 重新形成两个子核, 完成细胞质的分裂, 形成两个子细胞。

在末期过程中, 到达两极后的染色体, 由凝缩状态逐渐膨胀而失去其轮廓、解旋伸延成为染色质细丝而进入间期状态; 染色质周围的小囊泡组装成新的核膜, 核仁重新出现, 两子核形成。

当两组染色体接近两极时 (晚后期或早末期), 两极的纺锤丝消失, 极间微管的中间部分和区间微管在两个子核间密集形成桶状结构, 这种在染色体离开赤道面后变了形的纺锤体, 称为成膜体 (phragmoplast) (图 1-34)。伴随着成膜体的形成, 来自于高尔基体和内质网的小泡受成膜体微管的定向引导, 汇集到赤道面上, 并和成膜体的微管融合成为细胞板 (cell plate)。这一过程通常是

从中间开始逐步向四周横向扩展。成膜体参与细胞板的形成，并随细胞板的延伸向四周扩展。最后细胞板与母细胞壁相连，将细胞一分为二。上述形成细胞板，分隔母细胞细胞质的过程，即为胞质分裂。细胞板发展为子细胞壁的中层，随后在中层两侧及原来母细胞壁内侧都沉积一层初生壁，原来的母细胞壁在新细胞生长过程中伸展或被破坏，或参与构成新细胞的壁。至此，细胞分裂完成，形成了两个子细胞。参与形成细胞板的内质网等，将来发育成胞间连丝。

2. 减数分裂

减数分裂 (meiosis) 是与生殖细胞或雌雄配子形成有关的一种特殊的细胞有丝分裂方式。在减数分裂过程中，细胞连续分裂二次，但染色体只复制一次。因此，同一母细胞分裂成的 4 个子细胞的染色体数目只有母细胞的一半，减数分裂由此而得名。减数分裂是有性生殖的前提，是物种稳定性、变异性和进化适应性的基础 (参见第九章)。

减数分裂对保持遗传的稳定性和丰富遗传的变异性有十分重要的意义。通过减数分裂形成单核花粉粒和单核胚囊，由它们分别产生的精细胞和卵细胞都是单倍体，精、卵细胞结合后，形成的合子再发育成胚，恢复了二倍体，从而使物种的染色体数目保持相对的稳定性；同时由于同源染色体的联会与交叉，使遗传物质发生交换与重组，提供了新的变异，使后代增强了生活力和适应性。因此，研究植物的减数分裂对于探讨植物的遗传、变异的内在规律和进行有性杂交育种等都有着重要的意义。

减数分裂的过程比较复杂，现简述如下 (图 1-36)：

1) 减数分裂的第一次有丝分裂

(1) 前期 I

细线期 (leptotene) 染色体含有两条染色单体，螺旋卷曲成细丝状，常附着在核膜的某处，临近核仁，并向另一方向散开呈花束状 (如水稻等)。

偶线期 (合线期, zygotene) 同源染色体配对联会 (synapsis)，伴有极少量 DNA 合成。

粗线期 (pachytene) 染色体缩短变粗，由于联会，染色体数目外观上为原来二倍体数目的一半。每个染色体被称为二价体 (bivalent)，含四条染色单体，又称为四联体 (tetrad)。此时，二价体内相邻的染色单体之间，可发生染色单体片段的交换 (crossing over)，它是生物遗传变异的基础。

双线期 (diplotene) 染色体继续缩短变粗，联会染色体呈现 X、V、8 和 0 等形状，并能清楚地观察到二价体的四条染色单体。核仁体积缩小，有的仍与染色体相连。

终变期 (diakinesis) 染色体继续缩短变粗，染色体对常常分散排列在核膜的内侧，故此时期为观察、计算染色体数目的最适宜时期。以后同源染色体逐渐分开，仅以近端部的交叉处相衔接。终变期末，核膜、核仁相继消失，纺锤丝开始出现。

(2) 中期 I (metaphase I)

染色体螺旋化，缩短达到最大值。二价染色体以交叉处排列在细胞中部的赤道板上，两条染色体上的着丝粒以等距分列于赤道板的两侧，纺锤体形成。中期 I 也是观察、研究染色体的适宜时期。

(3) 后期 I (anaphase I)

由于纺锤丝的牵引，两个着丝粒分别向两极移动，使二价体分离，分别移向各自的极区，故每一个极区只有原来母细胞染色体的一半。

(4) 末期 I (telophase I)

两组染色体分别到达极区，有些物种在此期会有核膜形成和染色体螺旋解体。而另一些物种，则不形成核膜，染色体也不螺旋解体。但以上两种情况，核仁都不重现。

2) 减数分裂第二次分裂 (减数分裂 II)

减数分裂第二次分裂 (减数分裂 II) 发生在第一次分裂结束后, 细胞没有进行 DNA 复制, 不存在间期或只有极短的间期, 便进入到减数分裂 II。减数分裂 II 也分为前期、中期、后期、末期 4 个时期, 其分裂过程和特征与一般有丝分裂基本相同, 所不同的是后期 II 移向两极的染色体为单倍的染色体组。

减数分裂后形成 4 个子细胞, 在没有分离前, 称为四分体 (tetrad)。子细胞的染色体数只有母细胞的一半, 且由于发生过染色单体片段的交叉, 其所含的遗传物质常有所不同, 为后代的遗传变异奠定了基础。

花粉母细胞减数分裂的胞质分裂有两种类型, 即连续型 (successive type) 和同时型 (simultaneous type)。连续型是在减数分裂第一次分裂末, 随即产生新壁形成二分体, 然后在第二次分裂末, 再在二分体各自的细胞中产生细胞板, 形成四分体。由于第二次的分裂面与第一次的分裂面相垂直, 四分体排列在一个平面上。其壁的发育为离心式, 即胼胝质先在细胞板的中央沉积, 然后向两侧扩展, 直到和母细胞外围的胼胝质壁相接。这种类型在单子叶植物中占多数, 如水稻、小麦、玉米、百合等, 少数双子叶植物如金鱼藻、夹竹桃 (*Nerium indicum* Mill.) 等也属于本类型。同时型是指细胞壁发生在减数分裂的第二次分裂末, 形成四个子细胞核以后, 因细胞壁互不垂直, 故四分体呈四面体。其壁的发育为向心式, 胼胝质从母细胞壁的一侧开始, 逐渐向四分体的中央积累, 同时把四分体中的细胞核彼此隔开。这种类型在双子叶植物中占多数, 如棉花、油菜、烟草、花生、茶等, 但是单子叶的兰科、灯心草科以及莎草科等也属于本类型。

3. 无丝分裂

无丝分裂 (amitosis) 是不出现染色体和纺锤体的细胞分裂形式, 又称直接分裂, 形成两个或多个近于相等或不等的子细胞过程, 它是发现最早的一种细胞分裂方式。无丝分裂可见于根、茎、叶、花、果实和种子生长发育的某个时期或某些部位, 如块根、块茎的发育、居间分生组织的活动等, 在离体培养的愈伤组织中, 更常见到细胞无丝分裂 (图 1-37)。

无丝分裂依其核的形态变化, 可分为横缢、出芽等类型。横缢是指核仁分裂为二, 接着细胞核伸长, 中部横缢, 断裂成为两个细胞核, 在子核间产生新的细胞壁, 最后形成两个子细胞。出芽也是一种无丝分裂, 如酵母等细胞的分裂, 在细胞的一端, 细胞核与细胞质可同时缢缩, 形成一至多个子细胞。无丝分裂过程比有丝分裂过程简单, 不出现染色质体、纺锤体等一系列变化, 消耗能量少, 分裂速度快, 但其遗传物质一般不能平均分配到子细胞, 所以其遗传不稳定。

4. 细胞的自由形成

细胞的自由形成实际上是细胞壁的自由形成, 而细胞核还是有丝分裂或减数分裂形成的。植物细胞的自由形成方式有两种: ①母细胞的细胞质不完全用于子细胞的构成, 如很多藻类游动孢子的形成、子囊菌的子囊孢子和担子菌的担孢子的形成等。在子囊孢子形成过程中, 子囊中先产生 8 个为细胞质所包围的子核, 再逐渐分化形成 8 个内生的子囊孢子。②母细胞先进行多次核分裂, 形成若干位于细胞质中的游离核, 其后在各游离核间同时产生细胞壁, 将细胞质完全分隔开, 形成新的细胞, 如苹果、小麦等许多被子植物的核型胚乳发育 (参见第十章)。松树、苏铁及某些异型孢子的蕨类植物, 也具有这种分裂现象。



图 1-36 减数分裂过程图解 (依翟中和)

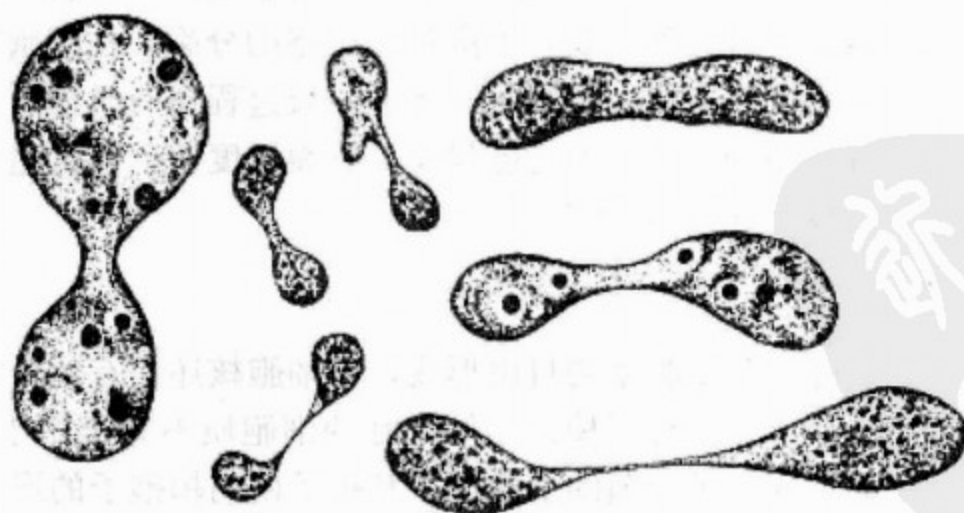


图 1-37 棉花胚乳游离核时期细胞核的无丝分裂 (依胡适宜)

(三) 植物细胞分裂面

除少数像胚乳游离核类型外，植物细胞一般都有细胞壁。细胞壁把植物细胞结合在一起，使得单个细胞在组织中不能移动。因而在分生组织内，细胞分裂的方向，即分裂面的位置对组织的生长和器官的形态建成就显得十分重要。常见的植物细胞分裂有平周分裂、垂周分裂和横向分裂（图 1-38）。平周分裂（periclinal division），即切向分裂或弦向分裂，指细胞分裂方向和新壁与器官表面平行，子细胞的新壁为切向壁。平周分裂的结果增加细胞层次，使器官或组织加厚或增粗。垂周分裂（anticlinal division）又称径向分裂（radial division），指细胞分裂方向和新壁与器官表面垂直，子细胞的新壁为径向壁，分裂的结果使组织或器官的表面积或周径扩大。横向分裂（transverse division）指细胞分裂方向和新壁与器官表面垂直，子细胞的新壁为横向壁，分裂的结果使器官伸长，促使植株长高、叶面扩大和根系扩展。许多实验表明，植物细胞的分裂面，在分裂期前就被决定，主要受核与微管控制。

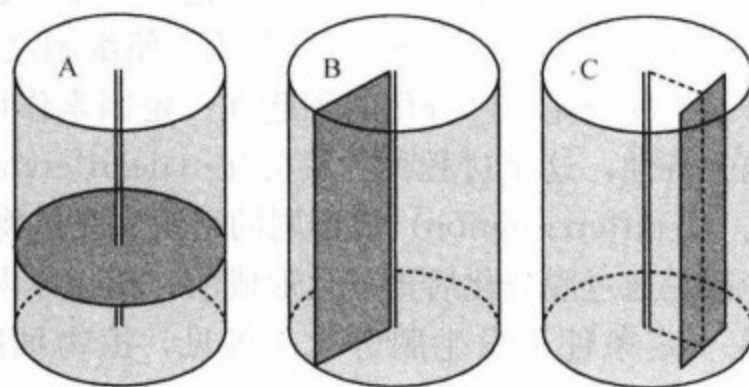


图 1-38 细胞分裂时，新壁产生方向示意图
A. 横向 B. 径向 C. 切向

三、植物细胞的生长与分化

种子植物的生活史，始于雌性、雄性细胞融合形成的单个细胞——合子（zygote），即受精卵。合子经过分裂形成多细胞的胚。种子萌发时，胚形成幼苗。随后，幼苗进一步成长为成年植株。由单细胞的合子到亿万个细胞构成的成年植株，经过了一系列复杂而有规律的细胞分裂、生长、分化和死亡的生理过程，这对保证有机体的整体性、维持有机体协调统一的生理功能和对内外环境变化的适应能力，顺利完成全部生命过程有着重要的意义。

(一) 细胞的生长

细胞通过分裂所产生的子细胞，有的进入下一个细胞周期，再行分裂；有的不再分裂，而朝着生长和分化的方向发展。

细胞进行生长时，活跃地合成大量的新原生质，同时在细胞内也出现许多中间产物和一些废物，从而使细胞的体积不断地增大，重量也相应地增加。在植物体的细胞分裂部位，可以明显地看到，有丝分裂刚产生的子细胞都很小，其体积仅约母细胞体积的一半。但细胞成熟后，其体积可增加几倍、几十倍，甚至更多。例如，在器官内纵向伸长的纤维细胞，可增大几百倍、几千倍。因此，细胞的生长是细胞体积和重量增加的

过程。

不同类型的细胞，其生长和体积的大小，都有一定限度，这主要是受细胞本身遗传因子的控制。但在一定程度上，也受到胞外环境的许多因素的影响。例如，离体培养种子植物的单个细胞，由于脱离了多细胞整体的细胞间的影响，其生长情况和在体内条件下差别甚大。

（二）植物细胞分化和脱分化

多细胞有机体由多种多样的细胞构成，这些细胞都是由受精卵分裂产生的细胞后代增殖而来，不同的细胞具有不同的结构和功能。个体发育过程中，细胞在形态、结构和功能上发生改变的过程称为细胞分化（cell differentiation）。通过细胞分裂和分化，形成形态、结构和功能各异的细胞类型。植物体内细胞的分化过程的实质是基因按一定程序选择性地表达的结果。不同类型的细胞专门活化细胞内某种特定的基因，使其转录形成特定的信使核糖核酸，从而合成特定的酶和蛋白质，使细胞之间出现生理生化的差异，进一步出现形态、结构的分化。已分化的细胞在一定因素作用下可恢复分裂机能，重新具有分生组织细胞的特性，这个过程称为脱分化（dedifferentiation）。脱分化后产生的新细胞可以再分化（redifferentiation）成不同的组织。在植物形态建成过程中，不定根、不定芽和周皮等都是通过脱分化后再分化形成的。植物体内的表皮、皮层、韧皮部和厚角组织等都可在一定条件下发生脱分化。可见，植物细胞具有很大的可塑性（plasticity）。

（三）植物细胞的极性和细胞不等分裂

极性（polarity）是植物细胞生长和发育中的一个基本现象，是指器官、组织、细胞在某个轴向上，存在着结构和生理上的差异。例如，胚轴的上端是胚芽，下端是胚根，二者分别形成地上枝系和地下根系，这是器官分化的极性现象。在植物细胞的生长和分化中，极性也是常见的现象，如合子的细胞质和细胞器的分布就是不均匀的。

细胞不等分裂是一个普遍现象，不均等分裂与细胞的极性有关。在被子植物体内，各种特异细胞分化时，往往通过细胞分裂形成两个大小不等、原生质多少不一、代谢和命运不同的子细胞。如单细胞花粉粒核的不均等分裂（参见第九章），形成一个大的营养细胞和一个小的生殖细胞，前者不再分裂，产生花粉管，而后者再分裂一次，形成两个精细胞。

四、植物细胞的死亡

多细胞生物的个体发育过程中，在细胞分裂、生长和分化的同时，也不断地发生着细胞有选择性的死亡。细胞死亡有两种不同的形式，一种是坏死性死亡（necrosis），它是由于某些外界因素，如物理、化学损伤和生物侵袭造成的非正常死亡；另一种是细胞编程性死亡（programmed cell death），或称细胞凋亡（apoptosis），它是细胞在一定生理或病理条件下，依据自身的程序，主动结束其生命的过程，是正常的生理性死亡，是基因程序性活动的结果。

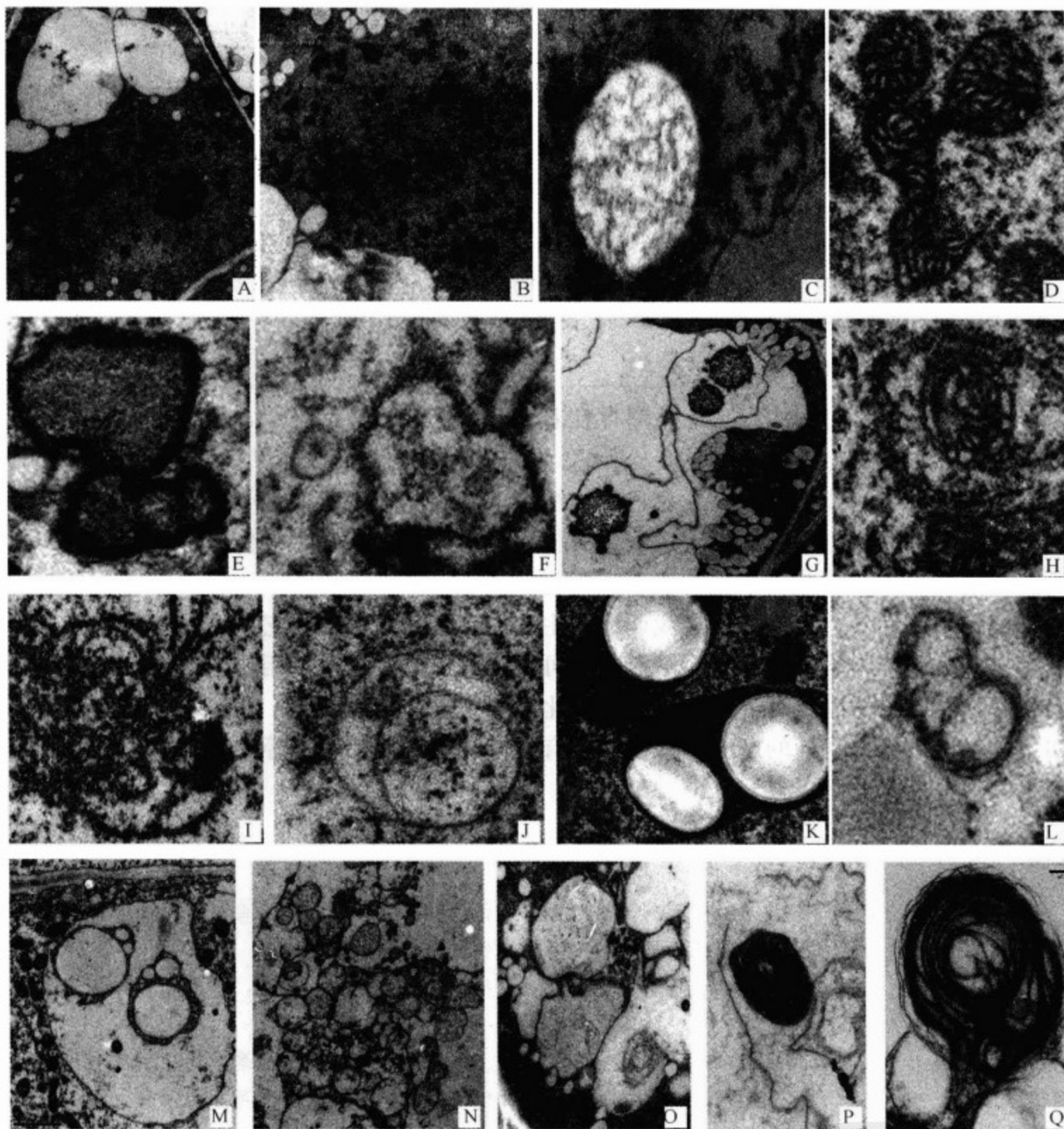


图 1-39 细胞编程性死亡过程 (金银根, 2008)

A. 核仁解体 B. 染色质凝缩 C. 细胞核空泡化 D~G. 线粒体聚集、内膜系统降解、空泡化并被液泡吞噬
H~J. 内质网参与线粒体降解 K~M. 淀粉体的降解 N. 细胞内的空泡化 O~Q. 液泡内多膜体结构形成

植物细胞发生编程性死亡的初期, 诱导产生的核酸内切酶使染色质逐渐降解, 核 DNA 从核小体间降解断裂, 形成大小不同的寡聚核小体片断。凝胶电泳检测呈现 DNA 梯状条带; 染色质固缩, 聚集于核膜边缘, 呈颗粒块状或新月形小体, 核皱缩变形, 继而核裂解成膜围绕的碎片, 细胞质浓缩, 电子密度高; 内质网膨胀成泡状; 线粒体较其他细胞器消失晚。植物细胞周围有细胞壁, 质膜不会向外突起形成小泡, 而细胞内部细胞质和细胞器的自溶作用表现强烈, 吞噬细胞质和细胞器的囊泡与动物的凋亡小体相似。

细胞坏死与细胞编程性死亡有明显不同，它是一个随机的无序的被动过程，属病理性死亡。细胞坏死极少为单个细胞死亡，往往是某一区域内一群细胞或一块组织受损；细胞坏死过程中不出现DNA梯状条带和染色质聚集于核膜边缘等特征。坏死早期出现核固缩，但染色质分布不规则；后期核溶解消失，膜通透性增高，细胞器肿胀，质体、线粒体、溶酶体破裂，细胞内含物外泄。

金银根等人的研究表明：水稻浆片的凋亡过程是其细胞的编程性死亡过程，是一个胞内物质、结构降解和液泡化的过程，且这一过程与5%浓度的CO₂等因素有关。研究表明，浆片细胞的编程性死亡过程主要表现在核内染色质的凝缩、核仁的降解。线粒体被膜鼓胀、内膜解体，线粒体聚集并液泡化。内质网参与线粒体、质体等结构内物质的消化，液泡以吞噬泡的方式将其他各类泡状结构包围并进一步降解其内容物，最终形成仅由多层膜组成的多膜小体结构（凋亡小体），残留和萎缩于细胞之中（图1-39）。

植物生长发育过程中，自始至终存在着细胞编程性死亡的现象，如根系生长发育过程中表皮和根毛细胞的生理性枯萎、死亡，根冠边缘细胞的死亡和脱落，管状分子分化的结果导致细胞的死亡，花药发育过程中绒毡层细胞的降解，大孢子形成过程中多余大孢子细胞的退化死亡，胚胎发育过程中胚柄的消失，种子萌发时糊粉层和淀粉胚乳细胞的退化消失，叶片、花瓣细胞的衰老死亡等。

细胞编程性死亡是有机体自我调节的主动的自然死亡过程，它以一种与有丝分裂相反的方式去调节细胞群体的相对平衡，并可主动地清除有机体不相适应的、已经完成功能而又不需要的以及有潜在危险的或分化产生特殊结构的细胞，它与细胞分裂、生长和分化一样是各具特征的细胞学事件，对有机体的正常发育有同等重要的意义，是长期演化过程中进化的结果。

总结与复习

细胞是生命有机体进化发展的里程碑，是构成生物体的基本结构单元和生命活动的基本单位。组成高等植物体的各个细胞间彼此分工协作，共同完成生物体的各种生命活动。

细胞的发现、细胞学说的建立，各种专用显微镜、显微技术的发明和应用，以及植物细胞全能性的发现，极大地推动了生命科学的研究、发展和应用。

植物细胞大小不一、形状多样，但其结构基本相同。任何一个植物细胞都是由原生质体和细胞壁两部分组成。原生质体是由原生质分化而成的结构。真核植物细胞的原生质体可分为质膜（细胞膜）、细胞质和细胞核三部分；细胞壁是包被在原生质体外的保护结构。

质膜主要由蛋白质和脂类物质组成，呈“暗-明-暗”条带状结构，质膜有重要的生理功能。细胞质是质膜以内、细胞核以外的原生质，分化为胞基质和细胞器。胞基质呈半透明、胶网状、流动态，是细胞器代谢的外环境。

细胞器是细胞内具有特定结构和功能的亚细胞结构。①质体是植物细胞特有的细胞器，包括叶绿体、白色体和有色体。叶绿体是光合作用（光能转化为化学能、生物能，无机物转化为有机物）的场所，由双层被膜、类囊体系统和基质三部分构成。②线粒体是有氧呼吸、有机物分解、化学能转化为生物能的场所。线粒体由双层被膜和基质组成。内膜内突形成嵴，嵴表面有许多球状基粒，基粒与ATP合成酶分布和氧化磷酸化有关；基质内主要进行物质氧化分解。叶绿体、线粒体都含有DNA，具半自主遗传特性。③核糖体是合成蛋白质的细胞器，由大小两个亚基组成。④内质网是由单层膜围成的扁平的囊、槽、池或管形成的、相互沟通的网状系统。内质网主要有粗糙型内质网和光滑型内质网两种，具有制造、包装和运输代谢产物和“分室”的作用。⑤高尔基体是一叠由扁平、平滑、近圆形的单位膜围成的囊组成的扁囊堆，与多糖物质的合成和细胞壁的形成有关。⑥液泡是由具选择通透

性的液泡膜和液胞液组成的细胞器。液泡的功能主要是调节细胞水势和维持细胞的膨压、参与细胞内物质的积累、贮藏与转化。⑦溶酶体是含有多种水解酶，与大分子物质的分解和细胞的程序性死亡有关的细胞器。圆球体是由半个单位膜围成的细胞器，与脂肪的代谢有关。⑧微体包括过氧化物酶体和乙醛酸循环体，与光呼吸和脂类物质代谢有关。⑨细胞骨架是细胞质内的蛋白质纤维网架系统，与胞基质的运动、胞内能量转换和细胞壁发育分化有关。

细胞核是真核细胞遗传与代谢的控制中心。细胞核的大小、形状以及在胞内所处的位置，与细胞的年龄、功能以及生理状况有关，也受一些外界因素的影响。间期的细胞核可分为核被膜、核仁和核质。①核被膜，包被在核的外围，外核膜表面附着大量核糖体。核孔是沟通核质与细胞质的通道。②核仁是间期核中折光率最强的致密球体，是 rRNA 合成、加工和装配核糖体亚基等的重要场所。③核质包括染色质和核基质。染色质是间期细胞核内 DNA、组蛋白、非组蛋白和少量 RNA 组成的线性复合物，是细胞核遗传物质的存在形式。染色质细丝经多级盘绕、折叠、压缩、包装形成染色体。染色体的结构、组型、形态、基因定位、分裂中的分子行为等一直是细胞生物学的研究热点。核基质是核内以非组蛋白成分为主的网络状结构，对 DNA 复制、基因表达、染色体构建等起重要作用。

细胞壁是原生质体生命活动过程中向外分泌的多种物质复合而成的结构，支撑和保护细胞、维持原生质体的膨压，与植物组织的吸收、蒸腾、运输和分泌等生理活动有关。细胞壁结构包括胞间层、初生壁和次生壁三部分。胞间层是新的子细胞形成时产生的、以果胶为主的细胞壁结构。初生壁是细胞生长、增大体积时所形成的壁层，主要成分为纤维素、半纤维素和果胶物质等。次生壁是某些细胞在生理上分化成熟、体积停止增大，或原生质体消亡过程中在初生壁内侧产生的细胞壁结构。构成次生壁的物质以纤维素为主，还有木质素、角质素、矿质等物质。

纹孔是次生壁形成过程中，在初生纹孔场处不完全被次生壁覆盖的区域。纹孔具有复杂的结构。胞间连丝是相邻两个植物细胞间的细胞质细丝，是细胞间物质、信息和能量交流的直接通道。

后含物包括贮藏物质（淀粉、糊粉粒、油和脂肪）、晶体和硅质小体和植物的次生物质等。

细胞周期是指持续分裂的细胞，从结束一次分裂开始，到下一次分裂完成为止所经历的整个过程。一个细胞周期包括细胞的间期和分裂期两部分。

有丝分裂是一种最普遍而常见的细胞分裂方式。分为前期、中期、后期和末期四个时期。前期，核内的染色质凝缩成染色体，核仁解体，核膜破裂以及纺锤体开始形成。中期，纺锤体完全形成，纺锤丝牵引染色体使其排列到赤道面。后期，各个染色体的两条染色单体分开，分别由赤道面移向细胞两极。末期，重新形成两个子核，完成细胞质的分裂。

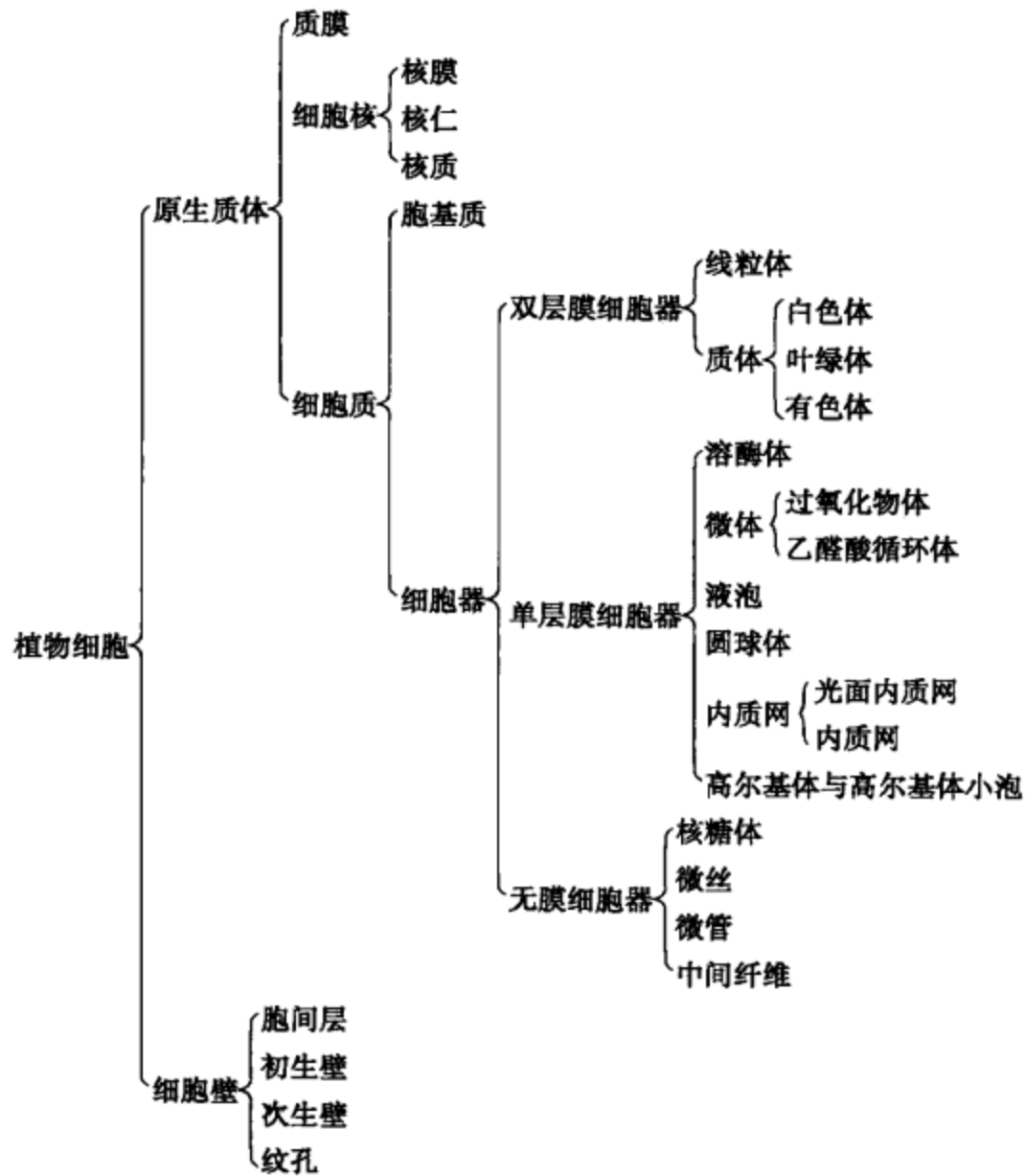
无丝分裂是指不出现染色体和纺锤体的细胞分裂形式，直接分裂形成两个或多个近于相等或差不多相等的子细胞过程。可分为横缢、出芽等类型。

植物细胞的自由形成分裂方式有两种：①母细胞的细胞质不完全用于子细胞的构成。②母细胞先进行多次核分裂，形成若干游离于细胞质中的核，其后在各游离核间同时产生细胞壁，将细胞质完全分隔开，形成新的细胞。

减数分裂是与生殖细胞或配子形成有关的一种特殊的细胞有丝分裂方式。

细胞的生长是细胞体积和重量增加的过程。细胞在形态、结构和功能上发生改变的过程称为细胞分化。

细胞死亡有坏死性死亡和细胞编程性死亡两种不同形式。前者是由于物理、化学损伤和生物侵袭等外界因素造成的非正常死亡，后者是细胞在一定生理或病理条件下的自主性死亡，是正常的生理性死亡。



练习与思考

1. 植物细胞由哪两部分组成？它们在细胞生活中各有什么作用？
2. 试区别细胞质、原生质、原生质体。
3. 光镜下所能观察到的植物细胞器的形态构造如何？各有什么功能？
4. 细胞质中各类细胞器的形态结构如何？各有什么功能？
5. 植物细胞中有哪些质体？各有些什么特征？它们之间的关系如何？
6. 细胞核的形态构造及其机能如何？
7. 植物细胞的初生壁和次生壁有什么区别？在各种细胞中它们是否都存在？
8. 如何区别真核植物细胞与原核植物细胞？
9. 细胞壁是怎样产生的？它分哪几层？各由什么物质组成？
10. 植物细胞后含物中包含哪些物质？各有什么特点？
11. 何谓细胞周期？细胞周期中各个阶段的主要活动有哪些？
12. 植物细胞的分裂方式有几种类型？有丝分裂和减数分裂的主要区别是什么？它们各有什么重要意义？

第二章 植物组织与组织系统

第一节 植物组织

一、植物组织的形成与特性

(一) 植物组织的形成

植物组织 (plant tissue) 是由形态结构相似、功能相同的一种或数种类型的细胞组成的结构和功能单位,也是组成植物器官的基本结构单位。单细胞植物如衣藻等,多细胞群体型植物如团藻、水绵等,它们的每一个细胞都能独立地完成全部生理功能,因此这类植物体没有真正意义上的组织分化。

植物组织的出现是植物进化层次更高的标志。在植物的系统发育过程中,多细胞植物的出现为组织的发生提供了基础。在多细胞群体型植物向多细胞有机体进化的过程中,群体型个体的细胞间由于所处的位置不同,受到环境的影响也不同。处于不同位置的细胞群间便出现了相异的形态特征和生理代谢活性与类型的分化。胞间连丝的发生形成,使得相邻细胞间能够随时进行物质、信息和能量的交换,加强了彼此间的联系。处于相同位置或同类群的细胞间更加趋于相似或具有同一性。而处于不同位置或不同类群间的细胞也因此而逐渐变得彼此不同。这样的变化被逐代保留并遗传下来,成为一种稳定的特性。于是,处于相似或相同位置、有着相似或相同的形态结构和生理功能的细胞群便成了原初类型的组织的共同特征。

因此,组织是植物在长期适应环境的过程中产生的,其发展和完善也是在适应环境的过程中实现的。植物的进化程度越高,其体内细胞(群)间的分工越细,植物体的结构越复杂,适应性越强。被子植物是现存植物中高度发达和进化的植物类群,具有最完善的组织分工,在形态结构和生理功能上表现出高度的统一,适应环境的能力也最强。

在个体发育中,组织的形成是植物体内细胞分裂、生长、分化的结果。组织的形成过程开始于胚胎阶段、直至植株成熟的整个过程。植物体中包含多种组织,它们各有其来源和分工,并有机地组合,协同完成植物的生命活动。

(二) 植物组织的属性

对于形态结构简单、没有器官分化的低等植物而言,组织是其进化发展历程中的最高形式;对于形态结构复杂、具有器官分化的高等植物而言,组织是构成复杂有机体的一种结构层次或结构单位。它是处于细胞和器官之间的具有相对独立性的结构层次。组织以细胞为基本结构单位,同时又是构成器官的基本结构单位。高等的多细胞植物,尤其是种子植物,都是由多种类型的组织构成的。每一类组织的细胞在空间上紧密排列在一起,形态、结构相似,共同完成相同的生理功能。

在高等多细胞植物体内,几种不同的组织有机配合、紧密联系,形成不同的器官

(organ), 不同的器官之间互相配合, 更有效地完成有机体的整个生命活动过程。因此, 由细胞构成组织, 由组织构成器官, 再构成的植物体是一个有机整体。

对多细胞植物体而言, 细胞、组织或器官都有其相对的独立性和全息性, 在一定的条件下, 一个生活细胞、组织或器官的相对独立的组成部分都可发育成完整植株。组织与组织之间在一定程度上可相互转化。

植物组织中, 细胞的形态结构与它们的生理功能是相适应的。例如, 叶肉细胞含有许多叶绿体, 执行光合作用、制造有机物质; 茎干具有发达的管状系统, 输导水分和营养物质; 根系的根尖部分表皮细胞外壁凸出, 形成毛状结构, 扩大了根的表面, 能够更多地接触土壤, 从中吸收水分和溶于水的无机盐养分。这些都说明植物组织的形态、结构和功能是高度统一的。

二、植物组织的类型与特征

根据组织的发育程度、形态结构及其生理功能的不同, 通常将植物组织分为分生组织和成熟组织两大类。分生组织具有产生新细胞的特性, 是产生和分化其他组织的基础。成熟组织由分生组织产生的细胞经生长、分化而形成。

(一) 分生组织

在植物的胚胎发育早期, 所有胚细胞均进行分裂。但当胚进一步生长发育时, 细胞

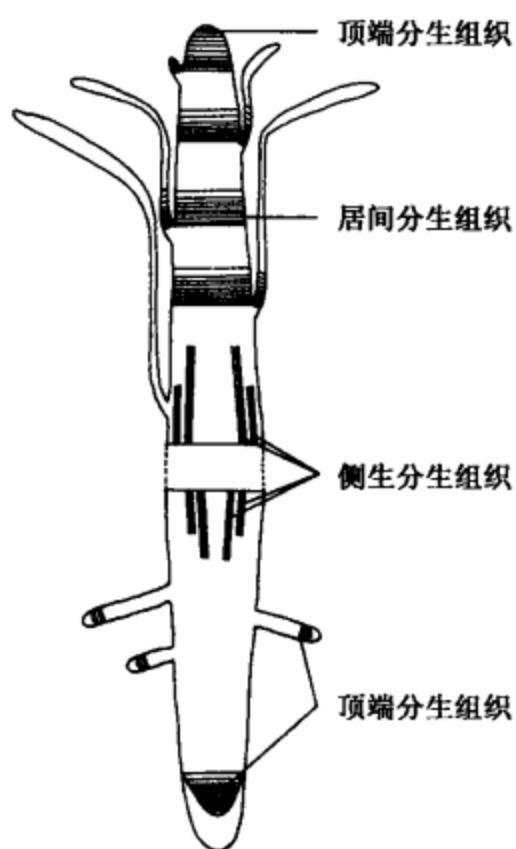


图 2-1 分生组织的分布模式图

分裂逐渐局限于植物体的特定部分。在成熟植物体中, 这些特定部分极少分化, 但仍保持胚性特点, 并继续进行分裂活动, 它们被称为分生组织 (meristem) (图 2-1)。

分生组织是一类可连续性或周期性分裂产生新细胞的组织。分生组织的细胞经过分裂、生长、分化而形成其他各类组织, 直接关系到植物的生长和发育。

分生组织的细胞排列紧密、一般无明显的细胞间隙; 细胞壁薄, 主要由果胶和纤维素构成; 细胞核相对较大, 细胞质浓、细胞器丰富, 且一般没有液泡和质体的分化。

根据分生组织在植物体中的存在位置, 将其分为顶端分生组织、侧生分生组织和居间分生组织 (图 2-1)。

1. 顶端分生组织

顶端分生组织 (apical meristem) 位于根和茎顶端的分生区部位 (图 2-2, 图 2-3), 其细胞小、排列紧密、近于方形, 能较长期地保持旺盛的分裂能力。顶端分生组织分裂产生的细胞, 一部分继续保持分裂能力, 一部分逐渐分化、形成各种有关的成熟组织。顶端分生组织是根、茎、腋芽和幼叶生长的基础。当有花植物发育到一定阶段, 茎的顶端分生组织可转化为产生花或花序的分生组织。

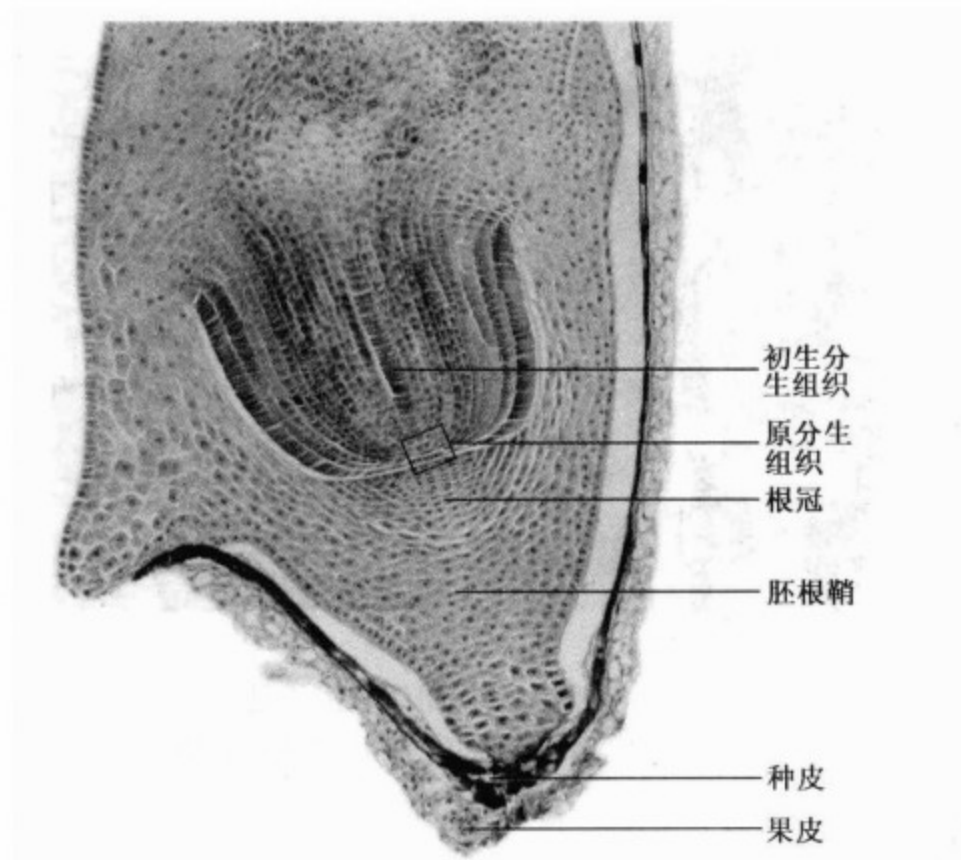


图 2-2 小麦胚根纵切，示原分生组织

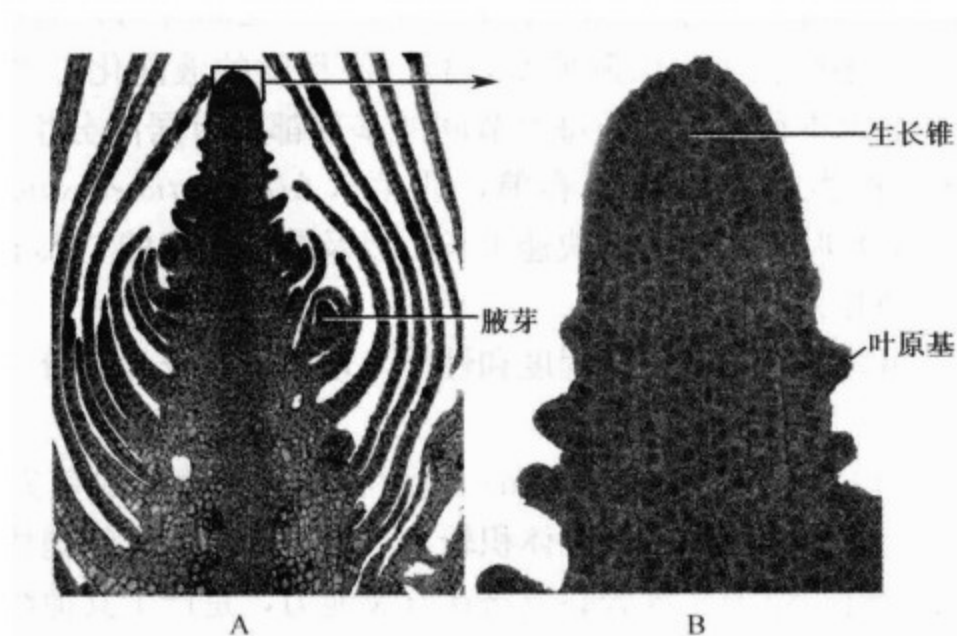


图 2-3 黑藻芽纵切，示顶端分生组织

2. 侧生分生组织

侧生分生组织 (lateral meristem) 包括维管形成层和木栓形成层，它们是一类分布于植物体内、平行于所在器官的边缘，且与所在器官的增粗有关的次生分生组织 (图 2-4)。除维管形成层中有部分近于等径的细胞外，均为长轴形细胞所组成。它们的原生质体内具有不同程度的液泡化。

在多年生植物体内，维管形成层可逐年活动，产生新的细胞，位于维管形成层外侧的细胞分化为次生韧皮部，位于其内侧的细胞则分化为次生木质部；木栓形成层的分裂活动，向外形成木栓层，向内形成栓内层，覆盖于老根和老茎的外周。在裸子植物和多数双子叶植物中，侧生分生组织活动的结果，使得根和茎得以增粗。

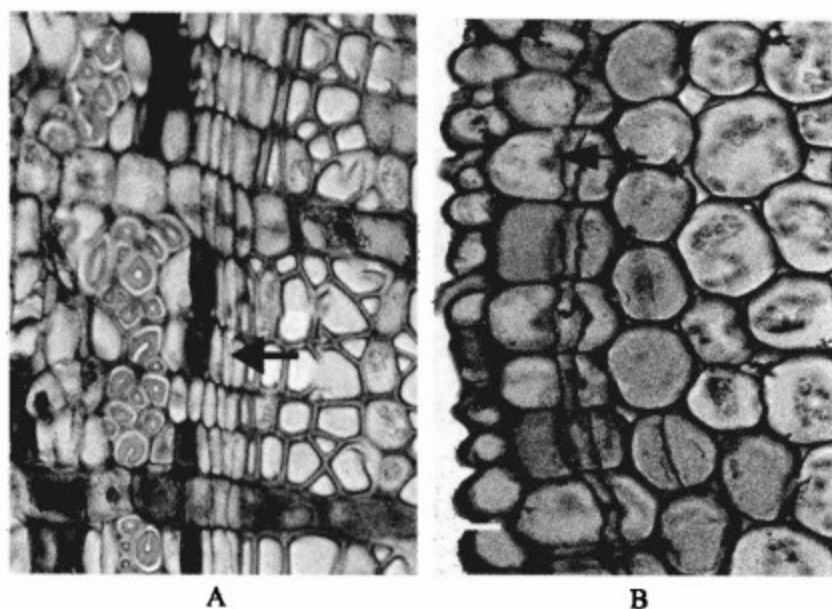


图 2-4 侧生分生组织 (箭头处)

A. 胡桃茎维管形成层 B. 三叶草茎木栓形成层

3. 居间分生组织

居间分生组织 (intercalary meristem) 位于茎、叶、子房柄、花梗、花序轴等器官节段的基部或其成熟组织之间, 其细胞的分裂仅局限于一定的时间和空间, 便转为成熟组织。居间分生组织的细胞核大, 细胞质浓, 有一定程度的液泡化, 主要进行横向分裂, 使器官纵向伸长。禾本科植物茎的每个节间的基部都具有居间分生组织, 如水稻、小麦等拔节、抽穗, 竹类植物的雨后春笋, 韭菜 (*Allium tuberosum* Rottler)、葱 (*Allium fistulosum* L.) 叶子刈割后的快速生长, 以及花生子房的“入土结实”等, 都与居间分生组织的活动有关。

此外, 根据分生组织的来源、发育程度和性质, 还可将其分为原分生组织、初生分生组织和次生分生组织。

原分生组织 原分生组织 (promeristem) 包括胚和成熟植株的茎尖或根尖的分生组织先端的原始细胞。原分生组织的细胞体积较小、近于正方体、细胞核相对较大、细胞质浓、细胞器丰富, 有很强的持续分裂或潜在分裂能力, 是产生其他组织的最初来源 (图 2-2, 图 2-3)。

初生分生组织 初生分生组织 (primary meristem) 位于根端、茎端的原分生组织的后方或节间的基部, 是原分生组织细胞分裂后经有限生长或衍生或保留的组织。初生分生组织的细胞分裂能力仍较强, 部分细胞初步分化为原表皮、基本分生组织和原形成层。原表皮 (protoderm) 位于最外周, 主要进行径向分裂; 基本分生组织 (ground meristem) 位于原表皮之内, 所占比例最大, 可进行各个方向的分裂, 以增加分生组织的体积; 原形成层 (procambium) 位于基本分生组织中的特定部位, 其细胞扁而长, 是分化产生维管组织的基础 (图 2-2)。

次生分生组织 次生分生组织 (secondary meristem) 多位于较老的根、茎等器官的内侧, 是由某些成熟组织经脱分化、重新恢复分裂能力而来的组织。次生分生组织的细胞扁长或短轴型的扁多角形, 细胞呈不同程度的液泡化。次生分生组织包括木栓形成层 (phellogen) 和维管形成层 (vascular meristem) (尤其是束间形成层), 主要分布于

根茎器官的内侧，并与其长轴相平行，与根茎的逐年增粗直接相关（图 2-4）。

从组织发生的来源和性质分析，顶端分生组织包括原分生组织和初生分生组织。居间分生组织是由茎尖顶端分生组织衍生而遗留在某些器官局部区域的分生组织，属于初生分生组织。侧生分生组织的细胞是在初生分生组织分裂的细胞经生长、分化、成熟的基础上，由成熟组织经脱分化、恢复分裂而来。因此，侧生分生组织属于次生分生组织。

新近的研究表明，分生组织的活性是多个基因相互作用的结果，如 STM (shoot meristemless) 等是决定拟南芥苗顶端分生组织特征的关键基因。

（二）成熟组织

成熟组织 (mature tissue) 是由分生组织细胞分裂所产生的细胞经过生长和分化而来的组织。成熟组织在其形态、结构和生理功能上已经稳定，一般不表现分裂活性，因而有永久组织 (permanent tissue) 之称。某些成熟组织在一定条件下，通过脱分化可转变为次生分生组织。

成熟组织是植物生长和成熟的基础，是形态、结构和生理功能各不相同的组织，也是植物体内分布最广、占比例最大的组织。根据成熟组织的细胞来源、在植物体内所处的位置和承担的生理功能，一般将其分为保护组织、基本组织、机械组织、输导组织和分泌结构等五类。

1. 保护组织

保护组织 (protective tissue) 是存在于植物体的表面，由一层或数层细胞构成，具有防止水分过度蒸腾，抵抗外界风雨和病虫害侵入等作用的一种组织。根据保护组织的来源、形态结构及其功能的强弱，可将其分为初生保护组织——表皮、次生保护组织——木栓层。

1) 表皮

表皮 (epidermis) 分布于幼嫩的根、茎、叶、花、果实和种子的表面，通常是一层由初生分生组织的原表皮分化而来的生活细胞（夹竹桃等植物叶的上表皮，具有多层生活细胞所组成的复表皮），是保护植株免于风、雨、病原微生物和虫害等伤害的初生保护组织。表皮以表皮细胞为主，另有保卫细胞、副卫细胞及表皮毛、腺毛等外生物。有些植物的表皮中还有特化的异细胞。表皮的形态特征是植物种类识别和鉴定的依据之一。

表皮细胞 表皮细胞呈各种形状的扁平体（叶）或长方体（根茎），其横切面为矩形。表皮细胞排列紧密，无细胞间隙，彼此常呈波状或不规则紧密嵌合（图 2-5）。

表皮细胞中含有大液泡，一般不具叶绿体（阴生或湿生植物除外），或有白色体，或有花青素（如花瓣）。表皮细胞的外壁常角质化而形成角质膜，有时角质膜的外面还覆盖着蜡质，如甘蔗、高粱 (*Sorghum vulgare* Pers.) 的茎秆外表以及葡萄、李 (*Prunus salicina* Lindl.) 的果实表面，均有白霜状蜡被。电镜下观察角质膜可明显地再分为角质层和角质层。角质层 (cutinized layer) 位于内方，紧接表皮细胞外壁，由角质、纤维素和果胶质构成。角质层 (cutin layer) 位于外方，

由角质和蜡质混合组成。角质膜和蜡被可减少水分蒸腾、过滤紫外线、阻挡病菌侵害，减少某些溶液渗入表皮。禾本科植物的表皮细胞硅质化程度高，使器官表面粗糙、坚实。因此，研究植物的表皮特性对选育抗病品种或提高根外施肥和施药效率等很有意义。有时植物种类的鉴定，也要参考表皮角质膜和蜡被的形态纹饰。

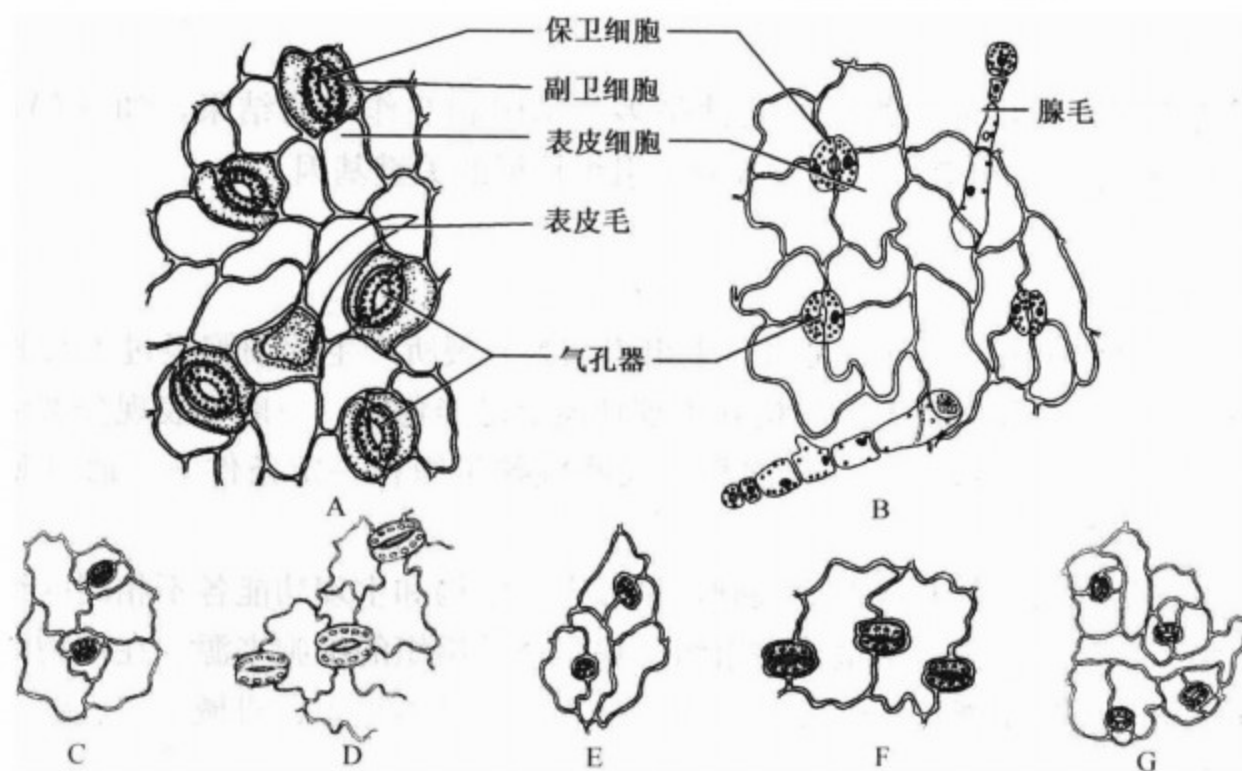


图 2-5 叶的下表皮与气孔器类型 (金银根绘)

平行型: A. 甘薯 C. 小旋花 无规则型: B. 烟草 D. 石腊红 横列型:
E. 薄荷 F. 石竹 不等型: G. 青菜

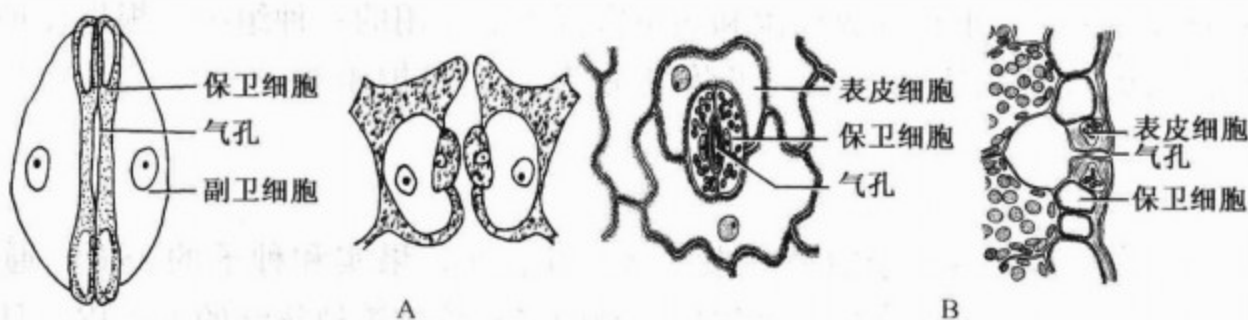


图 2-6 禾本科植物和双子叶植物植物的气孔器表面观与及其横切

气孔器 气孔器是表皮结构的重要组成部分，主要分布于叶片和幼茎的表面，是植株与外界进行气体交换的通道，与光合作用、蒸腾作用密切相关。通常把保卫细胞之间形成的凸透镜状的小孔称为气孔，而将保卫细胞和在形态上有分化的细胞（叫副卫细胞，与保卫细胞紧邻）所组成的结构称为气孔器。

不同植物的叶、同一植物不同的叶、同一片叶的不同部位（包括上、下表皮）的气孔器分布特征不同。浮水植物只有上表皮分布着气孔器，陆生植物叶片的上、下表皮都可能分布，一般阳生植物叶下表皮多于上表皮。副卫细胞位于保卫细胞的外侧或周围，在发育上和机能上与保卫细胞有密切关系，它们的数目、分布位置与气孔器的类型有关。

被子植物的气孔器有多种类型，按保卫细胞外围细胞的形态与排列的规律可将其分为无规则型：保卫细胞周围无特殊形态分化的副卫细胞，如毛茛 (*Ranunculus japonicus* Thunb.)、棉花、西瓜等；横列型：一对副卫细胞共同与保卫细胞的长轴成直角分布，如康乃馨 (*Dianthus caryophyllus* L.) 等；平列型：在保卫细胞的外侧面有几个副卫细胞与其长轴平行分布，如菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.)、甘薯等；不等型：保卫细胞周围有三个副卫细胞围绕，两大一小，如景天、甘蓝 (*Brassica oleracea* L.)。不同植物保卫细胞的形态有差异 (图 2-5, 图 2-6)。大多数植物的保卫细胞呈肾形，近气孔间隙的壁厚，与表皮细胞或副卫细胞相接的部分比较薄。稻、麦等植物的保卫细胞呈哑铃形，中间部分的壁厚，两头的壁薄，其两个副卫细胞呈菱形，有人将其称为哑铃型气孔器 (图 2-6A)。

保卫细胞中含有叶绿体和丰富的细胞质，气孔的开关与保卫细胞水势的变化有关。实验证明，保卫细胞的水势变化是由 K^+ 及苹果酸等渗透调节物质进出保卫细胞引起的。此外，光照强度、环境温度和 CO_2 浓度对气孔的开关都有一定影响。

外生物 表皮外生物通常有表皮毛和外分泌结构等，其形状、类型和功能多种多样，对植株有良好的保护作用 (图 2-7)。

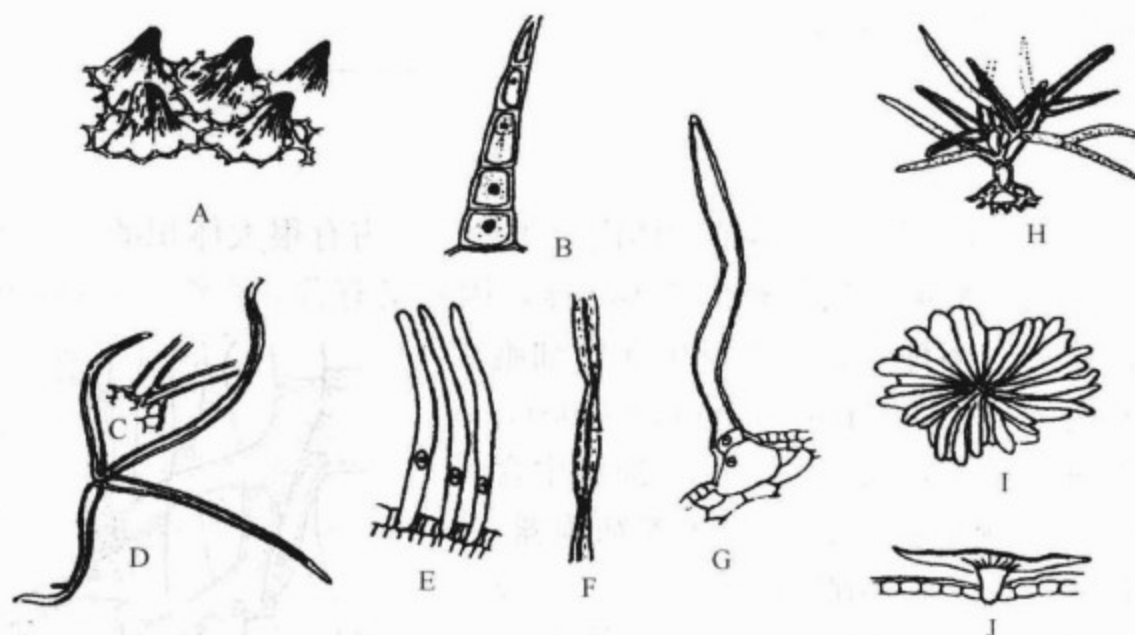


图 2-7 表皮毛状物

A. 三色堇花瓣上的表皮毛 B. 南瓜的多细胞表皮毛 C、D. 棉叶上的簇生毛 E、F. 棉属种子上的表皮毛 (E. 幼期, F. 成熟期) G. 大豆叶上的表皮毛 H. 薰衣草属叶上的分枝毛 I. 橄榄的盾状毛 (顶面观) J. 橄榄的盾状毛 (侧面观)

表皮毛是表皮细胞延伸或经分裂而成的单细胞或多细胞毛状附属物，常分布于幼茎、叶或芽鳞上。表皮毛一般为长筒形，也有的形成不同式样的分枝。棉种皮上的表皮毛细而长，习惯上称为“纤维”，在纺织工业上具有重要的经济价值。表皮毛或针状、或扁平、或伞状、或盾状、或为鳞片，具有保护作用，既可防止生物侵害，又能减少强光的伤害和控制蒸腾。有些植物的表皮上有具分泌作用的腺毛，可分泌黏液、树脂或其他液体物质。根的表皮细胞向外突出形成根毛，由于根毛在结构和功能上的特殊，常将其归属于具有吸收作用的基本组织。

2) 木栓层

木栓层 (phellem) 存在于裸子植物、双子叶植物的老根、老茎以及变态的块根、

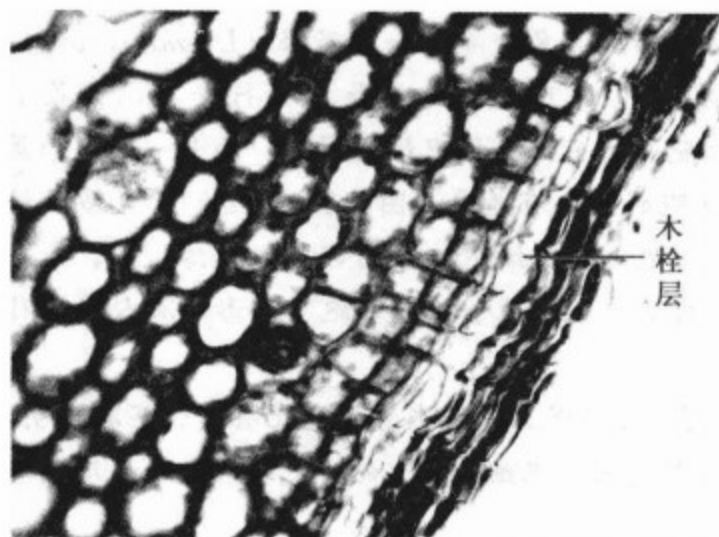


图 2-8 椴树茎部分横切示木栓层

块茎的外表, 是在器官增粗过程中由木栓形成层的活动产生的次生保护组织。木栓层细胞径向扁平, 排列紧密, 无胞间隙, 细胞壁较厚并高度栓化, 原生质体解体, 细胞腔中常存在树脂和单宁。因此, 木栓层具有不透水、绝缘、隔热、耐腐蚀、质轻等特性, 其抗御逆境的能力强于表皮 (图 2-8)。木栓层用途广泛, 栓皮栎 (*Quercus suber* L.)、栓皮桉 (*Quercus variabilis* Blume) 和黄桢 (*Phellodendron amurense* Rupr.) 是商用木栓的主要原料。

木栓层是由木栓形成层向外分裂的细胞发育分化而来的。木栓层向内分裂产生栓内层 (phel-loderm), 栓内层的细胞壁较薄, 茎的栓内层细胞中常含叶绿体。木栓层、木栓形成层和栓内层三者组成的结构称为周皮 (periderm) (图 2-8)。

2. 基本组织

基本组织 (ground tissue) 是植物体内分布最广、占有很大体积的一类组织。它们担负着吸收、同化、贮藏、通气和传递等功能, 因此又有营养组织 (vegetative tissue) 之称。基本组织虽有多种形态, 但皆由薄壁细胞所组成, 也称为薄壁组织 (parenchyma tissue)。

基本组织细胞壁薄, 仅有初生壁。细胞中含有质体、线粒体、内质网、高尔基体等细胞器, 液泡较大, 排列疏松, 胞间隙明显。基本组织分化程度较浅, 具有潜在的分裂能力, 在一定条件下可经脱分化转变为分生组织。了解基本组织的这些特性, 对于扦插、嫁接以及组织培养等工作均有实际意义。

根据基本组织的结构和生理功能的不同, 可将其分为吸收组织、同化组织、贮藏组织、通气组织和传递细胞五类。

1) 吸收组织

吸收组织 (absorptive tissue) 位于根尖稍后方的根毛区的表皮层上, 其细胞壁薄且外壁向外突出形成毛状结构——根毛, 是一类从外界吸收水分和溶于水的无机养分的组织 (图 2-9)。

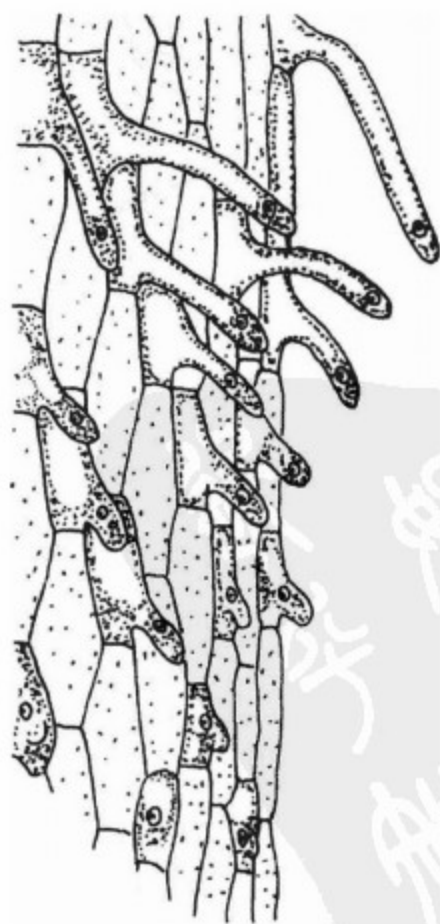


图 2-9 吸收组织——根毛

2) 同化组织

同化组织 (assimilating tissue) 位于植株的绿色部位, 尤其是叶肉中, 是利用水和 CO_2 进行光合作用制造有机物质 (同化产物) 的组织。同化组织的细胞中含有大量的叶绿体, 液泡化程度较高, 具有发达的胞间隙 (详见第六章)。

3) 贮藏组织

贮藏组织 (storage tissue) 是贮藏淀粉、蛋白质、脂肪以及某些特殊物质 (如单宁等) 次生代谢物质的组织。主要分布于块根、块茎、果实、种子, 以及根茎的某些结构中, 如甘薯的块根、马铃薯的块茎的薄壁细胞贮藏淀粉粒, 蓖麻种子的胚乳细胞贮藏的糊粉粒, 花生子叶和梨果肉细胞贮藏的油滴等 (图 1-30, 图 1-31, 图 2-10)。

贮藏组织有时可特化为储水组织, 旱生多汁植物如仙人掌、马齿苋 (*Portulaca oleracea* L.) 以及盐生肉质植物如猪毛菜 (*Salsola collina* Pall.) 等, 它们的茎叶中存在一些无叶绿体而充满水分的薄壁细胞, 形成了储水组织, 使植物在干旱或盐碱条件下能正常生长。

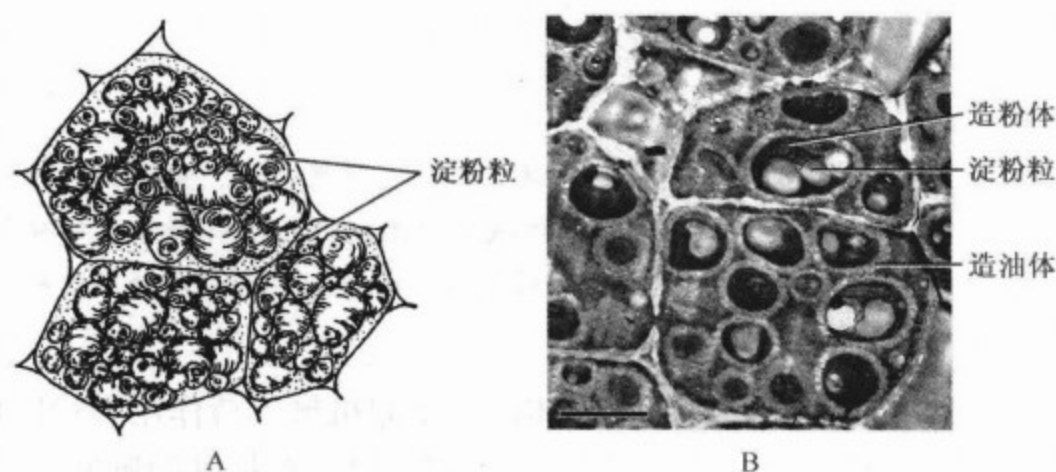


图 2-10 贮藏组织

A. 马铃薯块茎细胞中的淀粉粒 B. 银杏胚乳细胞中的油滴

4) 通气组织

通气组织 (ventilating tissue) 是水生植物和湿生植物中的一种能贮存和输导气体的薄壁组织 (见第七章)。在这些植物的根茎叶结构的发育过程中, 部分细胞程序性死亡, 形成相互贯通的气道、气腔, 贮藏着大量的空气, 有利于光合作用、呼吸作用过程中气体的交换, 同时也可以有效地抵抗水生环境中所受到的机械应力。植物的通气组织发达与否常因物种、生存条件、发育程度和分布部位而不同。

5) 传递细胞

传递细胞 (transfer cell) 是一类细胞壁显著向内生长、胞间连丝发达、短途运输物质能力强的薄壁细胞 (图 2-11)。植物体中的传递细胞分布广泛, 常见于物质短途运输发达的部位, 如叶表皮腺细胞、木质部或韧皮部薄壁细胞、维管束鞘、花药绒毡层、珠被、胚囊中的助细胞、反足细胞及子叶表皮细胞、胚乳细胞等。

传递细胞最显著的特征是由非木质化的次生壁向内生长，突入细胞腔内，形成许多不规则的突起，突起常为乳突状、指状、丝状或分枝状，曲折多褶。传递细胞的质膜紧贴这种内突生长物，形成“壁膜器”（the wall-membrane apparatus）结构，极大地增加了细胞质膜的表面积，有利于细胞对物质的吸收与传递。

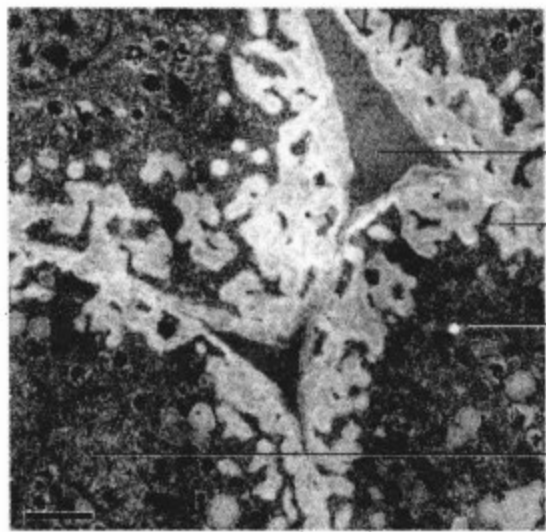


图 2-11 传递细胞

传递细胞都极有利于物质的吸收与转运。

传递细胞的细胞核大，细胞质浓，线粒体、内质网、高尔基体、核糖体等细胞器丰富；壁膜器形成时，质膜上有强烈的腺苷三磷酸酶活性反应。关于传递细胞的生理功能，已有的研究表明，小叶脉中传递细胞是叶肉和输导组织之间物质运输的桥梁。腺体传递细胞的功能介于吐水器和蜜腺之间。在食虫植物中，则有助于酶的释放。维管束中木质部的传递细胞能从导管内上升的汁液中，有选择地吸收含氮物质，并把它运往韧皮部细胞。而韧皮部传递细胞可将韧皮部周围的光合产物加速运入筛管。在生殖器官中，如绒毡层细胞、助细胞以及种子萌发过程中的子叶等形成的传递细胞都极有利于物质的吸收与转运。

3. 机械组织

植物体有一定硬度，树干能挺立，树叶能平展，能经受暴风、雨、雪及其他外力的侵袭，都与机械组织的存在有关。在植物的幼嫩器官中，机械组织不发达或无机械组织的分化，植物体依靠细胞的膨压维持直立伸展状态。随着植物器官的生长、成熟，才逐渐地分化出机械组织。植株越高大、粗壮，所需支持力越大，机械组织越发达。

机械组织（mechanical tissue）在植物体内主要起机械支持作用和稳固作用。

机械组织细胞的特点是其细胞壁均匀或不均匀加厚。根据其细胞的形态、细胞壁加厚程度与加厚方式，可将其分为厚角组织和厚壁组织。

1) 厚角组织

厚角组织（collenchyma tissue）的细胞仅在其角隅处或相毗邻的细胞间的初生壁显著增厚（图 2-12A）。厚角组织主要出现在双子叶植物的幼茎、花梗、叶柄以及粗壮的叶脉等的薄壁组织外围，组成厚角组织的细胞是活细胞，常含叶绿体，有一定的分裂潜能。其细胞壁的局部增厚是伴随着器官的发育而增厚的。因此，厚角组织既有一定的坚韧性，又具有可塑性和延伸性。厚角组织的细胞较长，两端呈方形、斜形或尖形，彼此重叠连接成束，在横切面上其细胞腔接近于圆形或椭圆形。

许多草本双子叶植物矮小的茎和攀缘茎中，厚角组织起主要的支持作用。芹菜（*Apium graveolens* L. var. *dulce* DC.）、南瓜 [*Cucurbita moschata* (Duch.) Poiret] 茎和叶柄中的厚角组织常纵行集中在器官的边缘，使器官外凸出现棱角，加强了支持作用。一般植物的根中很少存在厚角组织，但当根暴露于空气中时，厚角组织则常可发生。

2) 厚壁组织

厚壁组织（sclerenchyma tissue）的细胞壁全面次生增厚、常木质化，细胞腔狭小，

细胞成熟时一般没有原生质体。根据其形状不同又可分为纤维和石细胞（图 2-12B）。

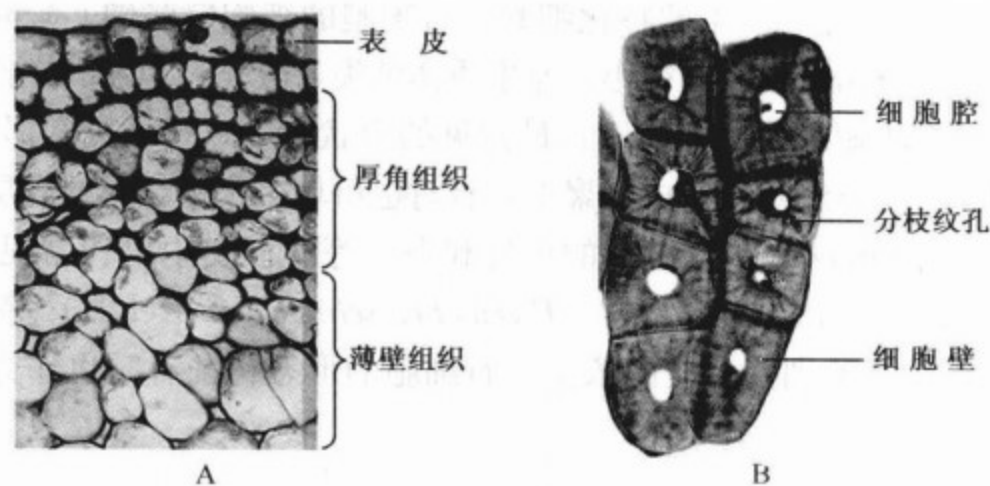


图 2-12 机械组织

A. 向日葵茎的厚角组织 B. 梨果肉中的石细胞

纤维 纤维 (fiber) 细胞狭长，两端尖细，其细胞壁极厚、木质化或少木质化，细胞腔极小，一般没有原生质体。细胞壁上有少数小的斜缝隙状纹孔。纤维细胞互相以尖端穿插连接，多成束、成片分布于植物体中，形成植物体内主要的支持结构。根据纤维存在的部位，可将纤维分为韧皮纤维 (phloem fiber) 和木纤维 (xylem fiber)，或初生纤维和次生纤维。韧皮纤维主要存在于韧皮部，细胞长、壁厚，其组成主要为纤维素，柔韧性强，可做优质纺织原料；木纤维存在于木质部，细胞短小、壁厚、常木质化，硬度大而韧性差，可做填充料。初生纤维主要指分布于初生韧皮部的纤维，是优质的纺织原料，次生纤维是指分布于次生韧皮部和次生木质部中的纤维，可作为一般工业用纤维。

韧皮纤维通常指发生于被子植物韧皮部中的纤维，但有时也将木质部以外的（包括皮层、维管束鞘部分）纤维概括地称为韧皮纤维。韧皮纤维为两端尖削的长纺锤形的死细胞，细胞壁极厚，细胞腔呈狭长的缝隙。纤维的横切面呈多角形、长卵形、圆形等。细胞壁常存在同心纹层，有纹孔道从细胞腔四周放射排列。这些纹孔在纤维的纵壁上则呈现细缝状小孔结构。韧皮纤维细胞的长度因植物种类而不同，但比其他纤维细胞长，一般为 1~2mm。麻类作物韧皮纤维更长，如亚麻 (*Linum usitatissimum* L.) 韧皮纤维长约 40mm，大麻 (*Cannabis sativa* L.) 韧皮纤维为 10~100mm，苧麻则长达 200mm，最长的可达 550mm。韧皮纤维的次生细胞壁极厚，而且主要由纤维素组成，故坚韧而有弹性，在植物体中能抗折断，可弯曲，有很强的支持作用。商业上将韧皮纤维叫做软纤维，其工艺价值决定于细胞的长度与细胞壁含纤维素的程度。苧麻纤维细胞长，细胞壁物质主要是纤维素，是优质的纺织原料。黄麻 (*Corchorus capsularis* L.) 纤维细胞短，细胞壁木质化程度高，弹性相应降低，仅宜制作麻绳或编制麻袋等。此外，有些植物如桑树 (*Morus alba* L.)、构树 [*Broussonetia papyrifera* (L.) Vent.]、朴树 (*Celtis sinensis* Pers.) 的茎皮中也含有较发达的韧皮纤维，可制造高级特用纸张或人造棉。

木纤维存在于被子植物的木质部中，是木质部的主要组成部分。木纤维也是长纺锤形细胞，但较韧皮纤维为短，通常约 1mm。细胞壁增厚的情况和细胞的长度随植物而异，也和生长期有关。栓皮栎、板栗的木纤维细胞壁很厚，杨属 (*Populus* L.)、柳属 (*Salix* L.) 植物的木纤维细胞壁较薄；春季形成的木纤维壁较秋季形成的薄。这些特征在木材鉴定上有参考价值。木纤维壁厚，且木质化程度高，细胞腔小，因而木纤维硬度大，抗压力强，可增强树干的支持性和坚实性。但木纤维失去弹性，易折断，故不宜直接用作纺织原料。木纤维是重要的造纸原料，可供制造人造丝浆之用，如杨树、白桦等阔叶树木材中便含优质的木纤维，经济价值甚高。

石细胞 石细胞 (stone cell) 一般是由薄壁细胞经过细胞壁的强烈增厚并高度木质化 (有时也可栓质化或角质化) 而来的特化细胞。石细胞的细胞壁坚硬、呈同心层次, 分枝纹孔从细胞腔放射状分出, 细胞腔很小, 原生质体消失, 故具有很强的支持作用。石细胞形状多种多样, 或近于短径、或不规则, 最常见的形状为等直径、椭圆形、球形、长形、分枝状或不规则形状。石细胞通常成群聚生, 有时也可单生于植物茎的皮层、韧皮部、髓内, 桃、杏 (*Prunus armeniaca* L.) 等的果皮和蚕豆等的种皮中也较常见。茶 (*Camellia sinensis* O. Ktze.) 等的叶肉、梨 (*Pyrus bretschneideri* Rehd.) 等的果肉中分布的石细胞形态、数量是鉴别其品质的依据。石细胞的形态特征有时也作为区分物种的参考依据。

4. 输导组织

输导组织 (conducting tissue) 是植物体内长距离运输物质的组织, 其细胞呈长管状、相互贯通成为统一的整体。根据输导组织的结构和所运输的物质不同, 可将其分为运输水分和无机盐类的导管与管胞, 以及运输有机同化物的筛管与筛胞两大类。

1) 导管

导管 (vessel) 普遍存在于被子植物的木质部, 向上运输根从土壤中吸收的水分和无机盐。它们是由许多管状的、细胞壁木质化的死细胞纵向连接而成的一种输导组织。组成导管的每一个细胞称为导管分子 (vessel element)。

在导管分子的发育初期, 其细胞内含有丰富的微管、内质网、高尔基体等细胞器。随着细胞的生长、液泡的分化和随后的细胞程序性死亡过程, 导管分子的侧壁形成各种纹饰的次生加厚, 端壁逐渐解体消失, 形成不同形式的穿孔 (单穿孔或数个小孔组成的复穿孔)。具有穿孔的端壁称为穿孔板 (perforation plate)。穿孔的形成及原生质体消失使导管成为中空连续长管, 有利于水分及无机盐的纵向运输。导管还可通过侧壁上的纹孔或未增厚的部分与毗邻的细胞进行横向运输。根据导管的发育先后和侧壁木质化增厚方式, 可将其分为环纹导管、螺纹导管、梯纹导管、网纹导管和孔纹导管五种类型 (图 2-13)。

环纹导管 (annular vessel) 和螺纹导管 (spiral vessel) 这类导管是在器官的初生生长早期形成的, 位于初生木质部中的原生木质部, 其导管分子细长而腔小 (尤其是环纹导管), 且其侧壁分别呈环状或螺旋状木质化加厚, 输水能力弱, 有时同一条导管的不同部分可出现环纹与螺纹增厚。由于其增厚的部分不多, 未增厚的管壁部分仍可适应器官的生长而伸延, 但易被拉断。

梯纹导管 (scalariform vessel)、网纹导管 (reticulated vessel) 和孔纹导管 (pitted vessel) 这类导管是在器官的初生生长中后期和次生生长过程中形成的, 位于初生木质部中的后生木质部和次生木质部, 其导管分子粗短而腔大, 输水效率高 (尤其是孔纹导管)。梯纹导管和网纹导管的侧壁分别呈梯状和网状增厚, 孔纹导管的侧壁则大部分木质化增厚, 未加厚的部分则形成纹孔。

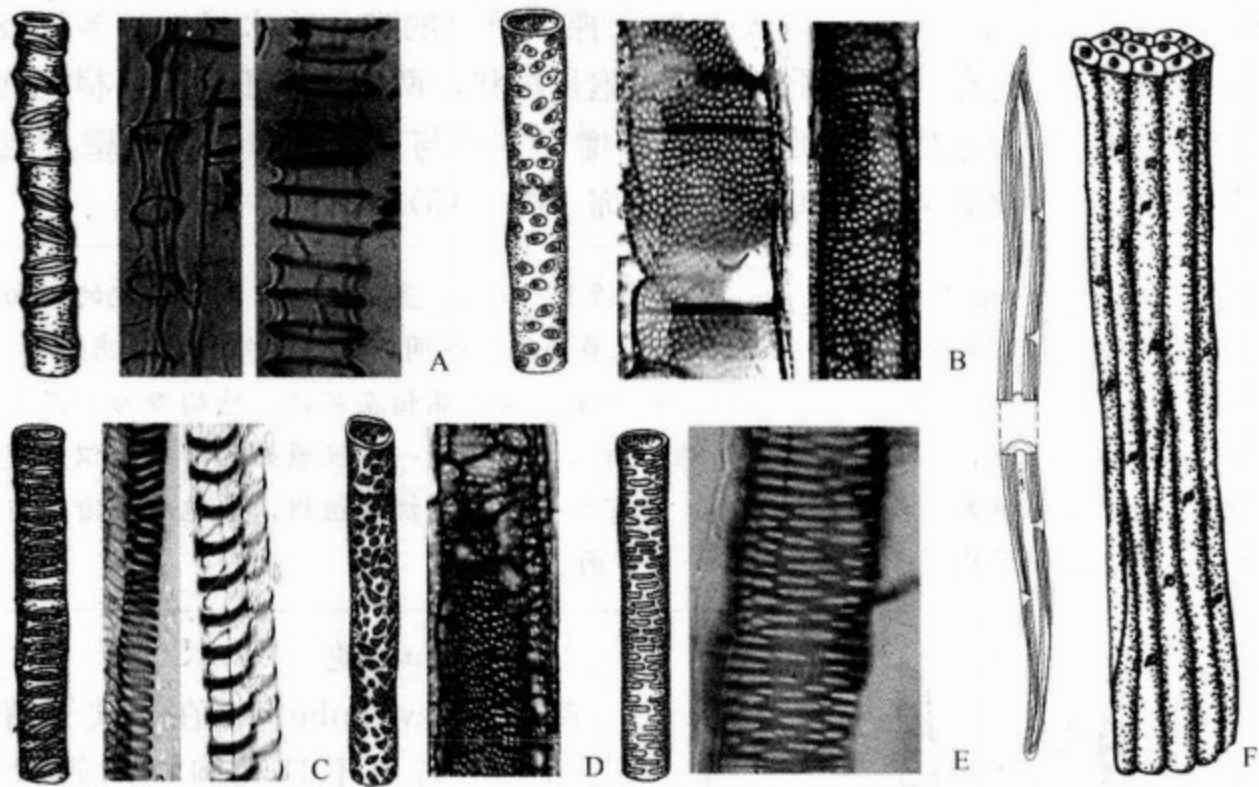


图 2-13 导管与纤维

A. 环纹导管 B. 螺纹导管 C. 孔纹导管 D. 网纹导管 E. 梯纹导管 F. 纤维

随着植物的生长和新导管的产生，邻接导管的薄壁细胞常通过导管壁上未增厚的部分或纹孔，侵入导管腔内，并为丹宁、树脂、树胶、淀粉、晶体等物质所填充，形成大小不等的囊泡状突出物，即侵填体 (tylosis) (图 2-14)。侵填体在南瓜、木薯、茄、甘蔗等植物以及一些木本植物如刺槐 (*Robinia pseudoacacia* L.)、榆树 (*Ulmus pumila* L.)、核桃、桑、栎等的导管内常可见到。侵填体对防止病菌的侵害以及增强木材的致密程度和耐水性能都有一定的作用；因创伤而产生的侵填体，有防止细胞液外渗的作用。

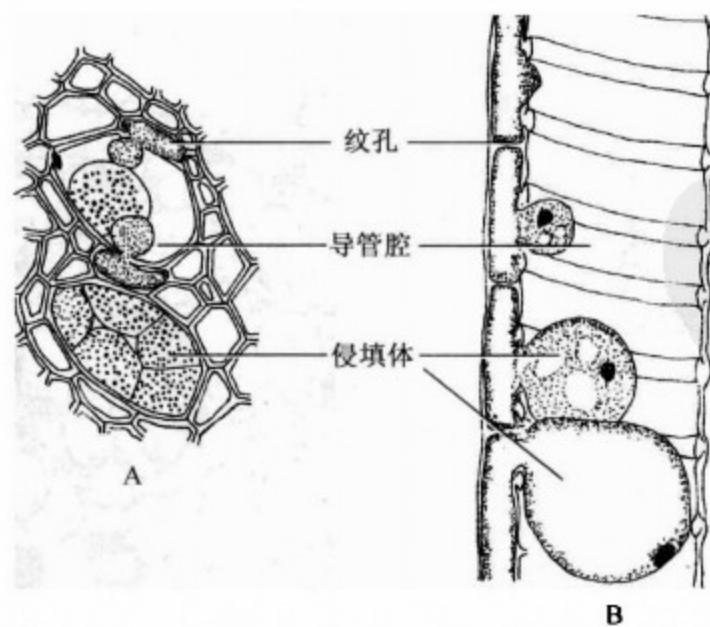


图 2-14 洋槐茎导管内的侵填体

A. 导管横切面 B. 导管纵切面

2) 管胞

管胞 (tracheid) 是绝大部分蕨类植物和裸子植物的唯一输水组织。多数被子植物中, 管胞和导管可同时存在于木质部中。管胞长梭状, 两端尖斜不穿孔, 横切面呈三角形、方形或多角形。管胞次生壁的木质化和增厚方式与导管相似, 在侧壁上也呈现环纹、螺纹、梯纹和孔纹等多种方式的加厚纹饰 (图 2-15)。

管胞的长度在 0.1mm 至数厘米之间, 一般长约 1~2mm, 直径较小。各个管胞的纵向连接方式是相互以偏斜的末端穿插连接。水分和无机盐主要通过管胞间侧壁重叠处的纹孔来运输, 因此, 输导能力不及导管。此外, 管胞细胞壁增厚, 木质化并以斜端相互穿插, 结构颇为坚固, 故管胞兼有较强的机械支持功能, 但支持力不及纤维。所以, 管胞是一种较原始的输导组织。蕨类植物和大多数裸子植物的木质部主要由管胞组成, 没有导管和其他机械组织, 管胞起着输导与支持的双重作用, 这是裸子植物比被子植物原始的一个方面。

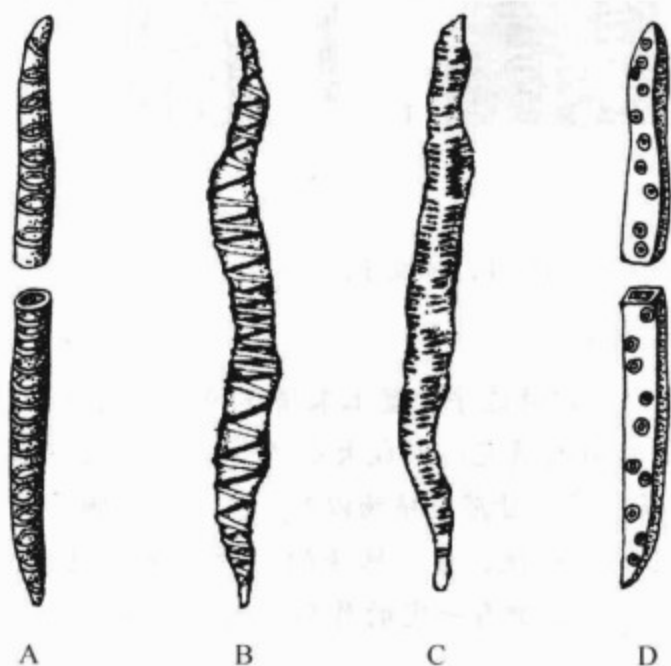


图 2-15 管胞的类型

A. 环纹管胞 B. 螺纹管胞 C. 梯纹管胞 D. 孔纹管胞

3) 筛管和伴胞

筛管 (sieve tube) 存在于被子植物的韧皮部中, 由若干不具细胞核的管状活细胞 (即筛管分子, sieve element) 纵向连接而成、运输有机物质 (图 2-16)。筛管分子的细胞壁不次生加厚, 端壁 (称为筛板, sieve plate) 上存在着成群的小孔——筛孔 (sieve pore), 具有筛孔的凹陷区域称为筛域 (sieve area), 只有一个筛域的端壁叫单筛板, 具有多个筛域的端壁叫复筛板。穿过筛孔连接相邻两个筛管分子的原生质呈束状, 称为联络索 (connecting strand)。联络索通过筛孔彼此相连, 使纵接的筛管分子相互贯通, 形成运输同化产物的通道。

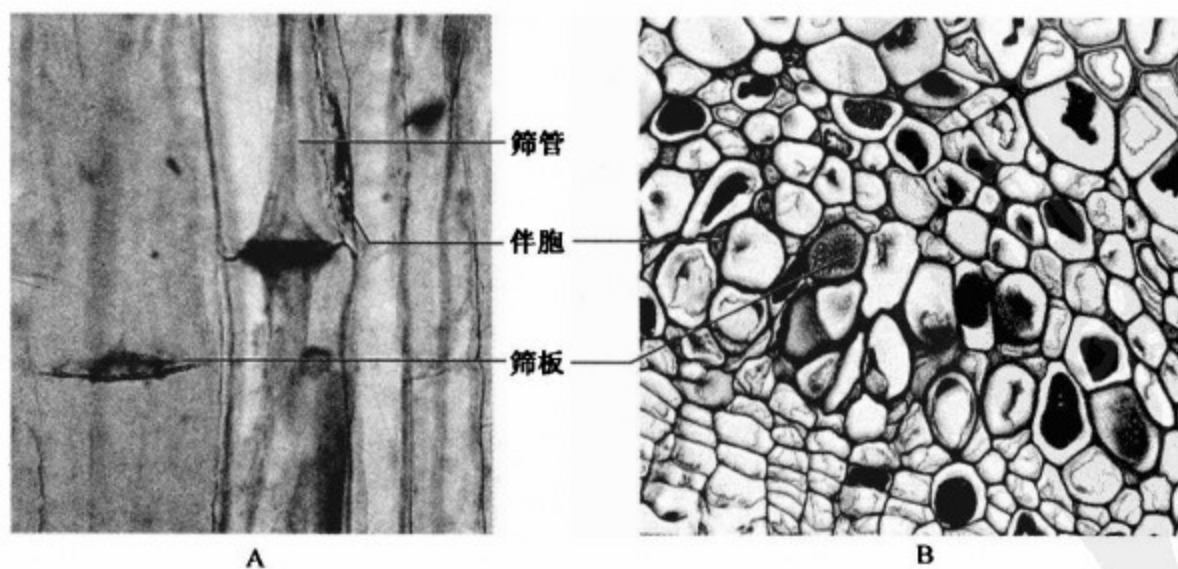


图 2-16 筛管和伴胞

A. 筛管和伴胞纵切 B. 韧皮部横切示筛管和伴胞

在筛管发育早期,细胞中有细胞核,浓厚的细胞质中存在有线粒体、高尔基体、内质网、质体和特殊的黏液体。黏液体(slime body)为筛管细胞所特有、含有具ATP酶活性的P蛋白质,P蛋白可以参与物质的运输,对堵塞受伤筛管的筛孔有明显作用。

在筛管成熟过程中,其细胞核渐渐解体,液泡膜破坏,筛管分子进行有选择性的自溶作用,导致了核糖体、高尔基体、微管和微丝消失,而保留了与物质运输等直接有关的细胞器(如质体、线粒体等),P蛋白质也由原来的分散状态而趋集于细胞腔的侧面和筛孔附近。

随着筛管的成熟老化,或在不良环境因素的影响下,在筛孔附近沉积胼胝质(callose)(黏性碳水化合物),以至形成垫状物——胼胝体(callosity)覆盖于筛板上,筛管就暂时(恢复正常生长后,胼胝质逐渐解体消失)或永久地(筛管不可逆“死亡”)失去了输导功能,新的筛管代之行使运输有机物的功能。一般植物的筛管输导功能只能维持一两年,但竹子等单子叶植物的筛管能有多年的输导功能。筛管运输的主要物质为蔗糖,还有一些含氮化合物,少量有机酸和无机物。

在每个筛管的旁边通常有一个或多个伴胞(companion cell)。伴胞与筛管在发育上具有同源性(由同一母细胞分裂而来),在功能上伴胞从属于筛管,协助和保证筛管的活性与运输功能。

伴胞一般细长且两端尖削,其长度上与筛管相等或稍短,伴胞在横切面上多呈三角形、方形或梯形,而筛管的横切面呈多边形。伴胞的细胞核较大,有丰富的细胞器和发达的膜系统,高尔基体、线粒体、粗糙内质网、质体等都较多,细胞质密度也较大,这些都表明伴胞有很高的代谢活性。伴胞与筛管紧密连接,彼此毗邻的侧壁之间,有更多的胞间连丝相互贯通,有些植物叶脉中的伴胞发育为传递细胞,有效地加强了短途运输物质的功能,从而使筛管和伴胞在形态和功能上保持更为密切的联系。当筛管衰老死亡时,伴胞也随之失去功能而死亡。

4) 筛胞

筛胞(sieve cell)是蕨类植物和裸子植物体内主要承担输导有机物的细胞。筛胞通常细长,末端尖斜,细胞壁上可能有不甚特化的筛域出现,筛孔细小、一般不形成筛板结构。许多筛胞的斜壁或侧壁相接而纵向叠生。运输有机物质的效率比筛管差得多,是比较原始的运输有机物质的组织。

筛胞没有与其同源的伴胞,但在一些裸子植物中却存在着形态上和生理上与筛胞有关的非同源的蛋白质细胞。蛋白质细胞具有浓厚的细胞质,是由韧皮部薄壁细胞特化而成的。与筛胞相连的细胞壁上有胞间连丝存在;具较强的呼吸强度和酸性磷酸酶活性,这些活性增加的节律常与筛胞在春夏间运输有机物相对应;筛胞衰老失去功能时,蛋白质细胞也随之死亡。因此蛋白质细胞与筛胞的密切关系颇似伴胞与筛管的关系。

导管和筛管是被子植物体内物质输导的重要组织,但也是病菌感染、传播扩散的主要通道。例如,土壤中的枯萎病菌入侵根部后,其菌丝可随导管到达地上部分的茎和叶,某些病毒可借昆虫刺吸取食而进入筛管,引起植株发病。因此,研究输导组织的特性,有利于合理施用内吸传导型农药,有效防治病、虫、草害。

5. 分泌结构

植物体中凡能产生分泌物质(如糖类、挥发油、有机酸、乳汁、蜜汁、单宁、树脂、生物碱、抗生素等)的有关细胞或特化的细胞组合称为分泌结构(secretory struc-

ture)。分泌结构一般由分泌细胞和其他薄壁细胞所组成。

植物产生分泌物的结构来源各异，形态多样，分布方式也不尽相同。有的数个聚在一起，分散于其他组织中，也有的集中分布，或特化成一定结构。分泌结构产生一些特殊的有机物或无机物，并把它排出体外、细胞外或积累于细胞内，这种现象为分泌现象 (secretory phenomena)。产生的这些分泌物在植物生活中起着多种作用，有的 (蜜汁和芳香油) 能引诱昆虫，有利于传播花粉和果实；有的能泌溢出过多的盐分，使植物免受高盐毒害；某些植物分泌物能抑制或杀死某些病菌及其他生物，以保护自身；许多分泌物质是重要的药物、香料或其他工业原料，具有重要的经济价值。

通常根据分泌结构的存在部位和分泌物的溢排情况，将其划分为外分泌结构和内分泌结构两类。

1) 外分泌结构

外分泌结构 (external secretory structure) 分布在植株的外表，其分泌物排出体外，如腺毛、腺鳞、盐腺、蜜腺和排水器等 (图 2-17)。

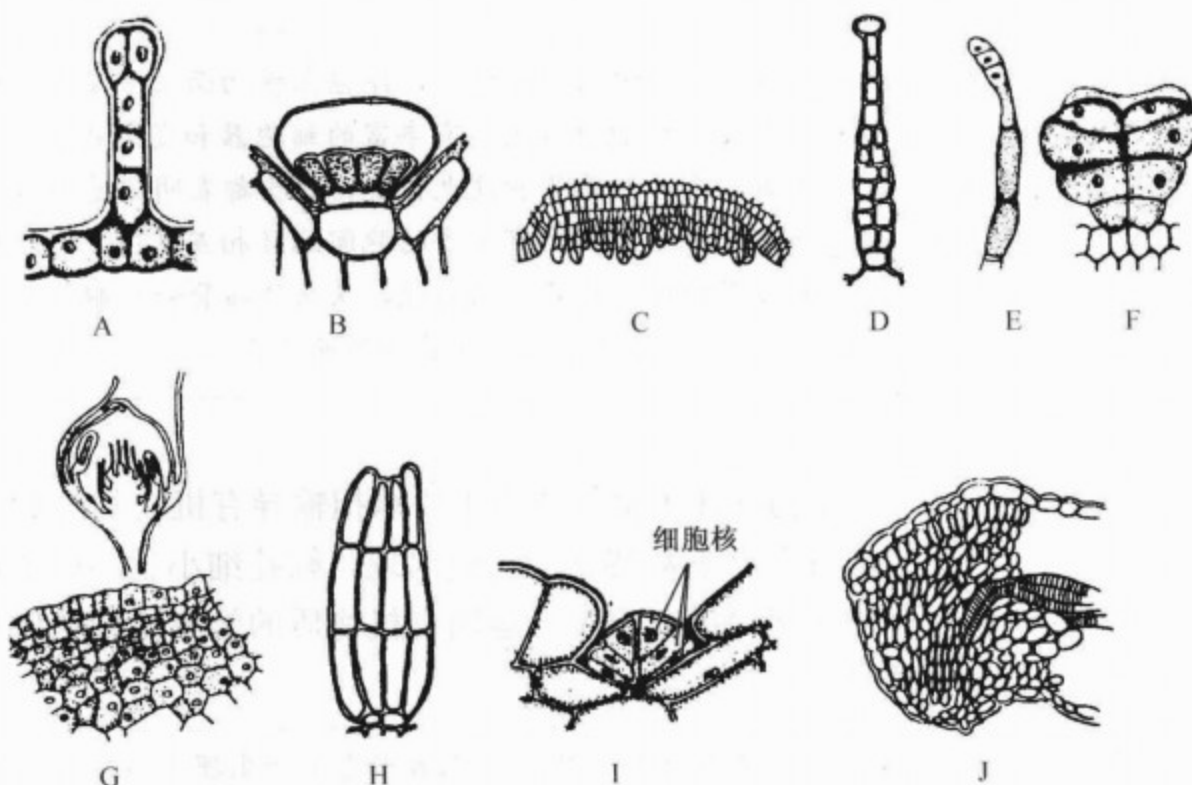


图 2-17 外分泌结构常见类型

A. 天竺葵茎上的腺毛 B. 百里香叶表皮上的球状腺鳞 C. 棉叶主脉处的蜜腺 D. 苘麻属花萼的蜜腺毛 E. 烟草具多细胞头部的腺毛 F. 薄荷属的腺鳞 G. 草莓花蜜腺 H. 大酸模的黏液分泌毛 I. 怪柳属叶上的盐腺 J. 番茄叶缘的排水器 (依 Esau)

腺毛 (glandular hair) 一般具有头部和柄部两部分，头部由单个或多个产生分泌物的细胞组成，柄部是由不具分泌功能的薄壁细胞组成，着生于表皮上。

棉花、烟草等植物的茎和叶上均有腺毛分布。分泌物最初聚集于细胞壁和角质膜之间，后因分泌物增多，胀破角质膜而外泌。腺毛的分泌物常为黏液或精油，对植物具有一定的保护作用。食虫植物的变态叶上，可以有多种腺毛分别分泌蜜露、黏液和消化酶等，有引诱、黏着和消化昆虫的作用。腺鳞 (glandular scale) 也属于腺毛类型，只是腺鳞的柄部极短，头部分泌细胞的数目较多，呈鳞片状排列。腺鳞多见于唇形科植物中，薄荷腺鳞的头部一般有 8 个细胞，可以分泌薄荷油。

蜜腺 (nectary) 是能分泌蜜汁的多细胞腺体结构, 它们由表皮或表皮及其内层细胞共同形成, 即由保护组织和分泌细胞构成。根据蜜腺在植物体上的分布位置, 可将蜜腺分为花蜜腺和花外蜜腺两类。

花蜜腺是生长于花部的蜜腺。如油菜、无刺枣、刺槐花托上的蜜腺。蜜腺分泌糖液的作用是对虫媒传粉的适应。花蜜腺发达和蜜汁分泌量多的植物, 是良好的蜜源植物, 经济价值很高。花外蜜腺是生长于茎、叶、花梗等营养体部位上的蜜腺。例如, 棉花叶脉上的蜜腺, 蚕豆托叶上以及李属的叶缘上均有蜜腺存在, 这些花外蜜腺与植物传粉无直接关系, 但其蜜汁也是昆虫的食物。蜜腺细胞形状较小, 壁薄, 细胞核大, 细胞质浓, 线粒体、内质网、高尔基体和核糖体等丰富, 而且具高度的酶活性。蜜腺分泌的蜜汁由水分、各种糖类、蛋白质、氨基酸以及少量维生素、蔗糖水解酶、有机酸、矿物质组成, 它们来源于维管束的韧皮部和木质部, 经过蜜腺细胞内酶的加工, 转变为蜜汁。蜜汁中含糖量高低与维管束中韧皮部筛管数量多少和外界条件有关。在长日照、适宜的温度和湿度以及合理的施肥条件下, 一般能够促进蜜源植物的蜜汁分泌和提高其含糖量。

盐腺 (salt gland) 是将过多的盐分以盐溶液状态排出植物体外的外分泌结构。

盐生植物中的滨藜属 (*Atriplex* L.)、柽柳属 (*Tamarix* L.) 等植物, 其茎、叶表面具有排盐的分泌腺。柽柳属盐腺的主体部分为数个分泌细胞, 基部则为两个收集细胞。分泌细胞的外侧壁上均覆盖有角质膜, 角质膜中存有细孔。最下面的分泌细胞和收集细胞之间有胞间连丝相连, 盐分通过收集细胞和叶肉细胞之间的胞间连丝进入盐腺, 并积累在小液泡中, 然后, 盐分又放出到细胞壁上, 最后通过角质膜中的裂隙小孔, 将过多的盐分分泌出去, 以保持体内盐分平衡。

排水器 (hydathode) 是植物将体内多余的水分直接排出体外的结构, 常分布于植物的叶尖和叶缘。排水器的排水过程称为吐水 (guttation)。在温湿的夜晚或清晨, 常在叶尖或叶缘出现水滴, 就是经排水器泌出的水液。吐水现象往往可作为根系正常生长活动的一种标志。

排水器由水孔、通水组织以及与它们相连的维管束末端的管胞组成。水孔 (water pore) 是由两个保卫细胞围合而成的孔隙, 但其保卫细胞分化不完全, 不能自动调节其开闭, 水孔总是开着。通水组织 (epithem) 为排列疏松的小型细胞, 不含叶绿体, 它们与脉梢的管胞相连, 水从叶脉木质部的管胞, 通过通水组织, 经水孔流到叶表面。因此, 排水器含有保护组织、基本组织、输导组织的成分。

2) 内分泌结构

内分泌结构 (internal secretory structure) 是将分泌物贮存于植物体内的分泌结构。它们常存在于基本组织内, 常见的有分泌囊 (腔)、分泌道和乳汁管 (图 2-18)。

分泌细胞团 (secretory cell nodule) 一般由数层扁平的鞘细胞包裹着一团分泌细胞构成, 其中央无腔隙。

分泌囊 (secretory cavity) 是由外侧 1~2 层扁平的鞘细胞包裹着一层长方形的上皮细胞 (第一层分泌细胞) 及其内的分泌腔共同构成。分泌腔是植物体内多细胞构成的贮藏分泌物的腔室结构。根据腔室形成的方式可分为溶生分泌腔和裂生分泌腔两种类型。溶生 (lysigenous) 分泌腔较多, 最初有一群具有分泌能力的分泌细胞, 渐渐地细胞内的分泌物质增多, 最后细胞解体, 形成溶生的腔室, 原来细胞中的分泌物储积在腔中, 形成分泌腔, 如橘的果皮和叶, 棉的茎、叶、子叶中都有这种类型的分泌腔。裂生

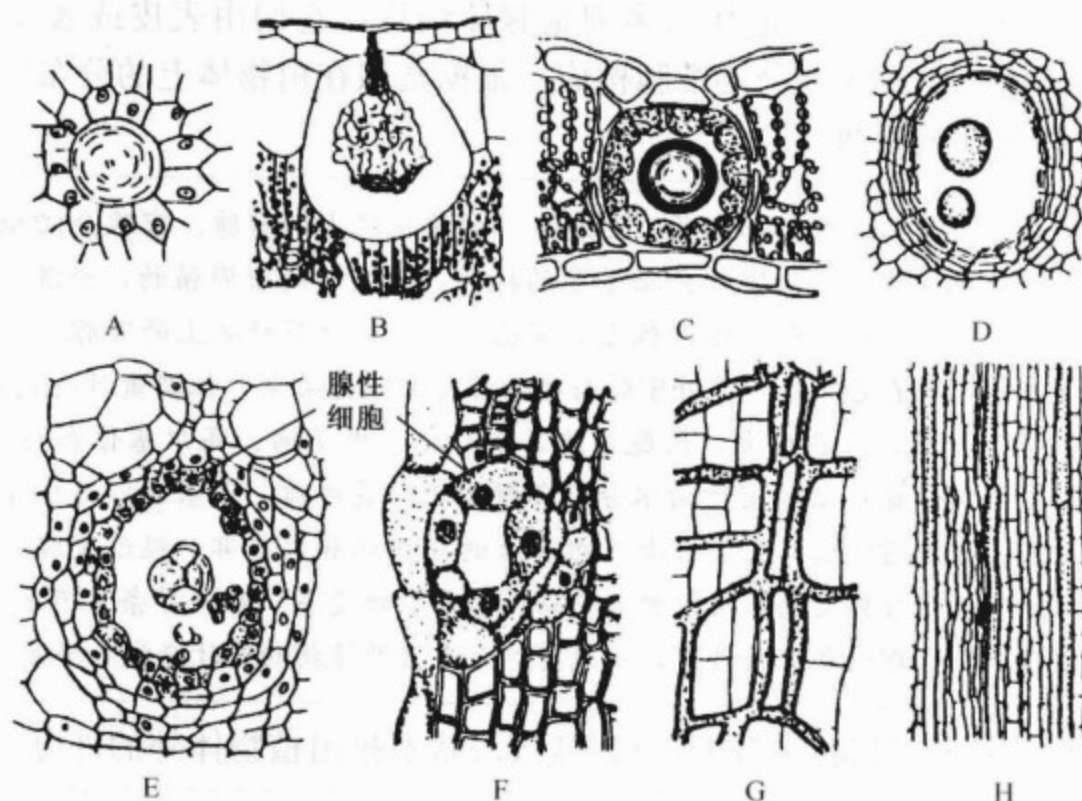


图 2-18 内分泌结构

A. 鹅掌楸芽鳞中的分泌细胞 B. 三叶橡胶叶中的钟乳体细胞 C. 金丝桃叶中的裂生分泌腔 D. 柑橘属果皮中的溶生分泌腔 E. 漆树的树脂道 F. 松树的树脂道 G. 蒲公英的乳汁管 H. 大蒜叶中的有节乳汁管（依张宪省）

(schizogenous) 分泌腔是构成分泌腔的细胞间隙扩大成的腔室，周围一至多层分泌细胞将分泌物排入腔室中。

分泌道 (secretory canal) 为管状的内分泌结构，管内贮存分泌物质。分泌道也有溶生型和裂生型两种方式，但多为裂生。例如，松柏类植物的树脂道即是分泌细胞的胞间层溶解，细胞相互分开而形成的长形细胞间隙，完整的分泌细胞环生于分泌道周围，由这些分泌细胞分泌的树脂贮存于分泌道中。树脂的产生，增强了木材的耐腐性。漆树中裂生型分泌道称为漆汁道，其中储有漆汁。树脂和漆汁都是重要的工业原料，经济价值很高。

乳汁管 (laticifer) 是能分泌乳汁的管状结构。按其形态发生特点可分为无节乳汁管和有节乳汁管，如大戟属 (*Euphorbia* L.) 和莴苣 (*Lactuca sativa* L.) 等的乳汁管。

无节乳汁管起源于单个细胞，以后随植物的生长而强烈伸长，长可达几米，有的形成分枝，贯穿于植物体中，管中具有多核。无节乳汁管又称乳汁细胞，如桑科、夹竹桃科、大戟属植物的乳汁管。有节乳汁管由多数长圆柱形细胞连接而成，通常为端壁溶解而连通，在植物体内形成复杂的网络系统，如蒲公英、莴苣、橡胶树等植物的乳汁管。也有的端壁不穿孔，由端壁上初生纹孔场连通，如葱属。乳汁管在植物体内多分布在韧皮部，如橡胶树；有的见于皮层和髓，如大戟 (*Euphorbia pekingensis* Rupr.)。乳汁的成分比较复杂，橡胶树的乳汁含大量橡胶，是橡胶工业的重要原料；罂粟科植物的乳汁含罂粟碱、咖啡碱等植物碱，为重要的药用成分；有些植物的乳汁还含蛋白质、糖类、淀粉、萜类、单宁等物质，其中不少有较高的经济价值。乳汁对植物可能具有保护功能，在防御其他生物侵袭时，乳汁能够起覆盖创伤的作用。

异细胞 (idioblast) 是单独分散于其他各种组织中的含特殊分泌物的细胞。异细胞由薄壁细胞特化而来, 其细胞壁稍厚、细胞体积较大, 细胞中的内含物种类很多, 有分类学价值, 如内含挥发油、树脂、树胶、单宁、蛋白质或黏液等次生物质 (含单宁异细胞、含晶异细胞等)。

异细胞的研究对于了解植物的生理意义和生化调节机制有着重要的意义。

异细胞在植物的根、茎、叶、花、果和种子中均可存在, 常按其内含物进行区分并命名。例如, 桂皮 (*Illicium verum* Hook.) 茎的韧皮部, 八角 (*Cinnamomum maireri* Levl.)、茴香 (*Foeniculum vulgare* Mill.) 的种子中, 都有含挥发油的油细胞。油细胞常见于樟科、木兰科、胡椒科、肉豆蔻科植物; 仙人掌科、锦葵科等植物的茎内有黏液细胞; 楝科植物茎中具有含树脂的树脂细胞; 葡萄科、蔷薇科、菊科的许多植物茎、叶中有单宁细胞; 桑科、石蒜科的植物中具有含有晶体的含晶细胞; 十字花科的油菜 (*Brassica campestris* L.) 等植物中的黑芥子酶细胞是合成或分泌含有黑芥子酶的细胞等。

有研究发现, 许多高山植物的叶肉和维管组织中有异细胞的存在, 并认为高山植物叶片内的异细胞与植物的抗逆性有关, 是高山植物适应高寒环境的一种特殊方式。异细胞不仅在抵御生理干旱和寒冷方面有显著意义, 同时在抵抗太阳辐射及强紫外辐射方面发挥着重要的作用。而对魔芋 (*Amorphophallus rivieri* Durieu) 的研究发现在其球茎中有一些体积巨大, 含针晶体和甘露聚糖颗粒的异细胞, 它们与其他细胞相比在组成成分、硬度、韧性、加工等方面都有很大差异。葡甘聚糖是魔芋球茎的有效成分, 是一种高分子多糖, 具有水溶、增稠、稳定、悬浮、胶凝、成膜、黏结等多种理化特性。因此, 魔芋广泛应用于医药、食品、造纸、建材、印染、日化及环保等行业。

三、植物体组织的发生与联系

从植物的个体发育过程看, 植物体内的各种组织均来源于胚。在胚发育早期, 细胞不断分裂, 产生的细胞也具有很强的分裂能力, 称为胚性细胞。当植株成熟后, 只在特定部位保留下一些胚性细胞, 即原分生组织。原分生组织分裂产生的细胞衍生出初生分生组织。初生分生组织一般由原表皮、基本分生组织和原形成层三部分组成。初生分生组织的细胞经分裂、生长、分化而形成各种成熟组织。这些组织统称为初生成熟组织 (primary mature tissue)。

大多数双子叶植物的根和茎在初生成熟组织的基础上会产生或形成维管形成层和木栓形成层这两种次生分生组织。它们活动的结果是不断产生次生木质部、次生韧皮部和周皮, 次生木质部、次生韧皮部和周皮属于次生成熟组织 (secondary mature tissue)。正是次生分生组织的不断活动, 植物的根和茎才得以不断增粗。

在有些植物的根和茎的次生成熟组织中, 某些部位的木薄壁细胞或韧皮薄壁细胞重新恢复分裂能力, 转变成副形成层, 成为三生分生组织。副形成层的活动则产生三生木质部和三生韧皮部, 构成三生维管束。三生维管束属三生成熟组织 (tertiary mature tissue), 如此不断的分裂、生长和成熟, 使植株的特定器官不断扩大和增粗。

植物组织的形成结构类型和相互关系可表示如下: 胚→原分生组织→初生分生组织→初生成熟组织→次生分生组织→次生成熟组织→三生分生组织→三生成熟组织 (详见下图)。

植物组织发生与分化图解:

栓层属于次生保护组织，木栓形成层属于次生分生组织，而栓内层属于次生薄壁组织，因此周皮是由三种不同组织组成的复合组织。

（二）木质部和韧皮部

木质部（xylem）和韧皮部（phloem）是植物体内主要起输导和支持作用的组织。木质部一般包括导管（多数蕨类植物及裸子植物无导管）、管胞、木薄壁组织和木纤维等；韧皮部包括筛管、伴胞（蕨类植物及裸子植物仅为筛胞，无筛管、伴胞）、韧皮薄壁组织和韧皮纤维等。木质部和韧皮部的组成包含输导组织、薄壁组织和机械组织等几种组织，因而被称为复合组织。由于木质部或韧皮部主要是管状结构，因此常将木质部和韧皮部或者将其中之一称为维管组织（vascular tissue）。维管组织的形成，在植物系统进化过程中，对于适应陆生生活有着重要意义。从蕨类植物开始，它们体内已有维管组织的分化出现。种子植物体内的维管组织则更为进化发达。通常将蕨类植物和种子植物总称为维管植物。

（三）维管束

维管束（vascular bundle）存在于蕨类植物和种子植物中，是由原形成层分化而来、由木质部和韧皮部组成的束状结构。在不同种类的植物或不同的器官内，原形成层分化成木质部和韧皮部的情况不同，也就形成了不同类型的维管束。根据维管束中束内形成层的有无或能否增粗生长，可将其分为有限维管束和无限维管束两大类型（图 2-19）。

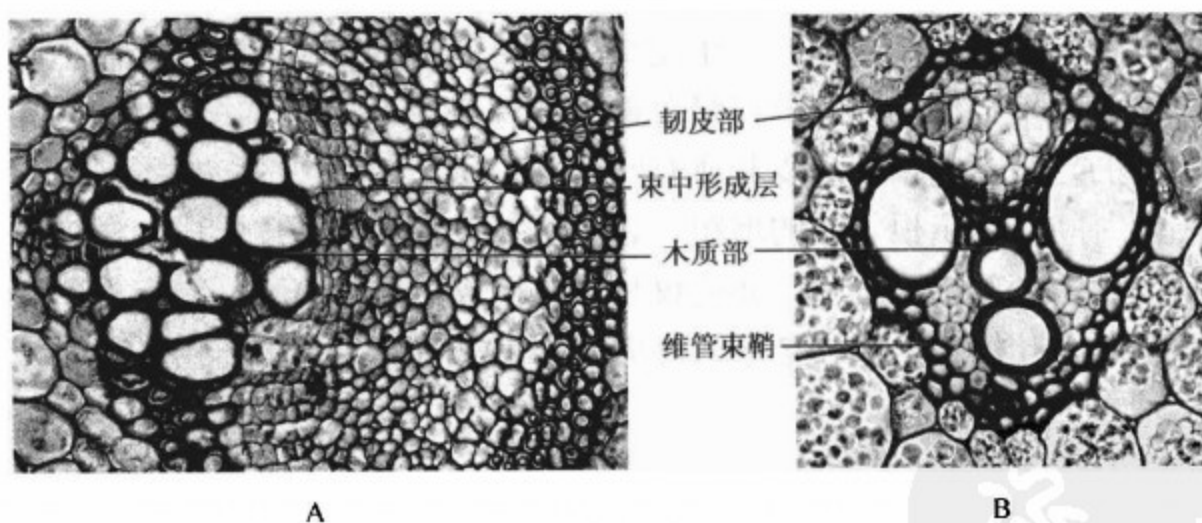


图 2-19 无限维管束（A）和有限维管束（B）

1. 有限维管束

有限维管束（closed bundle）是其组成上仅有木质部和韧皮部、没有束中形成层的维管束。这类维管束一经形成便不再增粗，如大多数单子叶植物中的维管束等。

2. 无限维管束

无限维管束（open bundle）是指组成上除含有木质部和韧皮部外，在二者之间还保留有束中形成层的维管束。这类维管束以后能通过形成层的分裂活动，不断产生次生

韧皮部和次生木质部，如裸子植物和许多双子叶植物的维管束。

另外，也可根据初生木质部和初生韧皮部的位置和排列情况，将维管束划分为下列几种类型。

外韧维管束 (collateral bundle) 维管束的初生韧皮部位于初生木质部的外侧，两者内外并生成束。一般种子植物的茎具有这种维管束。

双韧维管束 (bicollateral bundle) 初生木质部的内、外两侧都有韧皮部分布。南瓜、夹竹桃、茄科 (Solanacea) 植物等的茎中维管束属此种类型。

周木维管束 (amphivasal bundle) 维管束的木质部围绕韧皮部呈同心圆排列。芹菜、胡椒科 (Piperacea) 的一些植物茎中，以及香蒲科植物的根状茎中是周木维管束。

周韧维管束 (amphicribal bundle) 维管束的韧皮部围绕木质部呈同心圆排列。蕨类植物的根状茎内，大黄 (*Rheum officinale* Baill.)、秋海棠 (*Begonia evansiana* Ancr.) 等植物的茎中均有此类维管束的存在。

二、组织系统

种子植物的组织系统包括皮组织系统 (skin tissue system)、基本组织系统 (ground tissue system) 和维管组织系统 (vascular tissue system)，它们在结构和功能上相对独立、相互联系，共同构成复杂的植物有机体。

(一) 皮组织系统

皮组织系统 (skin tissue system) 又简称为皮系统，包括表皮及其外生物、外分泌结构周皮或树皮等。它们覆盖于植物体外表，在植物个体发育的不同时期，分别对植物体起着不同程度的保护作用，同时位于皮组织系统上的特定通道负责控制植物与环境的物质交换。表皮是植物体幼嫩部分或绿色部分的保护组织。草本植物的表皮终生存在，部分草本植物的老茎、老根的表皮和所有叶的表皮是长期存在的。木本植物的根、茎表皮只存在一段时间，由于根、茎的增粗，表皮被挤毁脱落，周皮形成。树皮通常是指茎维管形成层以外的全部结构总称，亦或仅是历年形成的周皮总称。周皮和树皮覆盖于裸子植物和多数双子叶植物老根和老茎的外周，周皮具有次生保护作用，其保护能力远远强于表皮。

(二) 基本组织系统

基本组织系统 (ground tissue system) 简称基本系统，位于皮组织系统和维管组织系统之间，主要是各类薄壁组织和机械组织等组成的、与植物体的营养代谢和支持巩固植物体有关的组织结构。基本组织系统贯穿于植物的根、茎、叶、花、果实和种子等器官中，把植物体的地上和地下部分、营养和繁殖的各种器官连成一个有机整体。该系统中的代谢产物与贮藏物质是人类生存与发展的重要资源物质。

(三) 维管组织系统

维管组织系统 (vascular tissue system) 简称为维管系统 (vascular system)，是贯穿于整个植株、与体内物质的运输、支持和巩固作用有关的组织系统。根据维管系统形

成的先后和组成特性,可将其分为初生维管系统和次生维管系统。初生维管系统主要存在于初生成熟组织,如绝大多数单子叶植物、裸子植物、双子叶植物幼嫩的根、茎、叶等的维管组织。次生维管系统则是次生成熟组织中的维管组织,主要存在于双子叶植物和裸子植物的老根和老茎之中。

维管系统的出现是植物适应陆生生活的产物。维管组织系统的分化发育使得水分、矿物质和有机养料能够在植物体内快速运输和分配,从而使植物体摆脱了对水环境的高度依赖性。蕨类植物、裸子植物与被子植物均有维管组织系统,统称为维管植物。

总结与复习

组织是植物体中形态结构相似、在个体发育中来源相同、担负着一定生理功能的细胞组合。根据组织的发育程度、生理功能和形态结构的不同,可将组织分为分生组织和成熟组织两大类。

分生组织是存在于植物体的特定部位、分化程度较低或不分化、保持胚性细胞特点,并能继续进行分裂活动的细胞组合。

根据分生组织在植物体内的分布位置,可将其分为顶端分生组织、侧生分生组织和居间分生组织。顶端分生组织位于根和茎的顶端分生区。侧生分生组织分布于植物体内的周围,平行排列于所在器官的边缘。居间分生组织存在于茎、叶、子房柄、花梗等器官中的成熟组织之间。顶端分生组织包括原生分生组织和初生分生组织。居间分生组织属于初生分生组织。侧生分生组织属于次生分生组织。

根据分生组织来源和性质,将其分为原生分生组织、初生分生组织和次生分生组织三类。原生分生组织来源于胚或其他胚性细胞,存在于根尖、茎尖。初生分生组织由原生分生组织衍生而来,位于原生分生组织的后方,这些细胞一方面继续保持分裂能力,另一方面已开始分化为原表皮、原形成层和基本分生组织。次生分生组织起源于成熟组织,是由某些成熟组织经过脱分化重新恢复分裂能力而来。束间形成层和木栓形成层是典型的次生分生组织。

成熟组织是由分生组织衍生的细胞,经过生长分化,逐渐形成的各种组织。根据成熟组织的形态特征和生理功能的不同,将其分为五种类型。

保护组织分布于植株各器官的表面,起保护作用,根据来源和形态分为初生保护组织——表皮和次生保护组织——木栓层。表皮上存在气孔。木栓层源自木栓形成层,木栓层、木栓形成层和栓内层三者共同组成周皮,取代表皮。周皮上有皮孔。

基本组织是植物体中最基本、分化程度相对较低、分布最广的一类细胞群,又称为薄壁组织、营养组织。其细胞壁薄、分化程度较低,具有潜在的分裂能力,在一定条件下可经脱分化,恢复分裂能力,进而转化为次生分生组织。同时薄壁组织也可以进一步分化为其他组织。根据薄壁组织的主要生理功能,又将其分为同化组织、吸收组织、贮藏组织、通气组织和传递细胞。

机械组织在植物体内主要起机械支持作用,根据细胞形态和加厚程度不同可分为厚角组织和厚壁组织。厚角组织细胞壁的增厚不均匀,只发生在细胞角隅处,是生活细胞,既有支持的功能,又不影响所在器官的生长。厚壁组织的细胞壁呈均匀的强烈次生增厚,是死细胞。厚壁组织分为纤维和石细胞。

输导组织分为两类,一类是输送水分和无机盐的导管和管胞;另一类是输送有机同化物的筛管、伴胞和筛胞。导管普遍存在于被子植物的木质部,输导水分和无机盐的效率较高,端壁有穿孔,为死细胞,老化后有侵填体产生。管胞是绝大多数蕨类植物和裸子植物中唯一的输导水分和无机盐的结构,输导效率较低。筛管存在于被子植物的韧皮部,运输有机物的效率较高,端壁有筛板,是无核的活细胞,老化后有胼胝体的产生。筛管旁边细长、小形的细胞称为伴胞,它与筛管有密切的关系。筛胞是蕨类植物和裸子植物内主要承担输导有机物的结构。

分泌结构是指植物体中能产生分泌物质（如糖类、挥发油、有机酸、乳汁、蜜汁、单宁、树脂、生物碱、抗生素等）的有关细胞或特化的细胞。分泌结构一般由分泌细胞和其他薄壁细胞所组成。分泌结构包括外分泌结构和内分泌结构两类。外分泌结构分布在植株的外表，其分泌物排出体外的分泌结构，如腺毛、腺鳞、盐腺、蜜腺和排水器等。内分泌结构是将分泌物贮存于植物体内的分泌结构。它们常存在于基本组织内，常见的有分泌囊（腔）、分泌道和乳汁管等。异细胞是含有特殊分泌物的细胞，常单独分散于其他各种组织中。

复合组织是指由发育上来源相同、结构和功能上密切相关的几种组织复合而组成的、相对独立的结构。周皮、树皮、木质部、韧皮部、维管束、分泌结构都是由多种组织复合组成的结构，都是复合组织。

维管植物的组织系统包括皮系统、基本组织系统和维管组织系统，它们在植物体内存在的位置、包含的组织类型和担负生理功能均不同。

练习与思考

1. 什么是植物组织？植物组织可分为哪些类型？组织与细胞和器官之间的关系如何？
2. 分生组织和成熟组织各有何特点？两者之间有何关系？
3. 分生组织是如何进行分类的？不同分类间分生组织的关系如何？
4. 从结构、功能方面区分：厚角组织和厚壁组织，表皮和周皮，筛管和导管，木质部和韧皮部。
5. 列表说明输导组织、机械组织的种类、结构、功能及分布情况。
6. 试简要叙述双子叶植物维管束的组成及其特点。
7. 试简要叙述各组织在植物体中的分布及功能。
8. 植物组织与组织系统有何区别？植物组织系统包括哪几类，其功能如何？



第三章 种子和幼苗

种子是种子植物在经过传粉、受精（或不经受精）作用之后，由胚珠发育而成的，是种子植物繁衍后代的特有结构，是植物高度进化的产物。银杏、大豆、油菜等植物的种子，都是由有胚珠发育而成的，是真正的种子。水稻、小麦、玉米、高粱、向日葵（*Helianthus annuus* L.）等的籽粒，一般也称为“种子”，实际上都是果实。因为它们的单粒种子被包在果皮之内，特别是禾本科植物的果实，其果皮与种皮愈合不易分离。

在植物生产过程中，种子是指一切能用于生产和播种的植物材料。它既包括真正的种子，也包括果实，甚至是植物营养器官的一部分，如马铃薯等的块茎，荸荠 [*Eleocharis tuberosa* (Roxb.) Roem. et Schult.]、芋 [*Colocasia esculenta* (L.) Schoot.] 等的球茎，姜 (*Zingiber officinale* Roscoe.)、藕等的根状茎，甘薯的块根或茎蔓，大蒜 (*Allium sativum* L.)、百合 (*Lilium* sp.) 等的鳞茎，甚至蘑菇 (*Agaricus campestris* L. ex Fr.)、木耳 (*Auricularia* sp.) 等的菌丝组织（称菌种）等也被称为“种子”。

第一节 种子的组成与类型

一、种子的形态与组成

（一）种子的形态

已知全世界有种子植物 25 万种之多，其种子的形状、大小、色泽和附属物等因植物种类的不同而不同。椰子的种子很大，直径达 20cm；油菜、芝麻 (*Sesamum indicum* L.) 的种子较小；而烟草、马齿苋、兰科 (Orchidaceae) 植物的种子则近于细微。蚕豆、菜豆为肾脏形；豌豆 (*Pisum sativum* L.)、龙眼为圆球状；花生为椭圆形；瓜类的种子多为扁圆形。种子的颜色以褐色和黑色较多，但也有其他颜色，如豆类种子就有黑、红、绿、黄、白等色。种子表面有的光滑发亮，也有的暗淡或粗糙。粗糙的表面通常有穴、沟、网纹、条纹、突起、棱脊等雕纹。成熟并脱落后种子上，还有明显的疤痕——种脐。有的种子还具有翅、冠毛、刺、芒和毛等附属物，这些都有助于种子的传播。种子的重量差异很大，一个带着内果皮的椰子种子，可达几千克重，而药用植物马齿苋种子的千粒重约 0.13g，寄生的高等植物列当种子更小，千粒重仅为 0.0029～0.0049g。有时，同一种植物，不同发育时期和不同部位产生的种子也有差异，如棉花植株中偏下部位的种子呈宽卵形，而上部的种子则近椭圆形等。种子的形态特征在植物种类鉴别、商品检验、检疫和优良品种的判定等方面有重要意义。

（二）种子的组成

不同植物的种子虽然形态、大小、色泽和附属物等方面存在差异，但其基本结构和

组成一致。种子通常由种皮、胚和胚乳三部分组成，有些种子成熟后胚乳消失，形成无胚乳种子。

1. 种皮

种皮 (seed coat, testa) 是种子外面的保护层 (由珠被发育而成)。种皮的层数、厚薄、色泽和附属物等因植物种类不同而异。成熟的种子在种皮的一定部位都有种脐 (种子从果实上脱落后留下的疤痕) 和种孔 (来自于珠孔)。

2. 胚

胚 (embryo) 是种子的重要组成部分，是未发育的新个体的雏形。胚由胚芽 (plumule)、胚轴 (hypocotyl)、子叶 (cotyledon) 和胚根 (radicle) 四部分组成。种子萌发后，胚芽、胚轴和胚根分别发育成植株的茎叶和根等结构。

3. 胚乳 (endosperm)

胚乳是有胚乳种子中贮藏营养物质 (主要是淀粉、蛋白质和脂肪) 的薄壁组织。种子萌发时，胚乳被胚消化吸收、利用；有些植物的种子成熟后，不含有胚乳，这是因为在种子的发育过程中，胚乳被胚全部吸收利用，营养物质贮存到子叶中的缘故。

二、种子的基本类型

根据成熟种子中胚乳的有无，可将种子分为有胚乳种子和无胚乳种子两类。也可根据种子的来源，将种子分为生物学种子和人工种子两类。

(一) 有胚乳种子

有胚乳种子 (albuminouse seed) 由种皮、胚和胚乳三部分组成。蓖麻、番茄、烟草、柿等双子叶植物的种子和单子叶植物中的水稻、小麦、玉米、洋葱 (*Allium cepa* L.) 等的种子都属于这种类型。

1. 双子叶植物有胚乳种子 (以蓖麻为例)

蓖麻的种子具两层种皮，外种皮坚硬光滑并有花纹，内种皮膜质乳白色。种子的一端有由外种皮延伸而成的海绵状突起结构，称为种阜 (caruncle)。种阜遮盖于种子之外，有吸水作用，利于种子萌发。种脐邻近种阜，不很明显。在种子的一面，中央有一纵棱，称为种脊 (rhaphe)，它是倒生胚珠的胚柄与珠被愈合处留于种皮上的痕迹。胚乳含有大量脂肪，占种皮以内的较大空间。胚藏于胚乳之中，胚芽、胚轴、胚根极小，子叶两片大而薄、有明显脉纹、紧贴胚乳，基部与胚轴相连 (图 3-1)。

2. 单子叶植物有胚乳种子 (以小麦为例)

小麦种子实为果实 (颖果——果皮与种皮愈合不易分离，含有单粒种子的果实)。小麦的籽粒或黄或白，其一端有果毛，腹面有一纵行的腹沟。胚乳发达，占籽粒中的绝大部分，由含蛋白质的糊粉层和大量贮藏淀粉的胚乳细胞组成。胚位于籽粒基部的一

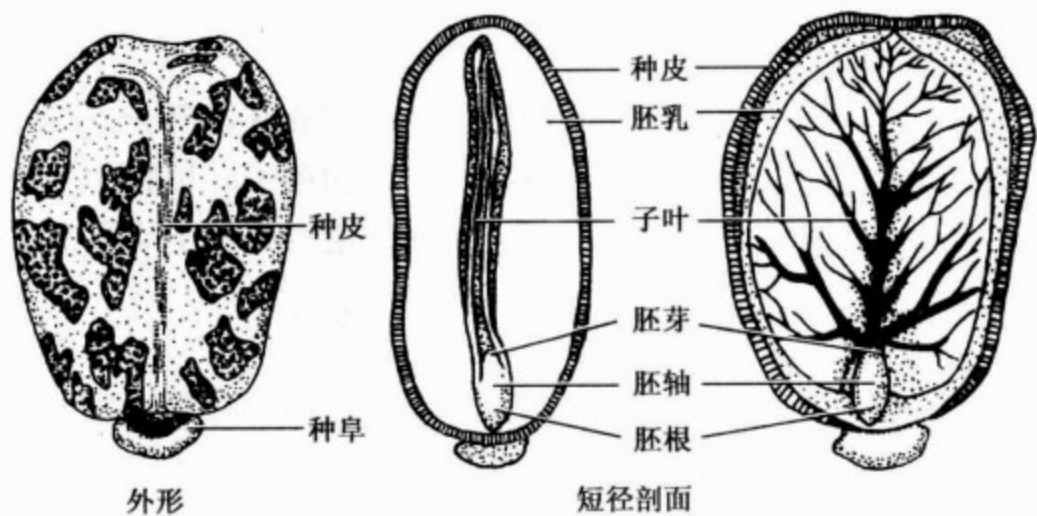


图 3-1 蓖麻种子外形及剖面 (金银根绘)

侧，体积较小，包括胚芽（具胚芽鞘）、胚轴、胚根（具胚根鞘）和子叶（一枚，又称盾片）。胚轴上与子叶相对的外侧，还有一小突起，称为外胚（子）叶（图 3-2）。洋葱种子近半球形，种皮之内有贮藏蛋白质、类脂和半纤维素等营养物质的角质胚乳，胚弯曲，包藏于胚乳之中。子叶一片，长筒形，胚芽位于子叶基部一侧的裂缝处。胚轴较短，其下方为胚根（图 3-3A）。

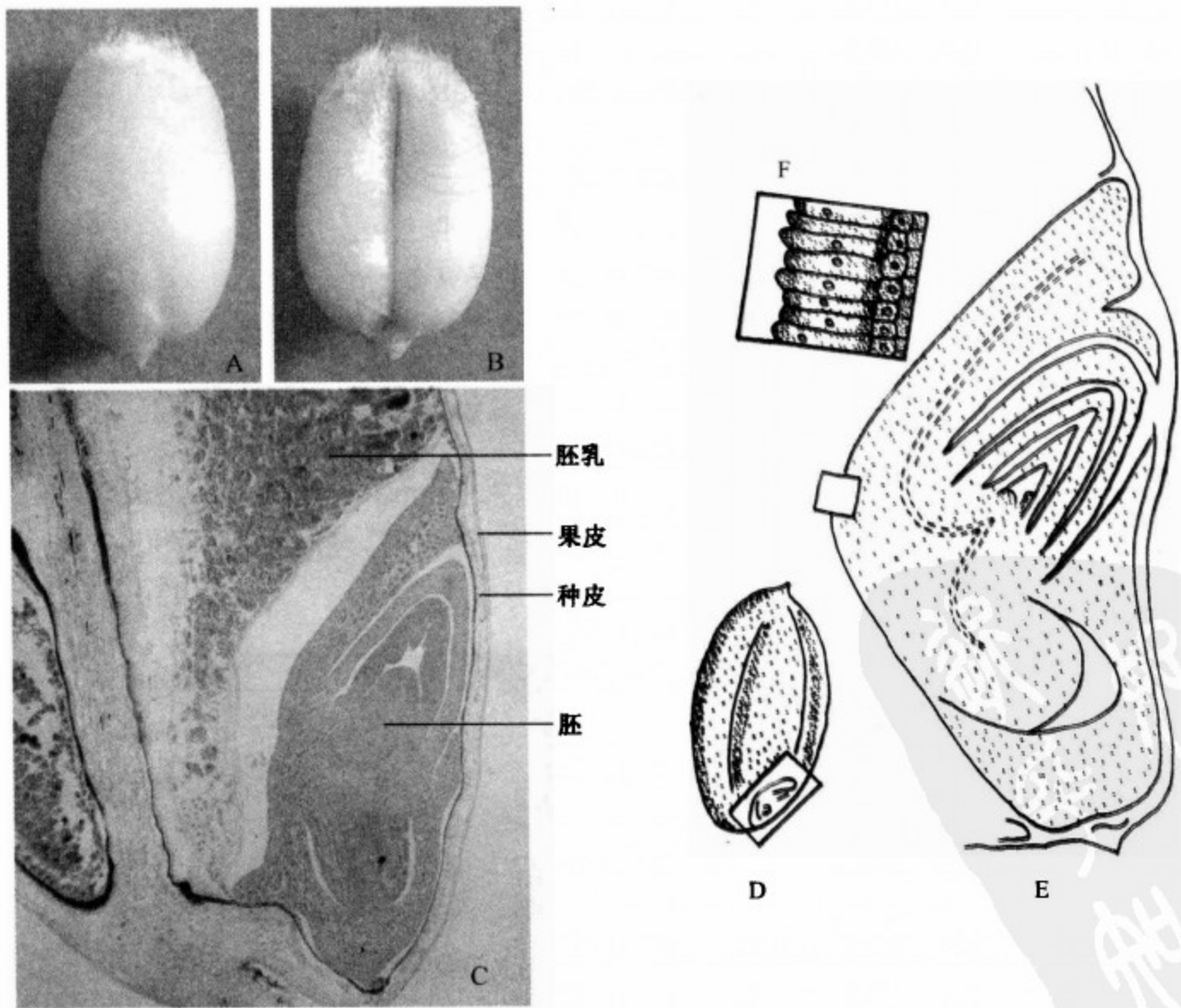


图 3-2 小麦、水稻颖果外形及部分纵切

A、B. 背腹面观 C. 沿胚部部分纵切 D~F. 示意图 (D. 颖果 E. 胚纵剖 F. 盾片上皮细胞)

(二) 无胚乳种子

无胚乳种子 (exalbuminous seed) 的结构包括种皮和胚两部分。双子叶植物中的花生、豆类、瓜类、油菜、棉、桃、柑橘等植物的种子和单子叶植物中的矮慈姑 (*Sagittaria pygmaea* Miq.)、眼子菜属 (*Potamogeton*) 等植物的种子均属此类型。

1. 双子叶植物无胚乳种子 (以蚕豆为例)

蚕豆种子一端的一条黑色细长的瘢痕称为种脐，是种子脱落后留下的痕迹。种脐一端有一细小种孔，与种孔相对的另一端隆起部分为种脊。两个“豆瓣”为子叶，子叶外侧的小突起为胚根，连接两片子叶的结构为胚轴，与胚轴相连、与胚根相对的另一端为胚芽 (图 3-3)。

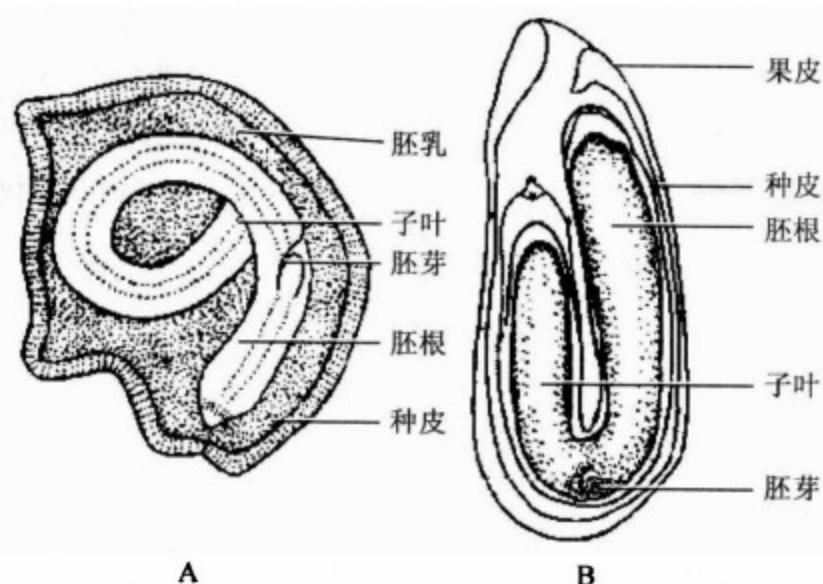


图 3-3 单子叶植物种子纵切

A. 洋葱有胚乳种子 B. 慈姑无胚乳种子 (果实) (依陆时万)

2. 单子叶无胚乳种子

单子叶植物眼子菜 (*Potamogeton distinctus* A. Benn.)、慈姑 (*Sagittaria sagittifolia* L.) 等的种子很小，仅有种皮和胚两部分，种皮薄，胚弯曲，子叶一枚 (图 3-4)。

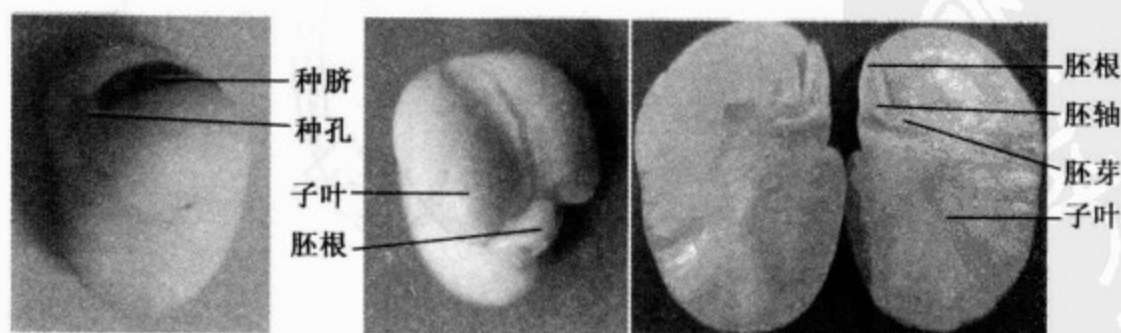


图 3-4 蚕豆种子外形及胚结构

(三) 胚状体与人工种子

胚状体是指具有胚的性质或特性的细胞团。在自然界中,胚状体并非少见。例如,珠心和珠被组织的一些细胞可发育成胚状体,并可萌发成幼苗;落地生根(*Bryophyllum pinnatum* L. f. Oken)的叶缘,也可自然产生许多胚状体。胚状体有极性分化,有自己的根端和茎端。通过组织培养诱导产生的胚状体,是人工种子的主要组成部分,加上含有养分和具有保护功能的物质(人工种皮)的包裹,即获得可代替生物学种子的人工种子。

人工种子(Murashige, 1977)是指利用植物细胞的全能性,将植物离体培养中产生的体细胞胚或能发育成完整植株的分生组织(芽、茎段、愈伤组织、胚状体等)包埋在含有营养物质和具有保护功能的外壳内,在适宜条件下能够发芽出苗、可代替种子的颗粒体或人工培养物。因此,人工种子是生物技术的产物,也是用来繁殖和播种的材料。

目前,已获得人工种子的植物有200多种,如胡萝卜、芹菜、苜蓿(*Medicago sativa* L.)、水稻、番茄、莴苣、花椰菜(*Brassica oleracea* var. *botrytis*.)、玉米、西洋参(*Panax quiquefolium* L.)、山茶等。人工种子周年皆可生产,需用空间小、占地少,而且胚状体繁殖速度快、数量多。因此,人工种子在农业生产上具有广泛的应用潜力。

现已在植物中,人工培养出胚状体,许多植物的人工种子已走向产业化。人工种子主要由三部分组成:一是胚状体(分生组织),它相当于天然种子的胚,是有生命的物质结构;二是供胚状体维持生命力和保证其在适宜的环境条件下生长发育的人工胚乳;三是具有保护作用的“人工种皮”,它能在适宜条件下维持胚状体正常的萌发、生长,具备透水透气、固定成型、耐机械冲击且不易损伤的特性。

人工种子具有以下5个优点:①人工种子繁殖速度快。人工种子中的体细胞胚是通过组织培养法生产的,故能以很快的速度繁殖生产体细胞胚。以胡萝卜为例,用一个体积为12L的发酵罐在20d内生产的胡萝卜体细胞胚可制作1000万粒人工种子,可供几万亩地种植,这就大大地节省了种子。此外,人工种子的包裹层是通过化学方法生产的,不受生物生产的任何限制。②可望获得整齐一致的植物苗,利于农业生产的规范化、标准化和机械化管理。大量人工种子来源于同一植株的体细胞,不存在任何遗传变异问题。③缩短育种周期、加速良种繁育速度。在新品种选育过程中,利用人工种子技术,只需有一株优良单株便可大量繁殖,这样将大大加速杂交一代杂种的应用速度,扩大应用规模和范围。④人工种子还具备一些天然种子不具备的功能。人工种子的胚乳和种皮,构成了体细胞胚胶囊。在胶囊中可根据不同植物的需要配制最优的营养,还可加入某些农药、微生物、除草剂等防止病害、杂草发生。⑤人工种子便于贮藏和运输,适合机械化播种。人工种子是通过人工的方法制造的,它的体积小(通常仅几毫米),故占用空间小、操作方便,非常便于贮藏和运输。人工种子的均匀度高,利于机械化播种。随着农业生物技术,尤其是组织培养和细胞培养技术的发展,人工种子将成为高科技种子业中的主导技术之一,在农业生产中发挥重要作用。

第二节 种子的萌发与幼苗类型

一、种子休眠与萌发

(一) 种子休眠

1. 种子休眠

种子休眠(seed dormancy)是指具有生活力的种子给予适宜的外在条件(如适宜

的温度、充足的水分和足够的氧气等)而不能发芽的特性。种子休眠是植物适应环境和延续生存的一种对策。种子休眠能有效地调节种子萌发的时间和空间,对植物的繁衍和适应性有重要的生态学意义。因此,研究种子的休眠特性和机理及其解除方法,有助于农业生产和植物多样性的保护。

2. 种子休眠的原因

种子休眠的原因可归为两大类:第一类是胚本身的因素造成的,包括胚发育未完成,生理上未成熟,缺少必须的激素或存在抑制萌发的物质。用低温层积、变温处理、干燥、激素处理等方法可解除其休眠。第二类是种壳(种皮和果皮等)的限制造成的。包括种壳的机械阻碍、不透水性、不透气性以及种壳中存在抑制萌发的物质等原因。用物理、化学方法破坏种皮或去除种壳即可解除其休眠。此外,如胚乳的合成、积累和转化尚未完成也与种子休眠有关。

一般说来,种子休眠的类型有生理休眠、形态休眠(胚后发育)、形态生理休眠和强迫休眠四种。另外,根据休眠的机制又可将种子休眠类型分为物理休眠、化学休眠、生理休眠等。根据休眠的程度又可将休眠分为浅休眠、中等休眠和深休眠等。根据休眠因素与种子的关系,可分为外源休眠(种壳休眠)、内源休眠(胚休眠),或二者兼有的休眠。此外,根据种子休眠产生的时间可分为初生休眠(收获时即已具有的休眠现象)和次生休眠(原来无休眠或解除休眠后的种子因高温、低氧、高二氧化碳、低水势或缺乏光照等不适宜环境条件诱发的休眠)。

1) 生理休眠

生理休眠的种子具有通透性种皮和充分发育的胚,但缺乏足够的生长势去克服胚包围物(如胚乳、种皮或胚乳和种皮)的机械阻力,这些种子成熟后不能立即萌发或萌发能力很低。胚尚未完成发育好是种子休眠的原因之一。兰花(*Cymbidium* spp.)、人参、冬青(*Llex chinensis* Sims.)、当归(*Angelicae sinensis* Radix)、白蜡树(*Fraxinus chinensis* Roxb.)等植物的胚很小,结构不完善,要经过一段时间的继续发育,才达到萌发状态。有些植物的种子形成后,其胚在形态上似已成熟,但生理未熟,需通过后熟作用(after ripening)才能萌发。种子完成后熟作用所历经的时间叫做后熟期,种子后熟期的长短因植物而异,莎草种子长达7年,小麦少则5d(白皮),多则35~55d(红皮),而油菜在田间就已完成后熟作用。

种皮或果皮的限制也能导致种子休眠。豆科、锦葵科、蓼科、樟科、百合科等植物的种子,有坚厚的种皮或果皮,甚至附有致密的蜡质和角质,常被称为硬实或石种子。硬实百分率常随植物种类、成熟度、成熟条件和贮藏时间而有很大变化。种子成熟时,空气湿度低常可导致硬实性(率)增加。硬实的种皮具有发达的角质层、栅栏状细胞及骨状石细胞(特别是种脐部位),透水和透气性极弱而阻碍胚的生长,呈现休眠或发芽缓慢、不整齐,如莲子、椰子、苜蓿、紫云英(*Astragalus sinicus* L.)等。这类种子要经过各种化学和物理处理才能迅速吸水发芽。

种子的生理休眠有浅休眠、中等休眠和深休眠三个水平。大多数温带地区的植物如小麦、大麦、向日葵、莴苣、青檀(*Pteroceltis tatarinowii* Maxim.)等具有典型的浅休眠。种子的感光性也是一种浅休眠。中等或深休眠种子的萌发情况要复杂得多。表现中等生理休眠的类型各种各样。从这些种子中剥出的胚,呈正常生长,如果偏离正常条件,特别是新采集的种子有时表现生长异常。

2) 形态休眠

形态休眠是指虽然种子本身的发育已达到最高的干重,并且可能已干燥离开母体,但是胚发育却不完整,甚至分化尚未开始,因此播种后在短期内无法萌发。形态休眠或未成熟胚休眠的植物

主要分布在热带地区。但在温带地区也有发生，如乌头属 (*Aconitum* L.) 的某些植物。

3) 形态生理休眠

形态生理休眠的种子是一类形态休眠和生理休眠结合类型的种子，这类种子的胚不但在形态上发育不充分，而且在生理上也未成熟，它们必须经受温和（或）冷的层积处理才能萌发。一般情况下，发育正常的种子发芽率最高，胚乳较多的种子发芽率高于胚乳较少的种子，胚发育不好的种子均不能发芽。

4) 抑制物的存在

种子内抑制萌发的物质多数是一些低分子量的有机物，如具挥发性的氢氰酸、氨、芥子油，醛类化合物中肉桂醛，酚类化合物中的水杨酸、没食子酸，生物碱中的咖啡碱、古柯碱，不饱和内酯类中的香豆素、花楸酸以及脱落酸等。这些物质存在于果肉（苹果、梨、番茄、西瓜、甜瓜）、种皮（苍耳、甘蓝、大麦、燕麦）、果皮（酸橙）、胚乳（鳶尾、莴苣）、子叶（菜豆）等处，能使其内部的种子潜伏不动。

5) 强迫休眠

强迫休眠 (epistotic dormancy) 也称环境休眠，是指种子由于缺乏适当的条件而不萌发，这与真正意义上的休眠有质的不同。例如，成熟种子的含水量低和极端温度等；生理休眠与种子本身的特性有关，因植物种类和胁迫条件而异。种子不能萌发的原因主要有内部环境和外部环境。内部环境主要由于种皮阻止种子吸水导致不萌发，如果这种种子经过火烧或日温的波动影响去除种皮或分解种皮，使种子能够吸收到水分则即可萌发。外部环境主要有温度、水分、氧气等，如果这些因子不能满足，种子也不能萌发。

大多数种子都是综合休眠，是各种内部休眠和外部休眠类型的组合。例如，山楂属 (*Crataegus*)、蔷薇属 (*Rosa*) 等植物中经常可以看到生理休眠结合硬的内果皮的延缓作用，山茱萸 (*Cornus officinalis* Sieb. et Zucc.) 种子的休眠属于因种皮不透性及胚后熟双重原因引起的综合休眠，拟南芥种子是种皮和胚共同作用引起的双重休眠类型，古莲种子是种皮硬实性和生理休眠的双重休眠。由于抑制萌发的原因间组合的多样性，很难对综合休眠进行明确的分类。应强调的是，同种或不同种的植物，甚至同一个体的不同种子之间都存在着休眠深度和类型的差异，这些差异还可能与植物的地理起源、种子的成熟度以及贮藏状态和持续时间等有关。

3. 解除休眠的途径

解除种子休眠的方法主要有：物理作用去除种皮的“硬实”性，减少种皮对发芽的障碍，提高发芽率；低温层积加快种子后熟，促进种子发芽；化学物质和激素刺激种子发芽；清水漂洗和光照处理解除休眠等。

1) 物理法

(1) 物理机械作用打破种皮“硬实”，减少种皮对发芽的障碍，提高发芽率。由于种皮（或果皮）及其附属物影响种子内外的通透性，造成种子发芽困难，通过剥壳、搓洗、变温、变湿、高温干燥、冷热水浸种等方法可改善种皮通透性。剥壳、高温干燥引起种皮龟裂，变温、变湿使种皮反复膨胀收缩变得疏松，搓洗种子使种皮变薄，冷热水浸种使种皮孔隙变大有利于种子的发芽。例如，菠菜种子经剥壳、高温干燥、冷热水浸泡后发芽率都明显高于未处理的种子；柿子椒、茄子经变温处理后，出芽时间提前，发芽率提高；胡萝卜种子经反复吸水干燥的变湿处理（喷水 24h 后，吸去水分晾干 2d）可提前 2~7d 出芽。

(2) 低温层积加快种子后熟, 促进种子发芽。已知有 100 多种植物的种子发芽要求低温湿润的条件来解除休眠。低温层积处理 (stratification), 即将种子置于 1~10℃ 湿沙中, 经 1~3 个月的低温处理, 或用冰箱冷藏种子来打破休眠, 如香菜、莴苣种子在 4℃ 冰箱中处理 24h 后, 发芽率明显提高。

2) 化学法

化学物质和激素刺激种子发芽。一些化学物质如双氧水、硫酸、硝酸钾、丙酮、乙醇、聚乙二醇 (PEG), 激素如赤霉素 (GA)、细胞分裂素、生长素、乙烯利等对种子发芽有影响。例如, 茄子用 100mg/kg 的赤霉素、芹菜用 60~300mg/kg 的赤霉素、莴苣用 20mg/kg 的赤霉素处理后发芽率都明显提高。值得注意的是, 用化学物质和激素处理种子对提高种子芽率虽然十分有效, 但应掌握适宜的浓度。例如, 生长素一般在低浓度下促进发芽, 但浓度稍高反而会抑制种子的发芽。

3) 其他方法

(1) 清水漂洗。西瓜、甜瓜、番茄、辣椒和茄子等种子种皮内含有萌发抑制物, 播种前将种子浸泡在水中, 反复漂洗, 流水更佳, 让抑制物渗透出来, 能够提高发芽率。

(2) 光照处理。需光种子种类很多, 对光照的要求也不一样。有些种子一次性感光就能萌发。例如, 泡桐浸种后 1000 lx 光照 10min 就能诱发 30% 种子萌发, 8h 光照萌发率达 80%。有些植物的种子则需 7~10d, 每天 5~10h 的光周期诱导才能萌发, 如榕树等。藜、莴苣、云杉、水浮莲、芹菜和烟草的某些品种, 种子吸胀后照光也可解除休眠。此外, X 射线、超声波、高低频电流、电磁场等可破除种子休眠; 子叶醇 (cotylenol) 和子叶素 E (cotylenin E) 也有破除生菜种子休眠的效用。寄生植物独角金 [*Striga asiatica* (L.) O. Kuntze] 种子的萌发受寄主植物根部的渗液——独角金醇 (strigol) 的促进, 类似的作用物也可从棉籽中分离得到。

4. 种子休眠的分子生物学基础

对 GA 和 ABA 的敏感型和缺陷型突变体的研究表明, GA 和 ABA 在种子休眠控制中起着关键作用, 前者打破休眠, 后者维持休眠。目前研究种子休眠的分子技术包括 ABA 突变体的利用、分子标记、转基因技术、用反义 RNA 阻止基因的表达、cDNA 克隆技术等。对于许多作物而言, 其野生种类通常比栽培种类具有更强的休眠特性。对 ABA 突变体和野生型植株进行互交实验发现, 只有胚胎本身产生的 ABA 才可引起休眠。对 ABA 敏感的小麦种子的研究表明, 休眠种子中的一些对 ABA 敏感基因表达被延迟了。Lea 基因, 也称后期胚胎发育丰富基因, 它们是仅仅在胚休眠过程中表达的一组基因, 其表达受 ABA 调节, 说明基因表达反过来也受激素的影响。目前, 对种子休眠的基因识别、定位及其表达、遗传方式等的研究已引起人们广泛的兴趣。

(二) 种子萌发

1. 种子萌发的概念

种子萌发 (seed germination) 是指成熟的种子从吸水到胚根突破种皮期间发生的一系列生理生化过程。在形态上, 种子萌发是指成熟的、完整的和具有生活力的种子吸水后, 胚生长突破种皮并形成幼苗的过程。通常以胚根突破种皮作为萌发的标志。在生理上, 种子萌发是指无休眠或已解除休眠的种子吸水后由相对静止状态转为生理活动状态, 呼吸作用加强, 贮藏物质被分解并转化为可供胚利用的物质, 引起胚生长的过程。就分子生物学而言, 种子萌发的本质是指成熟的种子在适宜的水分、温度和氧气等因子

的影响下, 种子内某些基因得以表达和酶被活化, 并引起一系列与胚生长有关的生物化学过程。

2. 种子萌发的条件

1) 内在条件

种子萌发的内在条件主要有: ①完整的结构, 种子的种皮、胚或胚乳任一部分残缺, 尤其胚的残缺, 会影响种子的萌发。②生理性成熟, 生理上未成熟的种子, 或代谢合成大于分解, 或抑制物存在并限制发芽。③充沛的活力, 充沛的活力是种子早发芽、发壮芽的重要条件; 贮藏时间过久, 种子失去生活力后也不能萌发。④丰富的营养, 无论是有胚乳种子还是无胚乳种子, 胚的生长都需要消耗大量营养物质。养分不足的种子不能萌发, 或即使萌发也不能形成壮苗。

2) 外在条件

一般植物种子, 只要具有充足的水分、适宜的温度和足够的氧气就能萌发生长, 有些植物的种子萌发时还必须具备光照或黑暗条件。创造良好的环境条件, 协调好水分、温度和氧气的关系是种子顺利萌发的根本保证。这是因为: 在种子萌发过程中, 水分过多则易造成萌发中的种子缺氧。但是, 如果种子萌发时温度过高, 可适当增加水分以降低种子周围的温度。这就是所谓的水少氧足, 有利于提高萌发种子的温度; 水多氧少, 有利于短时间内降低种子萌发的温度。

(1) 水分

水分是种子萌发的第一外在条件。种子只有充分吸胀后, 细胞中的原生质胶体才能由凝胶变为溶胶, 使细胞器结构恢复、基因活化、转录并合成蛋白质; 同时, 吸水后的种子呼吸代谢加强, 贮藏物质不断水解成可溶性物质供胚发育; 吸水后种皮膨胀软化, 有利于种子内外气体交换, 抑制物的分解或溶失, 也有利于胚根、胚芽突破种皮而继续生长; 水分使种子内贮藏的植物激素由束缚型转化为游离型, 以调节胚的生长。在萌发过程中, 种子吸水的程度和速率与种子成分、温度以及环境中水分的有效性有关。一般淀粉和油料种子吸水达风干重的 30%~70% 即可发芽, 蛋白质含量高的种子吸水要达到风干重的 110% 以上才能发芽, 这是因为蛋白质有较大的亲水性。

(2) 温度

温度对种子萌发的影响有三基点——最低、最适和最高温度。在最低温度时, 种子萌发所需时间长, 发芽不整齐, 易烂种; 最适温度是在最短的时间内萌发率最高的温度。高于最适温度, 虽然萌发速率较快, 但发芽率低。低于最低温度或高于最高温度时, 种子就不能萌发。一般冬作物或高纬度起源与分布的植物种子萌发的温度三基点较低, 而夏作物或低纬度起源与分布的植物种子萌发的温度三基点较高。例如, 小麦发芽的最低、最适和最高温度分别是 3~5℃、20~28℃ 和 30~40℃, 番茄发芽的最低、最适和最高温度分别是 15℃、25~30℃ 和 35℃。

(3) 氧气

种子萌发过程中, 由于旺盛的呼吸作用而需要足够的氧气。一般植物的种子在 10% 以上的氧浓度时才能正常萌发, 当氧浓度在 5% 以下时, 很多植物种子不能萌发。尤其是脂肪较多的花生、大豆和棉花等的种子萌发时需氧更多, 因此这类种子宜浅播。若播后遇雨, 要及时松土排水, 改善土壤的通气条件, 否则会引起烂种。

(4) 光照

对多数农作物种子来说,如水稻、小麦、大豆、棉花等,只要水、温、氧条件满足了就能够萌发,萌发不受有无光照条件的影响,这类种子称为中光种子。种子的这一特性与人类在作物生产中长期选留种子有关。但有些植物,如莴苣、紫苏、胡萝卜、桦木以及多种杂草种子,它们在有光条件下萌发良好,在黑暗中则不能发芽或发芽不良,这类种子称为需光种子。而另一类植物如葱、韭菜、苋菜、番茄、茄子、南瓜等,它们的种子在光下萌发不好,而在黑暗中反而发芽很好,这类种子称为喜暗(或嫌光)种子。光对种子萌发的影响是通过光敏色素实现的。

3. 种子萌发的过程

1) 物理过程

种子萌发的物理过程依赖于种子原生质胶体吸胀作用的物理吸水,与种子代谢无关。无论种子是否通过休眠,是否有生活力,同样都能吸水。通过吸胀吸水,活种子中的原生质胶体由凝胶状态转变为溶胶状态,使那些在干种子中结构被破坏的细胞器和不活化的高分子得以伸展与修复,表现出应有的完整结构和功能。

2) 生物化学过程

种子经过快速吸水的物理过程后,其细胞的原生质水合程度趋向饱和,细胞膨压增加,阻碍了细胞的进一步吸水,出现一个吸水暂停或速度变慢的阶段。随着细胞水合程度的增加,酶蛋白恢复活性,细胞中某些基因开始表达,转录成 mRNA。于是,“新生”的 mRNA 与原有“储备”的 mRNA 开始翻译与萌发有关的蛋白质。与此同时,酶促反应与呼吸作用加强。子叶或胚乳中的贮藏物质开始分解,转变成简单的可溶性化合物,如淀粉被分解为葡萄糖;蛋白质被分解为氨基酸;核酸被分解为核苷酸和核苷;脂肪被分解为甘油和脂肪酸。氨基酸、葡萄糖、甘油和脂肪酸则进一步转化为可运输的酰胺、蔗糖等化合物。这些可溶性的物质,一方面给胚的发育提供了营养,另一方面也提高了胚细胞的吸水能力。

在种子萌发过程中,禾谷类作物种子的糊粉层能分泌淀粉酶和其他酶类,分解、转化胚乳中的养分,以供胚根、下胚轴和胚芽生长利用。当胚乳中的淀粉转化时,可见完整的淀粉粒上出现小缺痕,随着淀粉粒消化,缺痕逐渐深入扩大并在淀粉粒内部沟通起来,使淀粉粒裂为碎屑,直至全部淀粉转变为可溶性糖。

3) 生长过程

胚在获得养分的同时,胚根、胚芽中的核酸、蛋白质等原生质的组成成分合成旺盛,细胞吸水加强并加速分裂,胚沿纵轴方向延伸,使整个胚体伸长。当胚根突破种皮后,有氧呼吸加强,新生器官生长加快,表现为种子的吸水和鲜重的持续增加。胚根继续生长伸入土中,接着胚芽或连同下胚轴也相继由种皮内伸出。以后,胚根继续发育为根系,使幼苗固定于土壤中,并从土壤中吸取水分和养料;胚芽伸出土面,形成茎叶系统,这样便发育成为幼苗。

4. 种子萌发过程中胚乳细胞的编程性死亡

种子萌发时,糊粉层细胞向胞外分泌葡聚糖酶和木聚糖酶以分解胚乳细胞壁,同时分泌各种水解酶,以分解胚乳细胞内容物,为胚的生长发育提供营养物质。在此过程中,胚乳细胞降解死亡,之后糊粉层细胞也相继死亡。在玉米胚乳细胞死亡过程中,出现细胞收缩、DNA 梯状条带,说明其死亡很可能是细胞的编程性死亡(PCD)。对玉米胚乳突变体 sh2 (shrunk2) 研究表明,核

小体间的 DNA 切割与依赖于 Ca^{2+} 的内源核酸酶有关, 并已鉴定了三个酶, 分别定名为核酸酶 I、II、III。这些酶能切割单链 DNA 和 RNA, pH 低于 5.1 时失活, 对 EDTA 敏感。在 sh2 突变体中, 发现其乙烯含量比野生型 Su 高。用外源乙烯处理 Su 和 sh2 种子, 发现胚乳细胞中 DNA 降解更加剧烈, 并促进胚乳细胞死亡。相反, 用 AVG (aminoethoxy vinyl glycine, 乙烯生物合成抑制剂) 处理 sh2 种子减少了 DNA 的降解和胚乳细胞死亡。因此, 乙烯是胚乳细胞进行 PCD 的信号分子。对大麦糊粉层细胞的研究表明, 其死亡过程中出现细胞收缩、DNA 降解成寡聚核小体大小的 DNA 片段和 DNA 3'-OH 端, 并且靠近胚的糊粉层细胞先出现 DNA 降解。这说明糊粉层细胞死亡也同样存在 PCD 现象。小麦、大麦糊粉层细胞死亡受胚的时空控制, 胚处于休眠状态时, ABA 含量很高, 抑制糊粉层细胞死亡。而胚萌发时, 胚合成大量 GA 诱导糊粉层细胞死亡。

体外实验表明, ABA 能降低胞质 Ca^{2+} 浓度和提高胞内 pH, 抑制水解酶的产生和 DNA 的降解; 而 GA 的作用与 ABA 恰好相反。因此, 在活体内糊粉层细胞死亡很可能是通过胚产生的 ABA 和 GA 的相互拮抗来实现的, 其中 GA 是其触发物 (trigger, 或激发子 elicitor 或信号分子 signal molecular)。冈田酸 (OA) 能抑制糊粉层细胞死亡, 说明该信号传导途径涉及蛋白磷酸化作用。但具体的信号传导途径至今仍不清楚。

二、幼苗类型

不同植物的幼苗 (seedling) 呈现不同的形态, 人们在研究植物幼苗时, 特别是结合植物的系统进化进行研究时, 常将幼苗划分为许多类型。但通常应用最为广泛的是根据种子萌发时子叶的位置, 将幼苗分为子叶出土幼苗 (epigeaeous seedling) 和子叶留土幼苗 (hypogaeous seedling) 两大类。

(一) 子叶出土幼苗

在种子萌发时, 胚根首先突破种皮, 向下生长, 接着下胚轴迅速伸长, 将子叶带离种壳并推出地面, 子叶出土后变为绿色, 暂时进行光合作用, 并逐渐长大而展开。此后, 胚根、胚芽则相继发育为地下的根系和地上茎叶系统。裸子植物中的松树, 双子叶植物中的蓖麻、大豆、油菜、向日葵、棉花、瓜类以及单子叶植物的洋葱等的种子萌发时均形成子叶出土幼苗 (图 3-5, 图 3-6)。

(二) 子叶留土幼苗

有些植物的种子萌发时, 仅子叶以上的上胚轴或中胚轴伸长生长, 它们连同胚芽向上伸出地面, 形成植物的茎叶系统。而下胚轴并不伸长或伸长极其有限, 使子叶和种皮藏留于土壤中。如双子叶植物的蚕豆、豌豆、柑橘、荔枝的无胚乳种子, 以及单子叶植物的水稻、小麦、玉米的有胚乳种子, 它们萌发形成的幼苗均属于子叶留土类型 (图 3-7, 图 3-8)。

此外, 有一些植物种子的萌发, 兼有子叶出土和子叶留土的特点。例如, 花生种子萌发时, 上胚轴和胚芽生长较快, 同时下胚轴也相应生长。火柴头 (*Commelina bengalensis* L.)、莺尾 (*Iris tectorum* Maxim) 种子发芽时, 既不是典型的子叶出土型, 也不是子叶留土型, 而是介于以上两种情况之间。其下胚轴长出土面, 并发育

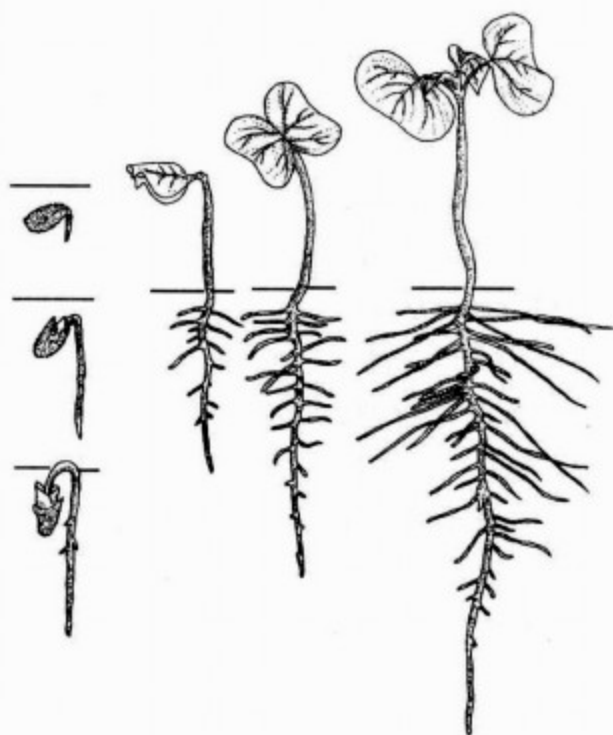


图 3-5 棉种子萌发与子叶出土幼苗图

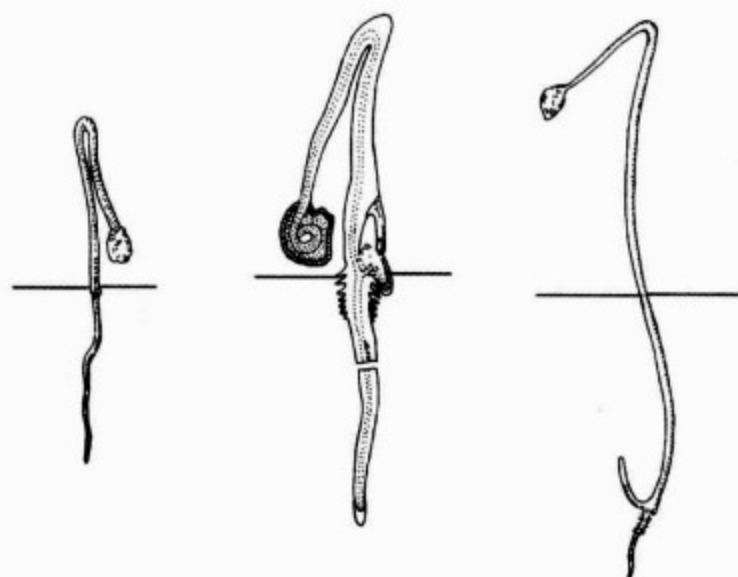


图 3-6 洋葱种子萌发与子叶出土幼苗

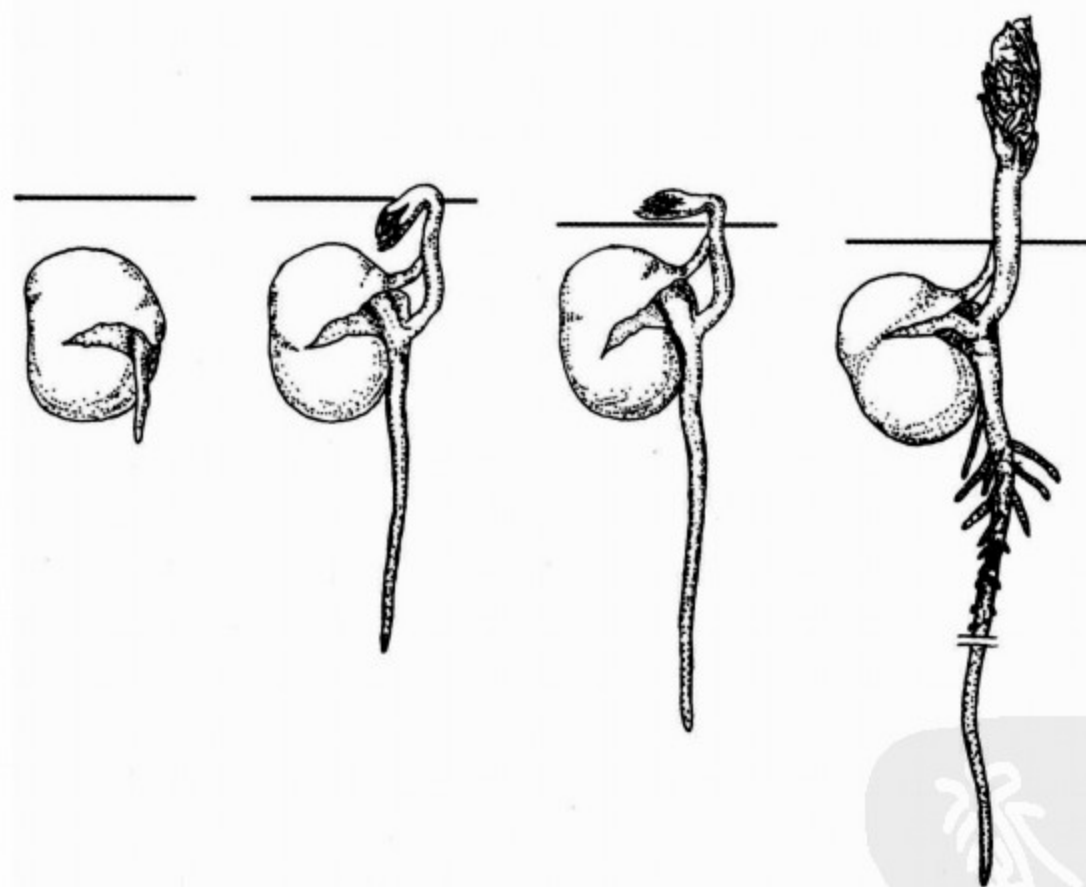


图 3-7 豌豆种子萌发与子叶留土幼苗

成幼苗主茎的一部分，而种壳却完全留在土中，子叶也不完全出土，子叶变成纤细的丝状结构留于种子的胚乳中。随着下胚轴的生长，这部分留于胚乳的子叶也随之伸长、顶端膨大成球状，当种子中的胚乳营养消耗殆尽，丝状结构的子叶也逐渐萎缩断离（图 3-9）。

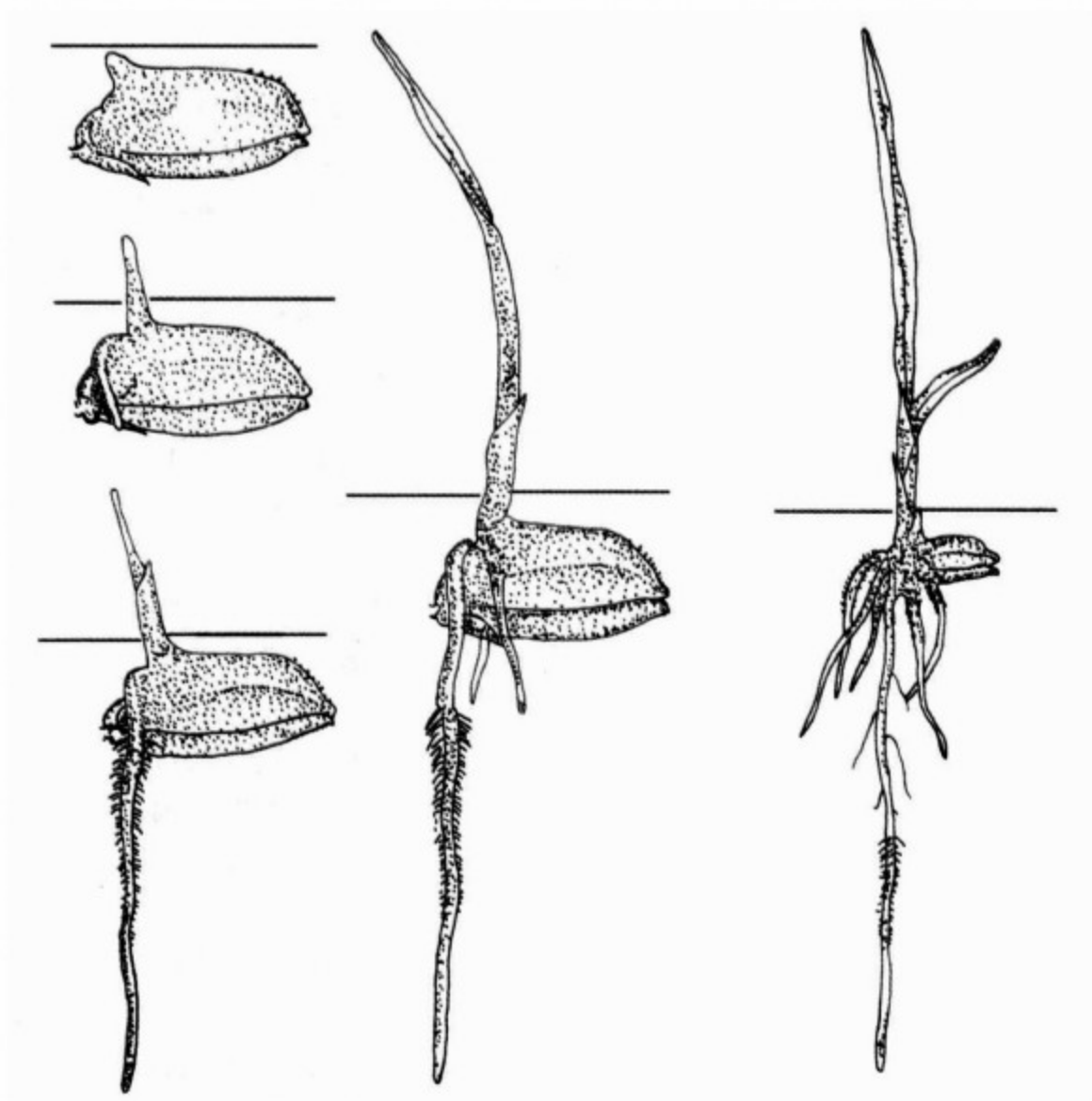


图 3-8 水稻种子萌发与子叶留土幼苗

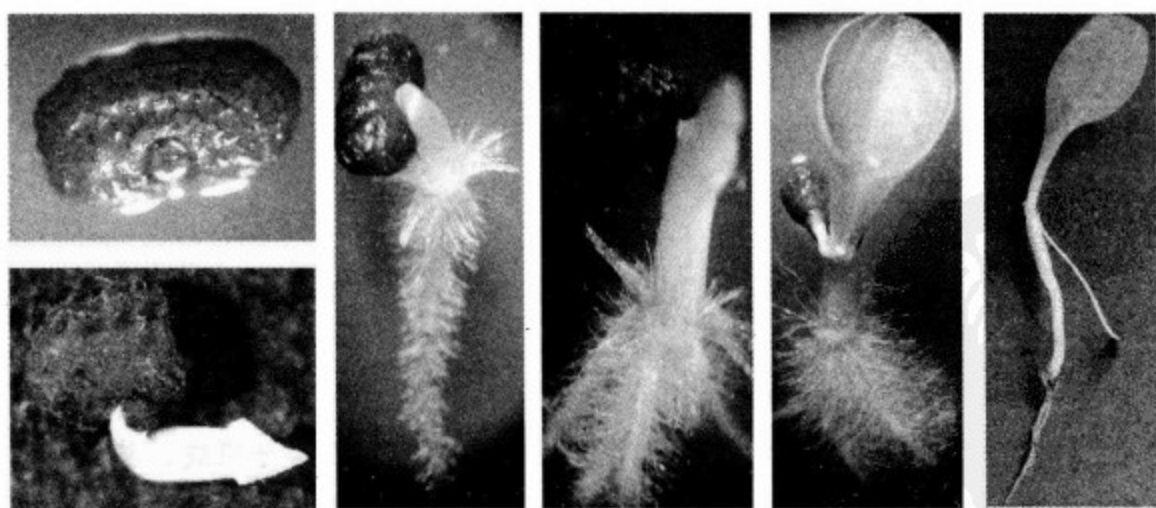


图 3-9 火柴头种子的萌发与幼苗的形成过程

(三) 幼苗类型与栽培管理

了解子叶出土和子叶留土两类幼苗的特点,在农业生产上可作为正确掌握种子播种深度的参考。一般情况下,子叶留土幼苗的种子播种可以稍深;子叶出土幼苗的种子播种宜浅一些,以利于下胚轴伸长,将子叶和胚芽顶出土面。但是同属于子叶出土类型的幼苗,其种子的播种深浅还需根据具体植物下胚轴顶土力的强弱而定。例如,菜豆的下胚轴顶土力较强,可适当深播;棉花的顶土力较弱,必须浅播。另外,也要考虑种子的大小、土壤湿度和土块的大小等条件,选择适宜的播种深度,以提高出苗率和培育健壮的幼苗。

农田杂草幼苗的识别是以杂草幼苗的形态组成特征为依据的,正确识别杂草幼苗对选择性除草剂发挥高效作用至关重要。幼苗的形态在遗传特征和科、属系统方面常具有相对的稳定性。因此,幼苗萌发方式和幼苗的子叶、初生叶及上胚轴、下胚轴等的形态特征都是鉴别杂草幼苗种类的主要依据。

幼苗萌发时,子叶出土类型多见于双子叶植物杂草,只有少数单子叶杂草属于此类;而子叶留土类型则在双子叶植物杂草中占少数,单子叶植物杂草则多属此类。

子叶的数目通常为1个或2个,但有些双子叶植物有3个子叶。子叶的大小,除了在出苗后20~30d之间尚可适当增大一些外,一般较为稳定,可作为区别某些杂草属和种的参考依据。子叶的形状多样化,有条形(篇蓄)、长椭圆形(酸模叶蓼)、卵形(茵陈蒿)、披针形(苍耳)、圆形(委陵菜)、方形(田旋花)、心形(苘麻)、肾形(肖梵天花)、针形(野灯心草)、二裂(圆叶牵牛)等。

上胚轴和下胚轴的长短、色泽、是否有毛,在不同植物的幼苗上存在差别。十字花科、伞形科、毛茛科和报春花科等的许多种类,在幼苗期其上胚轴均极不发达,幼苗呈莲座状,大车前的叶片能直接从两片子叶中间长出来;而有的杂草如藜、繁缕等,它们的上胚轴则明显伸长。鹅不食草的上胚轴外无毛,而旱莲子草、水苋等的上胚轴却覆生有毛。

幼苗的初生叶(子叶以上的第一片或第一对真叶)与成年叶片一样,也有对生、互生、轮生等排列方式,其形态有的与成年叶相同,有的则完全不同。例如,天蓝苜蓿、草木樨、车轴草等的初生叶为单叶,以后生长的成年叶则为三出复叶。

此外,幼苗真叶的色泽、叶缘形状、植物体的气味、分泌物等都可以作为鉴定幼苗的重要参考依据。

总结与复习

种子是植物高度进化的产物,是种子植物特有的繁殖器官。植物学上,种子是由受精后的胚珠发育而来的结构。生产上,通常将一切可用来播种的植物材料称为“种子”。两者既有区别,又有联系。

种子都含有种皮和胚两部分,有的植物的种子内还具有胚乳。种皮坚韧,为种子的保护层,禾谷类作物种子的种皮与果皮不易分开。胚由胚芽、胚轴、子叶和胚根四部分组成。其胚芽一般由生长点与幼叶构成(有些植物无幼叶),禾本科作物的胚芽外面有胚芽鞘包围,起保护作用;胚轴是连接胚芽、胚根和子叶的轴(包括上胚轴和下胚轴),胚轴的生长与幼苗类型有关;胚根由生长点与根冠所组成,禾本科作物的胚根外面包有胚根鞘,起保护作用。双子叶植物的胚有子叶两片,单子叶植物的胚只有一片子叶;胚乳是贮藏营养物质的组织,禾本科作物的胚乳包括糊粉层和淀粉细胞。

根据成熟种子内胚乳的有无和胚中子叶的数目,将种子分为双子叶有胚乳种子(如蓖麻等)、双子叶无胚乳种子(如大豆等)、单子叶有胚乳种子(如洋葱、小麦等)和单子叶无胚乳种子(如慈姑等)4种类型。

种子是有寿命的。具有生活力的种子给予适宜的外界条件仍处于不能发芽状态的特性称为休眠。种子休眠可分为多种类型。种子休眠具有生态学适应性意义。

种子萌发是指成熟的种子在适宜的萌发条件下，其胚由休眠状态转变为活动、生长状态的过程。种子萌发的内在条件包括完整的结构、生理上充分成熟、丰富的营养、充沛的活力。种子萌发必需的外在条件包括充足的水分、足量的氧气、适宜的温度等，水分、氧气和温度之间相互联系、相互制约。

种子萌发的过程包括物理性吸胀、生理生化代谢和生长过程。种子萌发生长过程中，如果下胚轴的相对生长速度和生长量明显大于上胚轴的相对生长速度和生长量，则形成子叶出土型幼苗，如大豆、洋葱等；如果上胚轴的相对生长速度和生长量大于下胚轴的相对生长速度和生长量，则形成子叶留土型幼苗，如豌豆、小麦等。了解幼苗类型对把握播种深度、精耕细作有指导意义。

练习与思考

1. 什么叫种子？植物学上的种子与生产中的种子有何异同？
2. 种子的基本结构包括哪些部分？各有什么特点？
3. 什么叫胚？胚由哪些部分所组成？各部分的作用是什么？
4. 种子分类的依据是什么？种子可分为哪些基本类型？结构上各有什么特点？
5. 研究种子的寿命有什么意义？
6. 什么是休眠？种子休眠有何意义？
7. 什么叫萌发？种子萌发需要哪些内、外在条件，为什么？了解种子萌发的内、外在条件有何意义？
8. 种子萌发要经历哪几个过程？各过程有何特点？
9. 幼苗的类型是如何形成的？有哪些幼苗类型？
10. 了解幼苗类型对农业生产有何实际意义？

数字资源
PDG

第四章 根的形态与结构

根 (root) 是植物长期适应陆生生活环境而逐渐发展和完善的营养器官, 为茎向下或在土中的延伸部分, 不分节与节间, 不生叶, 一般生长在相对稳定的土壤环境中, 是植株从土壤中吸收水分和矿质营养的主要器官。

第一节 根的形态特征

一、根的发生与生长

(一) 根的发生与生长

1. 根的发生

如前所述, 种子萌发、胚发育成新一代的个体, 其根、茎、叶分别来自于胚根和胚芽等的发育和生长。通常情况下, 陆生植物种子萌发时, 胚根先突破种皮生长 (水生植物的胚根迟于胚芽突破种皮), 形成植株的主根 (taproot)。当主根生长到一定长度时, 就会从内部侧向生出许多支根, 称为侧根。侧根与主根往往形成一定角度, 当侧根生长到一定长度时, 又能生出新的次一级的侧根, 这样的多次反复分支, 形成整株植物的根系, 以适应和满足植株的生长发育 (图 4-1A)。

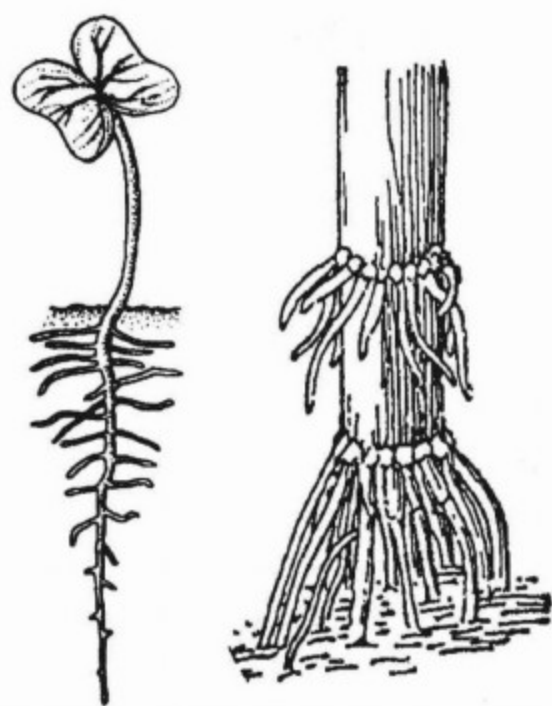


图 4-1 根的发生

A. 棉花胚根直接发育成定根

B. 玉米基部茎节上的不定根 (气生根)

萌发过程中形成的根统称为“种子根”。

2. 根与根系的类型

1) 定根与不定根

随着主根的进一步生长, 植株在主根的一定部位或植株的其他部位通常会产生出许多新根, 协调植株的生长。根据根的发生部位不同, 可将根分为定根和不定根两大类。

定根指发育于植株特定部位的根。定根包括主根 (main root) 和侧根 (lateral

root)。主根来自于胚根，侧根发生于主根的中柱鞘一定部位的细胞。

许多植物除了能产生定根外，还能从茎、叶、老根或胚轴上生出根来，这些根发生的位置不固定，都称为不定根 (adventitious root) (图 4-1B)。不定根也能不断地产生分支根，即侧根。禾本科植物的种子萌发时形成的主根，存活期不长，主要由胚轴上或茎的基部节上所产生的不定根所替代。生产上，扦插、压条等营养繁殖技术就是利用枝条、叶、地下茎等能产生不定根的习性进行的。

2) 直根系与须根系

任一植株地下部分的根总称为根系 (root system)，根系是在植株的生长发育过程中逐渐形成的。依据根系的组成特点，可将其分为直根系 (tap root system) 和须根系 (fibrous root system) 两类 (图 4-2)。直根系由明显发达的主根及其各级侧根组成。直根系由于主根发达 (粗且长)，入土深，各级侧根次第短小，一般呈陀螺状分布，大多数双子叶植物 (dicotyledons) 的根系属于此种类型，如棉花、菜豆、油菜、蒲公英等。

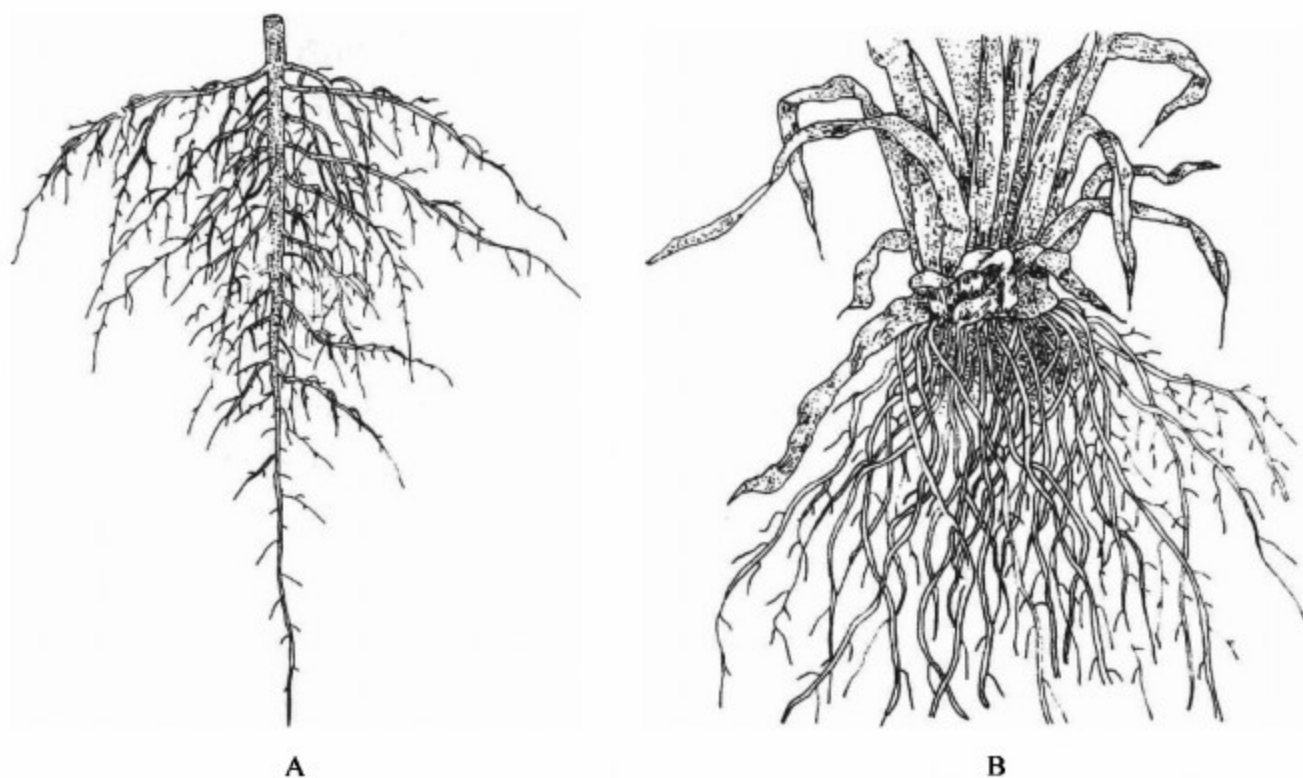


图 4-2 植物的根系

A. 黄麻直根系 B. 玉米的须根系 (依李扬汉)

须根系主要由不定根及其侧根所组成，有的须根系全部由不定根及其侧根组成。须根系主根不发达，根的粗细长短相差不多，入土较浅，呈丛生状态，似胡须样，故称为须根系，大多数单子叶植物 (monocotyledons) 属于此种类型，如小麦、水稻、高粱、葱、蒜等。

植物根系在土壤中分布的深度和广度常因植物的种类、生长发育的好坏、土壤条件以及人为因素的不同而异。生产上根据根系在土层中的分布深度将植物分为深根性植物和浅根性植物两类。根系分布于土壤深层的植物，称深根性植物。深根性植物主根发达、入土深达 2m 以上。一般具有直根系的植物多为深根性植物，如大豆、蓖麻、马尾松等。根系多在水平方向朝四周扩展，常分布在土壤的浅中层 (1~2m) 的植物，称浅根性植物。浅根性植物的主根不发达或不明显，常由不定根或侧根组成，即从胚轴基部

发生几条不定根，以后在分蘖节上继续产生不定根，不定根的数目和伸出的迟早，一般随植物的种类而有所不同。一般须根系植物多为浅根性植物，如车前 (*Plantago asiatica* L.)、小麦、水稻等。在生产上，深根性植物可适当深施肥，浅根性植物可适当浅施肥，并利用控制水、肥及光照强度来调整作物的根系，以达到丰产的目的。

根系的生长分布与植株地上部分的生长和发育状况有一定的相关性，植株的不同生长发育时期根系分布的深度不同。苗期根系浅、成株根系深，草本植物根系浅、木本植物根系深。农作物的根系大都分布于土壤的疏松耕作层，适度深耕可促进根系的发育、增加根系在土壤中分布的深度与广度，增加吸收面积，使作物获得高产。此外，不同作物进行间作套种时，必须考虑这些作物的根系在土层中的分布状态。用深根性和浅根性作物搭配种植，能够充分吸收利用不同土层深度的肥水，有利于提高作物单位面积的产量，如枣粮间作、林药间作和玉米与大豆间作等。

3. 根的生长特性

在植物的生长发育过程中，由于不断地受到环境的刺激和诱导，其器官的生长总是朝着这些刺激和诱导的方向，表现出植物特有的向性生长或向性运动。植物的向性生长是不可逆的运动过程。根的向性运动依外界因素的不同，主要包括向地性、向水性、向肥性和向气性等。

根的向地性指根具有向重力性生长的特性。现在普遍认为，根的向地性生长与根冠的结构有关。根的向水性指土壤中水分分布不均匀时，植物根趋向较湿地方生长的特性，这可能与根的吸收特性有关。根的向化性是指某些化学物质在植物周围分布不均匀而引起的生长，如作物根部朝向肥料较多的土壤生长（向肥性）。而根的向气性主要是指根总是向着通透性较好的土壤生长，因为根与茎叶一样需要进行呼吸作用，以利形成其生长和代谢所需的能量。农业上通过中耕松土来改善根际土壤的通气状况，以促进根系的发育。

4. 移栽植物的根系特点

移栽植物时，常易损害较多的根尖和根毛，造成水分吸收功能急剧下降。因此，为了尽量减少幼根的损伤，可以带土移栽，也可以适当剪去一些次要的枝叶，以减少蒸腾，保持植物体内的水分，同时移栽后要充分灌溉。

幼苗移栽时常采取断主根处理，这是由于剪裁主根能够促发侧根和不定根，且对植株的成活率和地上部分的生长影响不大。这一措施已在板栗及黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 等许多植物上广泛应用。

(二) 影响根发育的因素

影响根发育的因素，除了植物本身的特性外，与其生长的土壤环境息息相关。

(1) 土壤水分

土壤耕作层的水分含量对苗期根系的发育影响很大。播种前雨量多，耕作层含水量较高，幼苗的根系将主要分布在耕作层，纵深分布不大，而成年植物根系分布的状况，还决定于土壤含水量的

变化。农业生产中的“蹲苗”或“烤田”，就是要促进根系的垂直分布。土壤保水能力的大小，对根系的分布有很大影响。保水能力强的土壤，水分的分布均匀，根系的纵横分布也比较匀称。

(2) 土壤肥力

肥沃的土壤促进根的生长。根对土壤中肥料的反应特别敏感，土壤肥沃，根产生侧根的能力强，但根系的总量相对较少，根的长度也较短。所以，在营养丰富的土层中有大量根的分支。换言之，通过施肥可以人为地控制根系的分布状况。根短、分支多，一般可看作是土壤营养条件好的一个生物学指标。当然也不能认为根量越多越好，因为根的发生和形成同样也要消耗养分。

(3) 土壤通透性

通透性好的土壤氧气充足，促进好气性微生物的活动，增加土壤中可利用养料，满足根的呼吸作用对氧气的需求。所以，通气良好的土层中，根分布深且分支多。旱生植物的根要呼吸耗氧，湿生和水生植物的根同样需要进行呼吸，需要游离氧。水湿生植物体内（包括根系）有发达的气隙空腔，用以贮存空气，满足根系的呼吸作用。例如，水稻的通气组织占植株组织的20%~30%，旱稻根系中的细胞间隙不足水稻的1/2，而豌豆的细胞间隙只有植株总体积的5%，由此可见根呼吸作用的重要性。

(4) 土壤致密度

在沙丘上生长的植物，它们的根系多集中在沙丘的表层，主根一般不深于1.5~2.0m，越来越多的研究证明，这些沙生植物之所以没有发达的垂直根系可能主要受土壤水分分布特点的影响。例如，农业上常用的中耕松土措施，不仅改善根系的通气状况，更改善了土壤的致密度，有利于根系的发育和在不同耕作层中的合理分布，相反比较黏重的土壤和板结的土壤往往不利于根系的发育。

此外，影响根发育的因素还有根区温度、土壤微生物和根系的分泌物及地上部分器官的生长状态等。

(三) 根在系统进化与个体发育中的地位和意义

根在系统进化与个体发育中占有非常重要的地位，是植物从水生迈向陆地生过程中逐渐发展完善的营养器官。与茎叶相比，根一般生长在土壤环境中，是相对稳定的营养器官。根据根系性状不仅可以科学客观地评价整个种群的发展演化趋势，而且还可以作为不同种群间的分类依据。

20世纪50~90年代，我国对玉米品种的根系生理特性演化趋势研究表明，随着年代的进展，品种的根系吸收和合成功能明显加强；而同期对大豆品种根系的演化趋势研究表明，大豆品种根表面积、根的体积、根的总重和侧根长度均随年代递增而增加；对新疆不同年代主栽的甜菜品种研究结果表明，在品种演替过程中，块根产量、含糖率、产糖量及干物质产量等皆呈上升趋势。正是因为这些作物根系功能的加强，极大推动了种群向着优质高产方向的选育。

对被子植物的个体发育而言，根的发育是整个植株生长的基础，一般根系的表面积超过茎叶表面积的5~15倍，充分体现了根系对植株正常生长的保证作用，根系生长停止将导致地上部分生长的停止。花盆中栽培的植物之所以不能无限长大，就是由于根的生长受到限制的缘故。尤其在植株幼苗期，促进根系的发育显得尤为重要，没有发育良好的根系从土壤中吸收营养，植株地上部根本不可能正常萌发生长。所以，根系是植物之本，“根深叶茂，本固枝荣”是人类生产实践的经验总结。

二、根的生理功能和利用

(一) 根的生理功能

俗话说，根深叶茂，要想使农作物、林木等地上部达到丰产的目的，必须有一个发育良好的根系。其主要功能可归纳为以下几点。

1. 吸收

植物体内所需要的物质，除一部分由叶或幼嫩茎自空气中吸收外，大部分自土壤中取得。根最主要的功能是从土壤中吸收水分和溶解在水中的二氧化碳、无机盐等。这主要靠根尖部位的根毛和幼嫩的表皮来完成。至于根尖以上的部分，常因表皮或外皮层细胞的栓质化或木栓层的形成，而失去吸收功能。水是植物的命根子，植物的整个生命活动过程都离不开水。根毛细胞和表皮细胞吸收的水分，经过根的皮层细胞依次向内传递，通过维管柱鞘最后到达根的导管中，运往茎、叶等器官，为植物的生命活动和蒸腾作用利用。二氧化碳是光合作用的重要原料，除了靠叶从空气中吸收外，根也从土壤中吸收溶解状态的二氧化碳或碳酸盐，供植物光合作用的需要。无机盐类也是从土壤溶液中吸收的，如硫酸盐、磷酸盐和硝酸盐等，都是以离子状态而被根所吸收。它们都是植物生活中不可缺少的，如氮、磷、钾等无机盐离子。根在吸收作用的同时还要进行输导作用，由根毛和表皮细胞吸收的水分和无机盐，通过根的维管组织输送到茎、叶，而叶所制造的有机养料经过茎输送到根，再经过根的维管组织输送到根的各部分，以维持根的生长和生活。

2. 固着

根的另一个主要功能是固着作用。多年生木本植物一般均具有庞大的地上部分，加上风、雨、冰、雪的袭击，植株如果没有反复分支、深入土壤的庞大根系与土壤紧密接触，以及根内牢固的机械组织和维管组织的共同作用，绝不能经受风雨和其他机械力量的袭击而挺立于地上。

3. 贮藏与繁殖

有些植物的根常肉质化、贮存大量营养物质，如萝卜、胡萝卜、甜菜及甘薯等。枣 (*Ziziphus jujuba* Mill.) 等植物可利用根蘖繁衍自身。

4. 合成

根还进行着许多复杂的生物化学反应，合成多种生物活性物质来调节植物的生长发育。放射性同位素示踪实验证明，在根中能合成多种必需氨基酸、植物激素（细胞分裂素类）和植物碱等，对植物地上部的生长发育具有重要的调控作用。

(二) 根の利用

随着人们对根认识的不断深入，利用其不同的特性，将它应用到了社会生产和生活的许多方面。

1. 繁殖与观赏

许多经济植物可以利用其根的繁殖功能直接进行苗木的繁殖。例如，在农业生产上，常利用甘薯的块根育苗，利用枣、草莓 (*Fragaria ananassa* Duch)、香椿 [*Toona sinensis* (A. Juss.) Roem.] 及板栗等的根蘖进行自然分株育苗等。

很多乔木或藤本植物的老根，如枣、苹果、葡萄及青风藤 [*Sinomenium acutum* (Thunb.) Rehd. et Wils.] 等的根，经过精雕细刻或扭曲加工，可制成多种工艺品供观赏等。

2. 食用与药用

许多植物的根可以供食用，如萝卜、胡萝卜等；另外，甜菜可作制糖原料，甘薯可制淀粉。许多植物的根很早就被作为重要的中药材，如人参、当归、何首乌 (*Polygonum multiflorum* Thunb.) 及甘草 (*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.) 等。

3. 其他

在自然界中，根系还可以保护坡地、堤岸及防止水土流失和防风固沙等。

第二节 根的解剖结构

一、根尖与根尖分区

(一) 根尖的概念

根尖 (root tip) 是指从根的顶端到着生根毛的部分。无论主根、侧根和不定根都具有根尖，它是根的生命活动中最活跃的部分，是根进行吸收、合成、分泌等作用的主要部位。根的伸长、根系的形成以及根内组织的分化也都是在根尖进行的，因此根尖的损伤会直接影响根的发育。

(二) 根尖分区及其细胞特征

为了研究方便和更好地了解根尖的结构，一般人为地将其分为四个区。从根尖顶端起，依次分为根冠 (root cap)、分生区 (meristematic zone)、伸长区 (elongation zone) 和成熟区 (maturation zone) 四个部分 (图 4-3)，总长约 1~5cm。其中，成熟区因为具有根毛又被称为根毛区 (root hair zone)，从分生区到根毛区各区的细胞逐渐分化成熟，形态结构和生理功能各不相同，除根冠外，其他各区的细胞特征逐渐过渡，无严格界限 (表 4-1)。

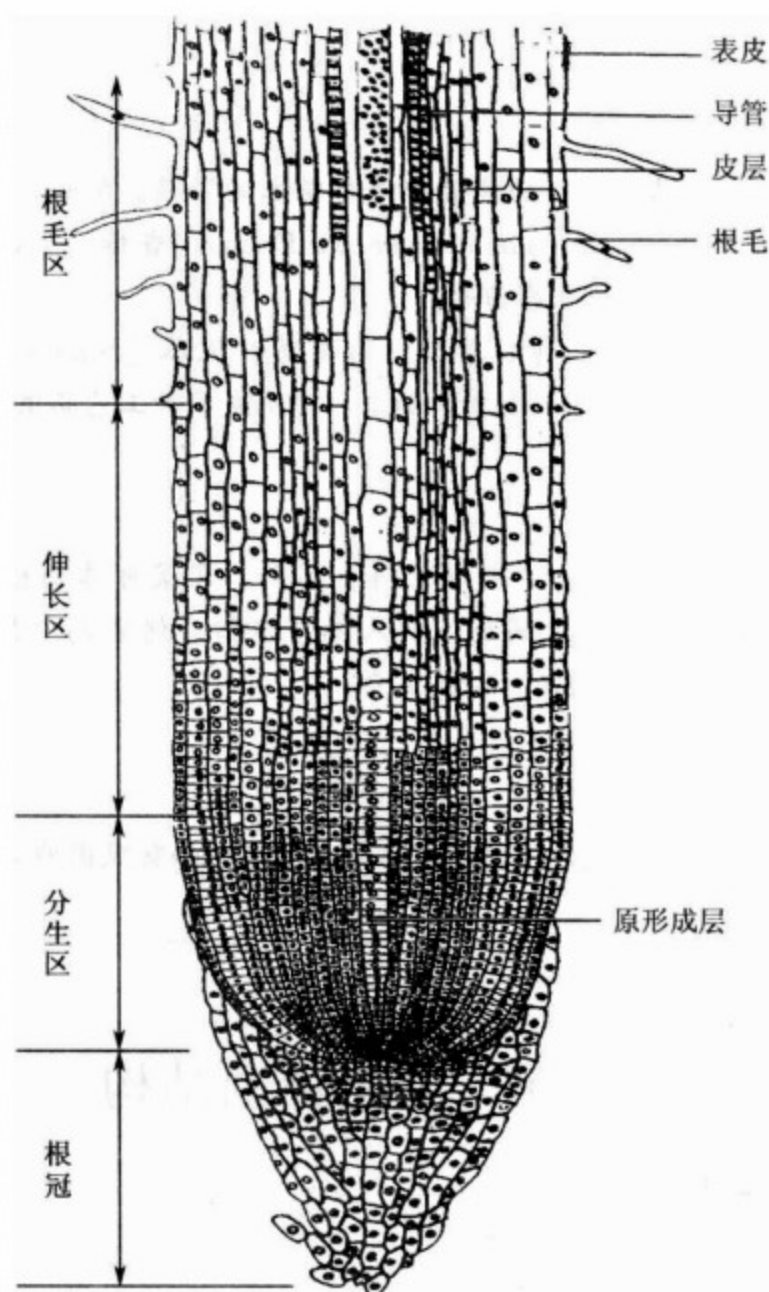


图 4-3 玉米根尖纵切，示根尖各分区

表 4-1 根尖分区及其细胞特征

分 区	外 观	细胞特点	功 能
根 冠	帽 状	不规则、外围细胞排列松散、具丰富的线粒体、质体、高尔基体和内质网	保护、向重性
分生区	圆锥状	等径、排列紧密、细胞质浓、细胞器丰富、核大、分裂能力强	分裂补充新细胞
伸长区	圆柱状	远离分生区的细胞体积较大，细胞沿纵轴方向伸长，液泡化明显、分化程度高	细胞生长和分化
成熟区	柱状具毛	细胞分化成熟，形成不同的组织结构，为了适应对水分等的吸收和运输	吸收水分和无机盐

1. 根冠

根冠是位于根尖顶端的帽状结构，由许多薄壁细胞组成，其作用主要是保护根尖的

分生区细胞。根冠细胞不规则，外围细胞大、排列疏松，内部（近分生区）细胞小、排列紧密。根冠细胞含丰富的内质网、高尔基体、线粒体和质体等细胞器，其外壁常有多糖类物质的黏液，可润滑根冠表面、促进根表离子交换、减少根在土壤颗粒间穿行的摩擦阻力，利于根的伸长生长。

根冠还与根的向地性生长有关。将正常向下生长的根水平放置，根尖的伸长区弯曲后继续向下生长，若将根冠切除，根的生长没有停止，但不再向下生长，直到长出新的根冠，这说明根冠可以感受重力。进一步的研究表明根冠感受重力部位是根冠中央部分的细胞，其细胞内有若干被称为“平衡石”的淀粉体（图 4-4），根的位置被改变时，如将正常向下生长的根水平放置时，“平衡石”受重力影响移向根近地面一侧；这种刺激引起了生长的变化，造成根尖远地面一侧生长较快，使根尖发生了弯曲，从而保证了根正常的向地性生长。除淀粉体外，线粒体、高尔基体、内质网等细胞器也可能与根的向地性有关。近年来的研究认为，根冠的向地性生长主要与其高含量的无机钙有关，在重力的作用下，淀粉体会把其内部的钙送到根冠下侧，如果用特殊的实验手段去阻止钙的移动，植物的根就不会按正常的方式去生长。

当根尖向下生长时，根冠外层细胞常常遭受磨损而不断解体脱落和死亡。但由于分生区细胞的不断分裂，根冠细胞可以不断得到补充，始终保持一定的几何形状和厚度，即保持动态平衡的生长状态。所以，根冠是保护根的顶端分生组织和帮助正在生长的根顺利地穿越土壤，并减少损伤以及感受重力的结构。

植物根的边缘细胞是从根冠表皮游离出来并聚集在根尖周围的一群特殊细胞，以前曾称为根冠脱落细胞。最近的证据表明，绝大多数物种的根边缘细胞具有生物学活性，其发育受内、外信号调控。边缘细胞一旦从根表皮游离后，其代谢活性大大上升、基因表达明显不同于根冠细胞。最近，与边缘细胞发育早期和晚期相关的两个基因 PsUGT1 和 RCPME1 分别被克隆和鉴定。边缘细胞能特异性地合成、分泌一系列的化学物质，包括花色素苷、抗生素、特异性酶类及其他化学物质，能抑制或促进根际周围的细菌、真菌、病毒、线虫等的生长以及中和根际周围一些有毒化学物质如铝毒。因此，边缘细胞在植物生长发育过程中起着多种生物学作用。

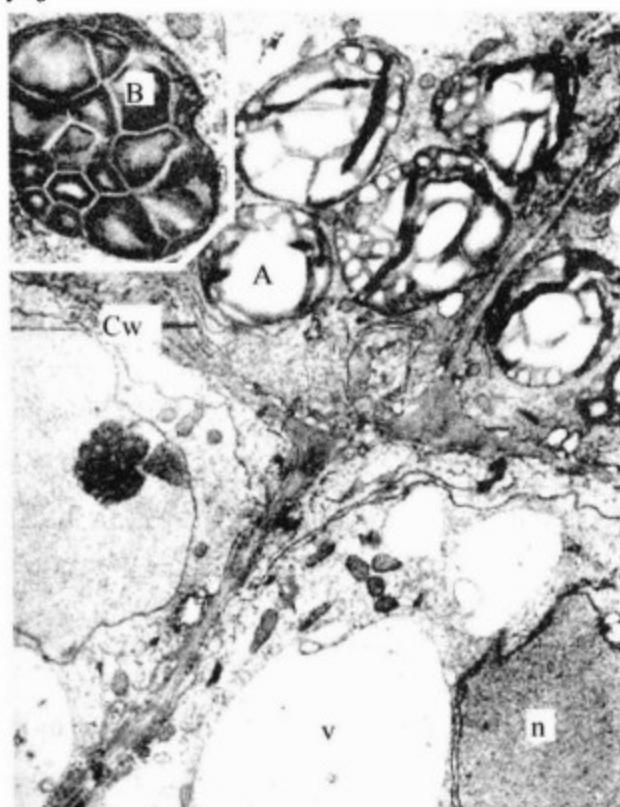


图 4-4 根冠细胞中的淀粉粒(平衡石)

A. 复粒淀粉粒 B. 一个复粒淀粉放大

(Cw. 细胞壁, v. 液泡, n. 细胞核)

2. 分生区

分生区位于根冠内侧，由顶端分生组织组成，整体形状如圆锥，故又名生长锥，长度约为 1~3mm，主要功能是分裂产生新细胞，以促进根尖生长，所以也称为生长点。分生区细胞小、近于等径、排列紧密，无细胞间隙，细胞壁薄、核大、质浓、液泡很小，分化程度低，具有很强的分裂能力，外观呈褐黄色。分生区产生的新细胞，一部分形成根冠细胞，以补偿根冠因受损伤而脱落的细胞；大部分细胞生长、分化，成为伸长区的部分，是产生和分化成根各部分结构的基础；同时，仍有一部分细胞保持分生能力，

以维持分生区的体积和功能, 进行自我永续 (图 4-5)。

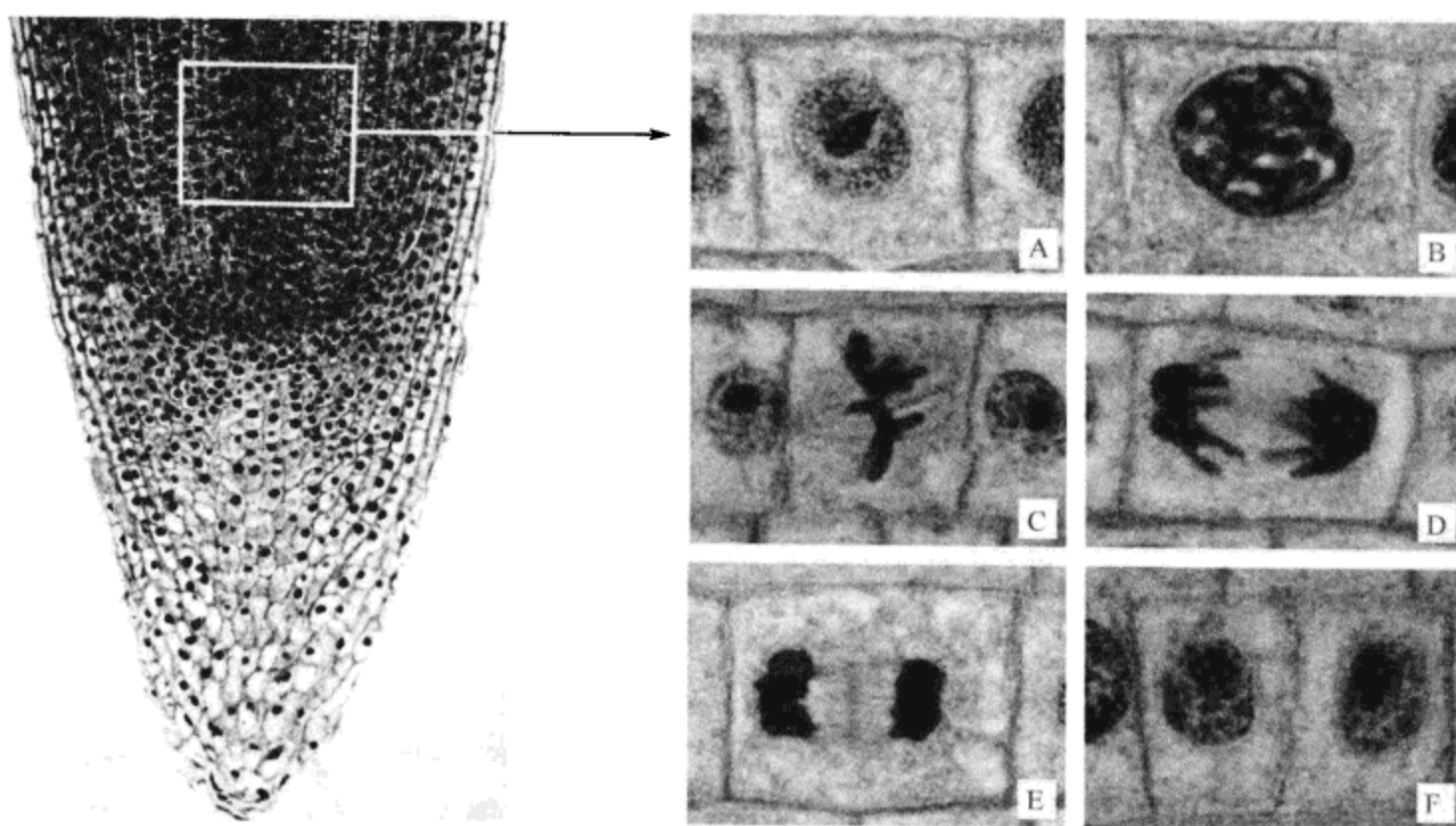


图 4-5 根尖分生区细胞特点

A. 细胞间期 B. 分裂前期 C. 分裂中期 D. 分裂后期 E. 分裂末期 F. 新生的子细胞

分生区的顶端分生组织由原分生组织和初生分生组织两部分构成。原分生组织位于最前端, 由胚性细胞组成。原分生组织所产生的细胞一部分不分化, 自我保留; 另一部分分化为初生分生组织, 位于原分生组织的后方。初生分生组织由原表皮、基本分生组织和原形成层构成, 原表皮为最外层细胞, 扁平的长方形, 将来分化为根的表皮; 基本分生组织细胞较大, 呈短圆筒形, 将来分化成根的皮层; 原形成层位于中央, 细胞长梭形, 直径较小, 密集成束, 将来分化成根的维管组织。

20 世纪 50 年代以后, 利用理化和放射自显影等技术研究发现在许多植物根尖的顶端分生组织中心, 有一群分裂活动甚弱的细胞群, 很少有核酸及蛋白质的合成, 所以其 DNA 和 RNA 及蛋白质的含量都较低, 线粒体较少, 细胞核、内质网、高尔基体等细胞器也较小, 形成了一个不活动的细胞区域, 该区域被称为不活动中心或静止中心 (quiescent center)。静止中心一般只占整个根端分生组织的一小部分。在胚根和幼小侧根原基时期, 没有静止中心; 在较老的根中才出现静止中心, 有丝分裂活跃的原始细胞位于静止中心的周围, 只有在辐射或手术处理使根损伤、除去根冠或冷冻引起休眠再恢复时, 才能重新使这部分细胞进行分裂, 所以静止中心可能是顶端分生组织细胞受损时补充的源泉。此外, 根的分生区还是细胞分裂素合成的场所。王忠等 (2004) 的研究表明, 根尖分生区细胞可感受光刺激并避光生长。

3. 伸长区

伸长区位于分生区的后方。此区细胞越远离分生区, 则细胞分裂活动越弱, 并逐渐停止。其细胞沿着根的纵轴方向伸长, 体积增大, 液泡化程度加强, 细胞质成一薄层位于细胞的边缘部位, 因此外观近半透明状。伸长区细胞的伸长生长是根尖不断向土壤深处推进的动力, 这样根不断到达新的土壤环境, 便于吸取更多的营养物质、建立庞大的根系。

伸长区的长度为2~5mm,根的伸长区长度较茎尖伸长区短得多,这是因为根在土壤中生长时受土壤的阻力较大,伸长区太长易弯曲。短而粗的伸长区,对于根部向坚实的土层推进比较有利,此区细胞除显著伸长外,其后端的部分细胞已加速分化,开始出现了原生韧皮部的筛管和原生木质部的导管,其中原生韧皮部的分化较原生木质部略早。同时,此区也是分生区到成熟区的过渡区域。

4. 成熟区

成熟区位于伸长区的后方,是伸长区细胞进一步分化形成的。该区的各部分细胞已停止生长,并分化出各种成熟组织。其表面一般密被根毛,因而又称根毛区。根毛是表皮细胞外壁向外突出形成的顶端封闭的管状结构,成熟的根毛长约0.5~10mm,直径5~17 μm 。根毛形成时,表皮细胞液泡增大,多数细胞质集中于突出部位,并含有丰富的内质网、线粒体与核糖体,核也随之进入顶端(图4-6)。

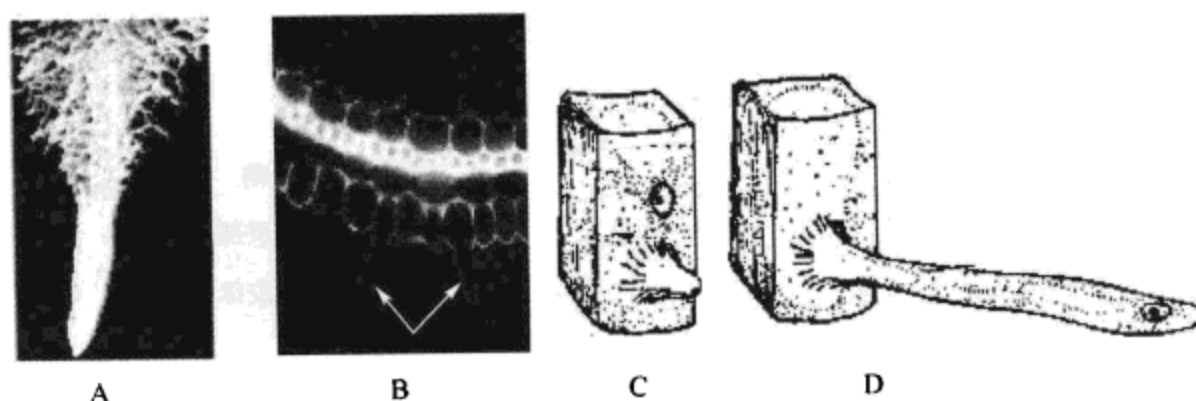


图4-6 根尖与根毛

A. 根尖外观 B. 根毛区横切,示根毛(箭头) C、D. 根毛的形成

根毛的细胞壁由内、外两层构成,外层薄而柔软,由微纤丝交织而成,并含大量果胶质、半纤维素等无定形物质;内层由纵向排列的微纤丝和少量无定形或颗粒状基质组成,内层并不到达根毛顶端。根毛通过顶端生长的方式伸长,其基部的细胞壁先增厚和钙化变硬,然后向顶进行,伸长逐渐停止。因此,新形成的根毛钙化程度低,更易与土粒紧贴。

根毛的生长速度快、数目多,每平方毫米可达数百根,如在湿润环境中玉米约为425根,苹果有300根。根毛的存在使该区成为了根部行使吸收作用的主要部位。根毛与吸收作用相适应的特点主要有:①根毛大大增加了根部的吸收表面积。②根毛还可改善根与土粒的接触。据调查,土粒与根之间常有10 μm 或更宽的缝隙,为空气所充满,成为水向根移动的障碍,土壤变干或根发生收缩时,或根沿腐烂的植物残体、小虫留下的小沟生长时,就更易形成这种空隙,而根毛能沿空隙曲折地生长,并与土粒紧紧缠结,这便解决了与水液的接触问题。另外,根毛与土粒紧紧缠结,还会大大加强根系的固着力。

根毛的寿命一般为10~20d或更短,个别植物的根毛可长期存活,但后期常木质化、变粗,如菊科的一些植物。根毛的生长和更新对水、肥的吸收非常重要,根毛区上部的根毛死去后,又由伸长区新形成的表皮细胞分化出根毛来补充,所以越靠近伸长区的根毛越短,而且根毛区的长度也能保持相对不变,且位置不断向土层深处推移。所以在移栽植物时,要尽量减少幼根的损伤,保持植物体的吸收功能。水生植物常缺乏根毛或虽有却十分稀少,少数陆生植物如花生、洋葱等亦无根毛。

二、双子叶植物根的结构

(一) 双子叶植物根的初生生长与初生结构

根的初生生长 (primary growth) 是指根尖顶端分生组织细胞分裂后, 产生的新细胞经生长和分化, 形成根毛区成熟结构的过程。根初生生长过程中形成的各种组织属于初生组织, 由初生组织所复合而成的结构, 称之为根的初生结构 (primary structure)。

横切双子叶植物根的成熟区, 自外而内可分为表皮 (epidermis)、皮层 (cortex)、维管柱 (cylinder of vascular tissues) (或中柱, stele) 三部分 (图 4-7)。

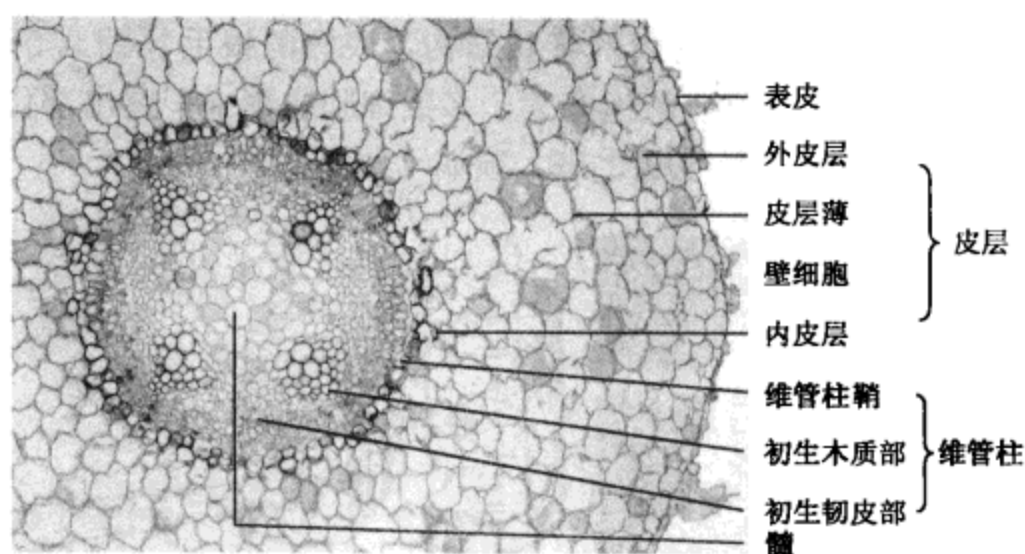


图 4-7 蚕豆幼根横切, 示初生结构

1. 表皮

表皮是位于成熟区最外层生活细胞, 由原表皮发育而来。细胞近于长方体形, 长径与根的纵轴平行, 排列紧密、整齐。对幼根来说, 根表皮的吸收作用显然比保护作用更重要, 所以根表皮是重要的吸收组织, 其细胞特点是细胞壁薄、由纤维素和果胶质构成, 水和溶质可以自由通过; 许多表皮细胞的外壁向外突出形成根毛, 以扩大吸收面积。有些植物的表皮由长、短两种细胞组成, 其中长细胞为一般的表皮细胞, 而短细胞含有较浓的细胞质和较大的细胞核, 为生毛细胞。

在热带的某些附生的兰科植物的气生根表皮无根毛, 而是经几次平周分裂形成套筒状的多层细胞构成的根被, 即复表皮。根被由表皮原始细胞衍生, 是一种保护组织, 细胞排列紧密, 细胞壁局部栓质化、加厚, 原生质体瓦解, 细胞腔内充满空气, 主要可以减少气生根水分的丧失, 并行使机械保护作用。

当根毛细胞受伤、死亡后, 表皮细胞会随之萎缩、凋落, 表皮层失去保护作用。

2. 皮层

皮层位于表皮与维管柱之间, 由基本分生组织分化而来的多层薄壁细胞组成, 在根中占有很大比例。皮层是水分和溶质从根毛到维管柱的横向输导途径, 又是贮藏营养物质和通气的部位, 一些水生和湿生植物还在皮层中发育出气腔、通气道等。另外, 皮层还是根进行合成、分泌等作用的主要场所。皮层一般又可分为外皮层、皮层薄壁细胞和内皮层三部分 (图 4-7)。

外皮层 (exodermis) 是多数植物根的皮肤最外层或数层形状较小、排列紧密而整齐的细胞。在表皮细胞死亡、凋落前, 外皮层细胞壁常增厚并栓质化, 形成保护组织代替表皮起保护作用。

皮层薄壁细胞位于外皮层和内皮层之间。其细胞层数较多, 细胞体积最大, 细胞间有明显的胞间隙, 细胞中常贮藏有各种后含物, 以淀粉粒最为常见。水湿生植物的皮层薄壁细胞常部分解离成气腔和通气道 (参见第八章)。

内皮层 (endodermis) 是皮层最内一层形态结构和功能都比较特殊的细胞。内皮层细胞排列整齐而紧密, 各细胞的上下横壁和径向壁上具有木质化和栓质化增厚的带状结构——凯氏带 (Casparian strip)。在横切面上, 凯氏带在相邻细胞的径向壁上呈点状, 叫凯氏点 (图 4-8A)。

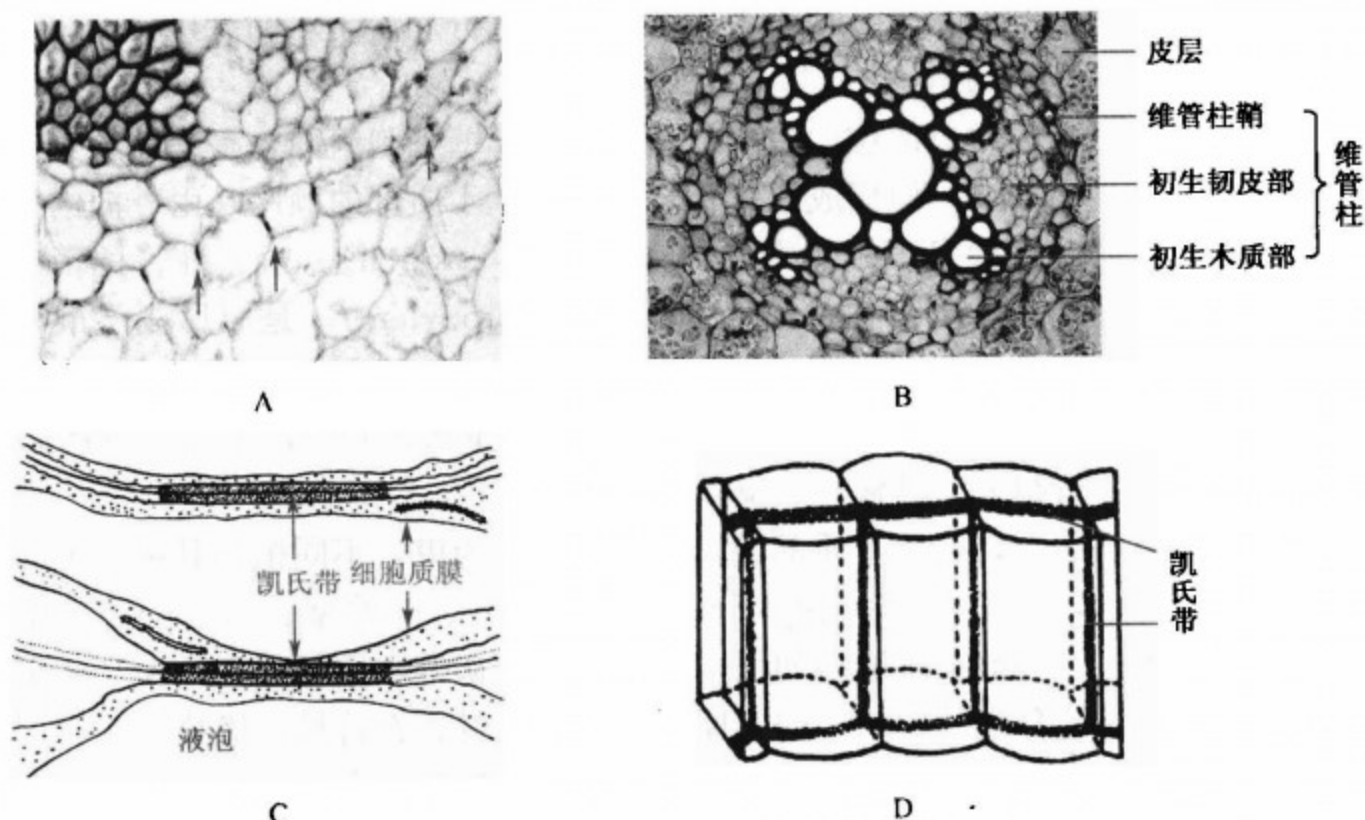


图 4-8 蚕豆幼根横切, 示内皮层上的凯氏点

A. 蚕豆幼根部分横切, 示内皮层上的凯氏点 (箭头前方) B. 毛茛根横切, 示维管柱结构
C. 内皮层径向壁处在电镜下的结构 D. 三个内皮层细胞的立体图解

一般具有次生生长的双子叶植物和裸子植物根的内皮层常保持凯氏带状增厚, 其余的细胞壁不再继续增厚; 也有少数的双子叶植物, 其内皮层细胞壁早期为凯氏带增厚, 以后细胞壁常在原有的凯氏带基础上再行增厚, 覆盖一层木质化纤维层, 甚至部分细胞的细胞壁全部都增厚, 如毛茛 (图 4-8B)。

构成凯氏带的物质主要是木质素和栓质素, 它们连续地穿过胞间层和初生壁。电子显微镜下观察, 凯氏带处的细胞质膜厚而平滑, 紧贴于凯氏带上, 质壁分离时亦不分开。这种连接与胞间连丝无关, 可能是由于质膜上的类脂或膜蛋白的疏水部分与凯氏带中疏水的栓质素相互作用的结果。

“凯氏带”的特殊结构利于根吸收作用。首先, 它阻止了水分和矿物质通过内皮层的细胞壁及细胞间隙等质外体 (apoplast) 途径进入维管柱, 使水及溶解于其中的物质只能通过共质体途径 (symplast) 进入。这样, 内皮层细胞质膜的选择透过性使根能再次进行选择吸收, 将有害或不需要的物质挡在内皮层以外; 其次, 还可以防止维管柱里的溶质倒流至皮层, 减少有用溶质的散失, 以维持微管组织中的流体静压力, 使水和溶质源源不断地进入导管。

3. 维管柱

维管柱，又称中柱，位于内皮层以内的中央部位，其所占比例较小，由初生分生组织的原形成层分化而来，是根中进行上下物质运输的主要部位。维管柱包括维管柱鞘（又称中柱鞘）（pericycle）和维管组织（vascular tissue）（图 4-7，图 4-8B）。

维管柱鞘是位于维管柱最外部、紧接内皮层细胞的一层（极少为不连续的数层）薄壁细胞。其细胞排列整齐，分化程度低，有潜在分裂能力，侧根、不定根、不定芽、木栓形成层和部分维管形成层等均发生于此。

维管组织位于维管柱内，由初生木质部（primary xylem）、初生韧皮部（primary phloem）和薄壁细胞（parenchyma cell）构成。其中初生木质部与初生韧皮部呈辐射状相间排列，其间被薄壁细胞分隔。初生木质部是输导水分和溶于水的无机盐的组织，初生韧皮部是输导同化产物的组织。

初生木质部位于根的中央部位，主要由导管和木薄壁细胞组成，呈辐射状分布，辐射角处直接与维管柱鞘相连。原形成层发育分化出初生木质部的顺序是由外向内呈向心式进行并逐渐成熟的，这种发育分化方式称为外始式（exarch）。紧邻维管柱鞘、位于辐射角的外方部分的初生木质部称为原生木质部（protoxylem），是原形成层最初产生和分化成熟的初生木质部，主要由管腔较小、具弹性的环纹和螺纹导管组成，其输导、支持能力较弱；内方为较晚分化成熟的后生木质部（metaxylem），主要由管腔较大的梯纹、网纹和孔纹导管组成，其输导、支持能力较强。

在成熟根的横切面上，初生木质部的辐射棱角数称为束，不同植物其束数不同。双子叶植物的束数较少，一般为 2~6 束，分别称为二原型、三原型、四原型……单子叶植物的束数相对较多，一般有多原型初生木质部之称。初生木质部的束数在某些植物中是恒定的，因此有系统分类的价值，如二原型在十字花科、石竹科占优势，多原型在禾本科作物中多见。同一植物的不同品种有时束数有异，如茶，有五原型、六原型和十二原型之分；同一植株侧根中的束数有时少于主根，如花生主根为四原型，侧根为二原型。有时也有相反的情形，如甘薯主根为四原型，而侧根及不定根中却可出现五原型或六原型。这与根的发育状态、根的粗细有关。外因有时亦可造成束数的改变，如用三原型的豌豆根尖做离体培养时，适量的吲哚乙酸可使新生根成为六原型。初生木质部的束数多少与植株发育形成侧根的能力强弱和侧根分布格局直接相关，束数多形成的侧根就多，束数少则侧根少。

原生木质部分化早，常在伸长区即已分化成熟。它们的导管次生增厚部分少，柔韧的初生壁还能随伸长区细胞的生长而适当延伸。幼根纵剖面观，常可见其环纹状或螺纹状的次生壁部分被“拉曳”而呈倾斜状，或被拉断而出现导管不连续区。

初生韧皮部位于初生木质部辐射角之间，束数与初生木质部相同，但体积较小。初生韧皮部主要由筛管和伴胞组成，亦有少数韧皮薄壁细胞，有些植物还有韧皮纤维存在。其发育方式与初生木质部一样，也为外始式，即原生韧皮部（protophloem）在外，后生韧皮部（metaphloem）在内，但原生韧皮部和后生韧皮部界限不明确。初生木质部和初生韧皮部相间辐射状分布，有利于不同物质间的独立快速运输，且初生木质部的辐射角与维管柱鞘紧紧相接，缩短了径向运输距离，利于从皮层输入的溶液迅速进入导

管运向地上部分。

在初生木质部与初生韧皮部之间有一层到几层薄壁细胞，在双子叶植物和裸子植物中，原形成层保留的细胞，将来成为次生分生组织（形成层）的一部分；而在单子叶植物中两者之间为成熟的薄壁细胞。

根中一般没有髓（pith），绝大多数双子叶植物根的后生木质部一直分化到根中央；但少数双子叶植物的维管柱内由于后生木质部没有继续向中心分化，而形成由薄壁组织构成的髓。

（二）双子叶植物根的次生结构

大多数双子叶植物和裸子植物，特别是多年生木本植物的根，在初生生长的基础上，产生了次生分生组织——维管形成层（vascular cambium）（简称为形成层）和木栓形成层（phellogen, cork cambium）。次生分生组织的细胞分裂、生长和分化的过程，称为次生生长（secondary growth）。次生生长产生的组织称为次生成熟组织，由次生成熟组织所复合的结构称为次生结构（secondary structure）。根的次生生长是根的增粗生长过程，根的不断增粗是根的维管形成层和木栓形成层共同作用的结果。

1. 维管形成层的发生与次生维管组织的形成

1) 维管形成层的发生与组成

根的维管形成层由位于初生木质部与初生韧皮部之间的、由原形成层保留下来的、未分化的薄壁细胞（图 4-9）和维管柱鞘一定部位的、恢复分裂能力的细胞所组成。

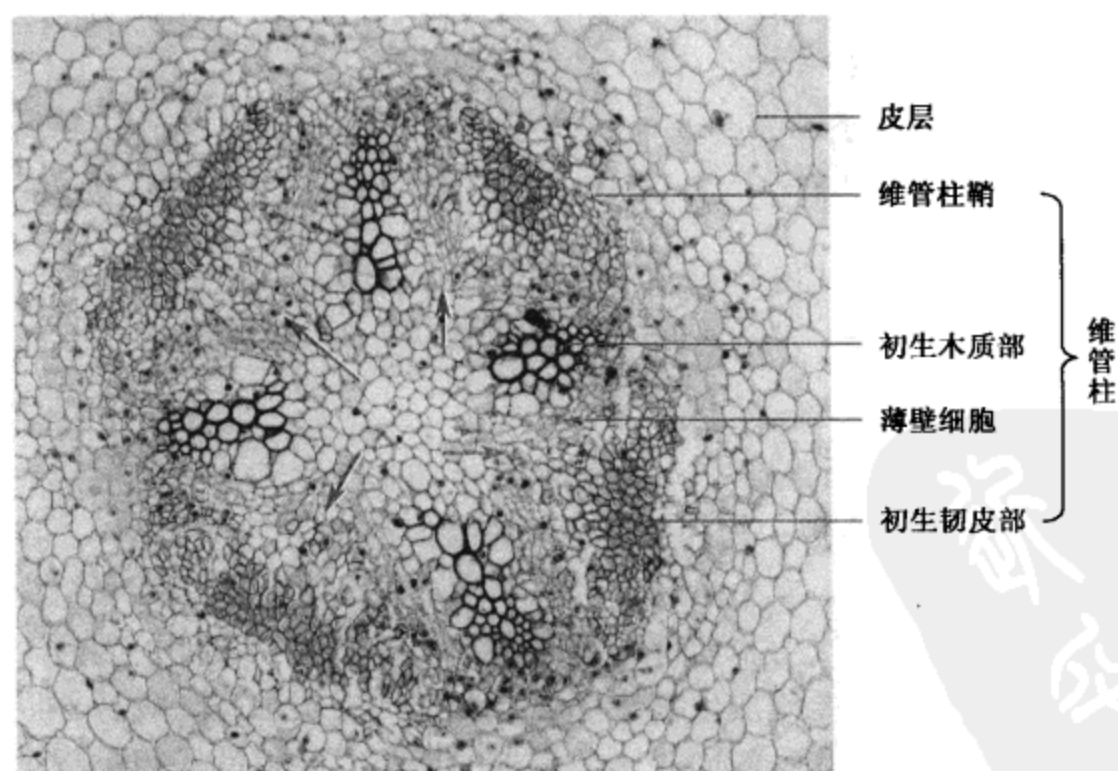


图 4-9 蚕豆根横切，示维管形成层最初发生的位置（箭头处）

根的次生生长起始于初生木质部和初生韧皮部间的、由原形成层保留下来的、未分化的那部分细胞，开始时它们主要平周分裂，形成几片弧状的形成层，其片段数量与根中初生木质部的束数相同。根横切面观，这部分细胞常为切向扁平形。然后，从这些弧

形片段两端的细胞开始分裂，使形成层片段沿初生木质部辐射角扩展至维管柱鞘处；这时初生木质部辐射角处的维管柱鞘细胞脱分化，恢复分裂能力，与弧形片段相连为一圈，形成波浪形的筒状形成层环，此环完全包围了中央的初生木质部，初生韧皮部被隔在了形成层环的外方，其凸起数与根的原型数相同。以后，由于形成层环各处分裂速度不等，波浪状形成层环的凹段细胞形成较早，分裂速度快，而且向内形成的次生木质部细胞多于向外形成的次生韧皮部的细胞，使波浪状环的凹部逐渐被向外推移，使整个形成层呈圆环状，且各区段分裂速度相等（图 4-10）。

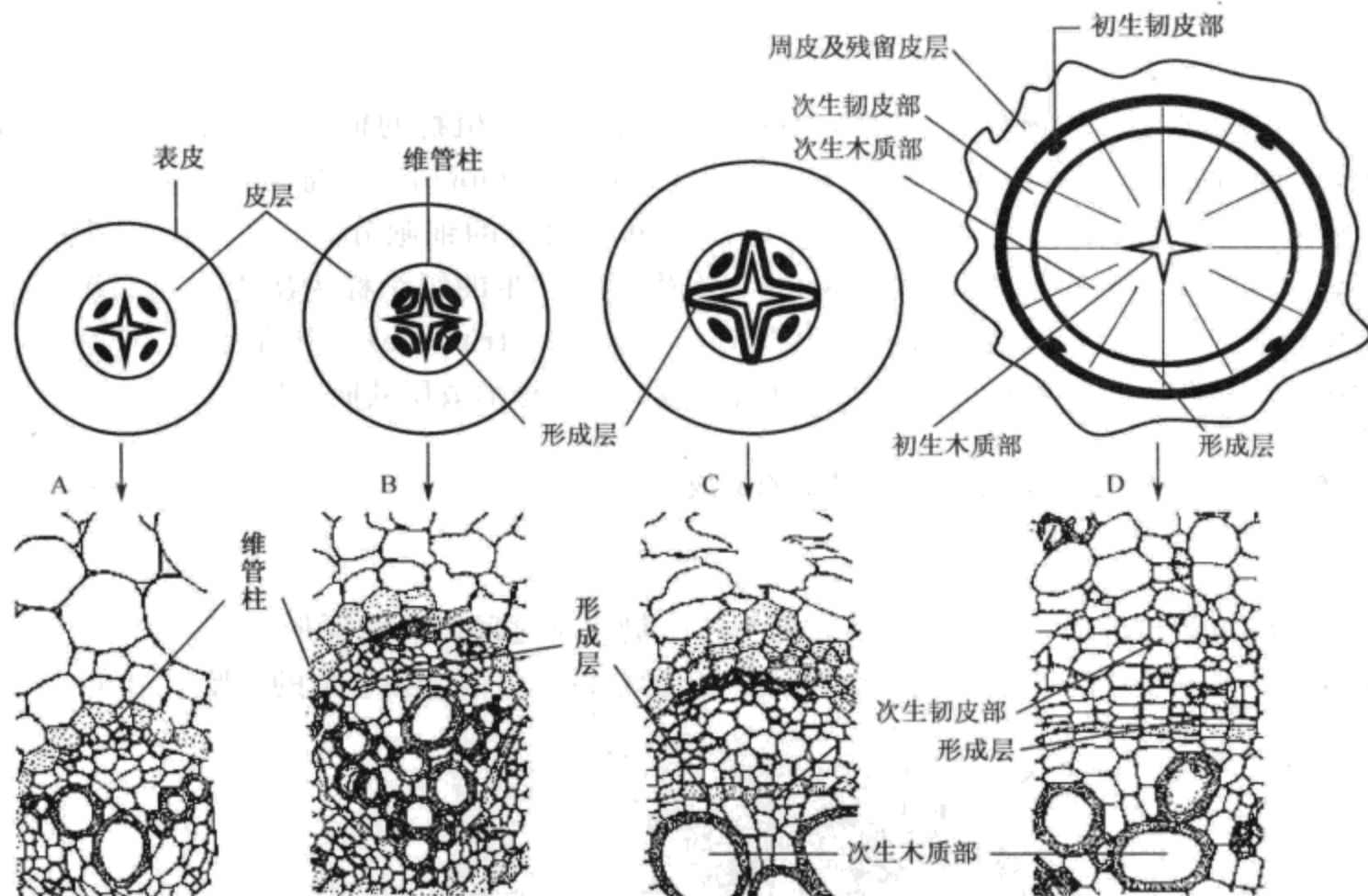


图 4-10 根次生维管组织的发生

A. 初生结构 B、C. 维管形成层发生与形成 D. 次生维管组织

2) 维管形成层的活动与维管组织

维管形成层主要进行平周分裂，其内侧的新生细胞经生长、分化成熟，形成次生木质部，位于初生木质部的外侧；其外侧的新生细胞经生长、分化成熟，形成次生韧皮部，位于初生韧皮部的内侧，次生木质部和次生韧皮部合称为次生维管组织。一般植物的根中，形成层活动产生的次生木质部的数量远远多于次生韧皮部。因此，在根的横切面上，次生木质部所占比例要比次生韧皮部大得多。形成层细胞除进行平周分裂外，还有少量的垂周分裂，以扩大本身的周径，适应根的增粗。在根的增粗过程中，由于初生韧皮部比较柔弱，它们常被挤压于次生韧皮部之外，有时候只剩下被挤碎后的残余部分，其输导同化产物的功能则由次生韧皮部来担负；另一方面，次生木质部则替代初生木质部行使输导和支持的功能。维管形成层的活动使根不断加粗，其本身的位置也不断外移。

根形成次生结构后，直径显著增粗，但呈辐射状态的初生木质部仍然保留于根的最

中心，这是区分老根、老茎的标志之一。

在被子植物中，次生结构的组成比初生结构复杂。次生韧皮部包括筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞；次生木质部包括导管、管胞、木纤维和木薄壁细胞。两个部分的薄壁组织都较发达，这与根的贮藏功能有关，其中一部分薄壁细胞沿径向作放射状排列，呈多列贯穿于次生维管组织中，称为维管射线（vascular ray），其中在次生木质部中的射线为木射线（xylem ray, wood ray），在次生韧皮部中的射线为韧皮射线（phloem ray）。维管射线一般由一至三列细胞构成，细胞排列紧密，对着初生木质部辐射角处由维管柱鞘起源的形成层产生的射线常较宽，其韧皮射线由于切向扩展而形成喇叭口状。射线主要起横向输导作用，并兼有贮藏功能（图 4-11）。

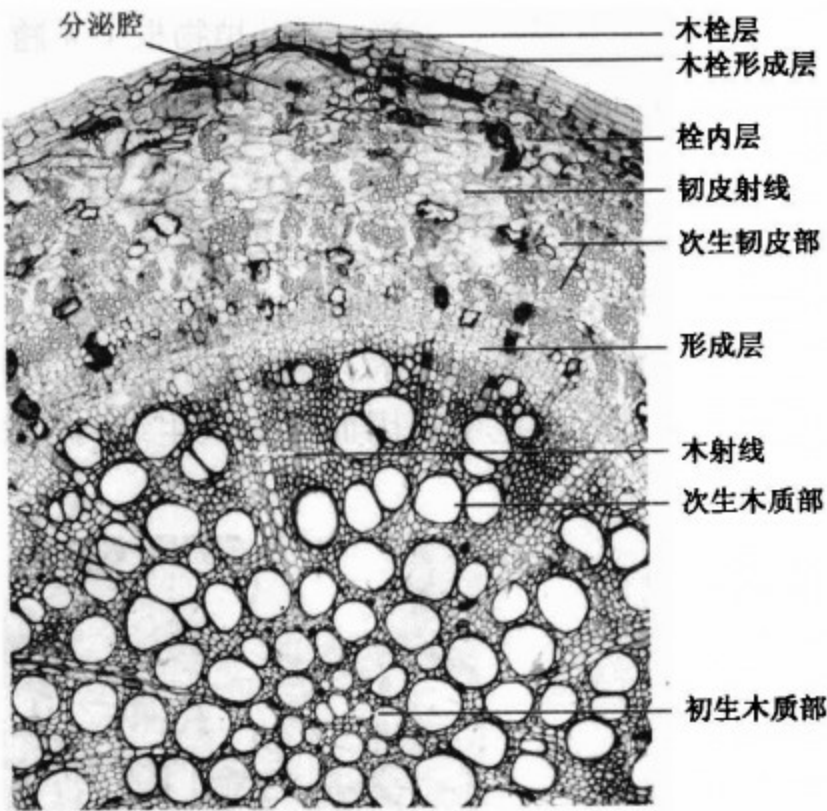


图 4-11 棉老根部分横切，示次生结构

2. 木栓形成层的发生与周皮的形成

1) 木栓形成层的发生

在维管形成层的活动使根不断增粗的同时，维管柱鞘细胞也在次生维管组织的挤压和外围的皮层及表皮的张力压迫下，通过脱分化恢复分裂能力，进行垂周（径向）和平周（切向）分裂而发育成木栓形成层。

2) 木栓形成层的活动与周皮

木栓形成层进行平周分裂，其外侧的新细胞经生长、分化成熟，且细胞壁高度栓质化，形成由多层木栓细胞组成的木栓层（cork）；其内侧仅有一至少数几层薄壁细胞组成的栓内层（phelloderm），木栓层、木栓形成层和栓内层这三种不同类型的简单组织组成了周皮。周皮是次生保护结构，是比表皮的保护作用更强的复合组织。木栓细胞成熟时为死细胞，形状扁平，排列紧密而整齐，细胞壁栓质化，不透气，不透水，腔内充满气体，可以防止根内部水分过度失散和抵抗病虫害侵袭，同时使其外方的组织（皮层和表皮部分）营养断绝而死亡。

在多年生植物中，第一次木栓形成层的发生起源于维管柱鞘细胞，但不像维管形成层那样始终存在，而是活动一年或几年后停止活动。新的木栓形成层在周皮以内起源，并逐渐向内推移，最终可由次生韧皮部中的薄壁细胞发生。多年生植物的根部，由于周皮的逐年产生和积累，与次生韧皮部一起构成较厚的树皮。少数植物的木栓形成层可由皮层甚至表皮形成，这样，植物根中的皮层随维管柱的增粗而作相应扩展。

根的维管形成层和木栓形成层活动的结果形成了根的次生结构，自外向内依次为周皮（木栓层、木栓形成层、栓内层）、初生韧皮部（常被挤毁）、次生韧皮部（含韧皮射线）、形成层、次生木质部（含木射线）和辐射状的初生木质部。除少数草本植物和部分木本植物（如槐树等）的根中有髓外，多数双子叶植物根中无髓（图 4-11）。

三、单子叶植物根的结构

（一）禾本科植物根的结构

禾本科植物，如小麦、玉米、水稻及甘蔗等根的基本结构与双子叶植物一样，亦分为表皮、皮层、维管柱（中柱）三个基本部分。但各部分又各有其特点，尤其是没有维管形成层和木栓形成层，不能进行次生生长因而没有次生结构（图 4-12，图 4-13，图 4-14）。

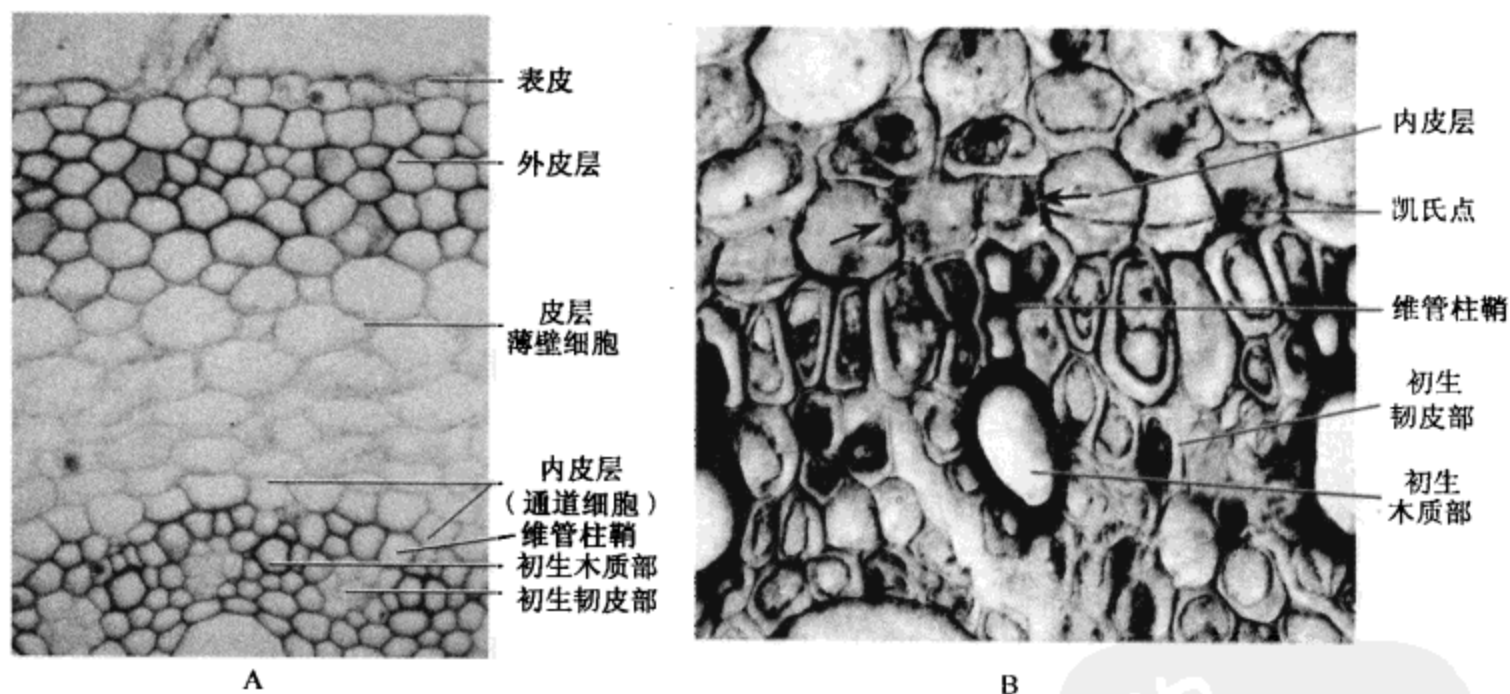


图 4-12 小麦根横切结构

A. 老根部分横切 B. 幼根横切，示内皮层上的凯氏点（箭头）

1. 表皮

表皮是最外的一层生活细胞，但寿命较短，当根毛枯死后，往往解体而脱落死亡。

2. 皮层

皮层中靠近表皮的一至数层细胞较小，排列紧密，称为外皮层。在根发育后期，外皮层往往形成栓化的厚壁组织，具支持作用，同时在表皮和根毛枯萎后，代替表皮执行保护作用。

外皮层以内是占比例较大的皮层薄壁细胞。细胞间隙大，排列疏松，可能与通气作用有关，尤其在水稻等水湿生植物老根的皮肤中，有明显的气腔，气腔中间被解体的皮层薄壁细胞及其残留的细胞壁所间隔。根、茎、叶的气腔互相贯通，形成良好的通气组织。

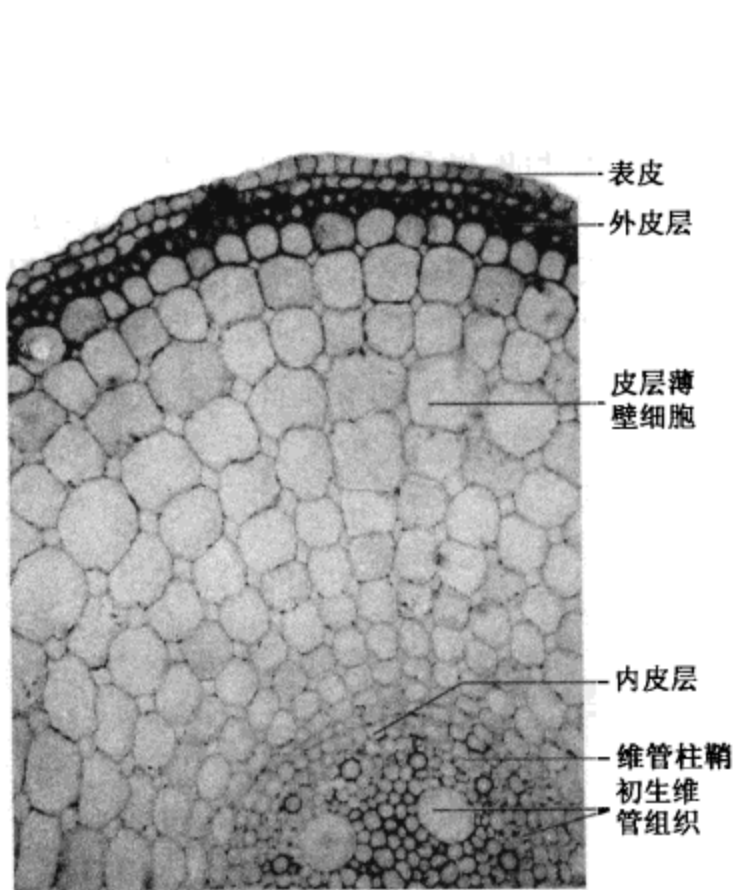


图 4-13 水稻幼根横切部分结构

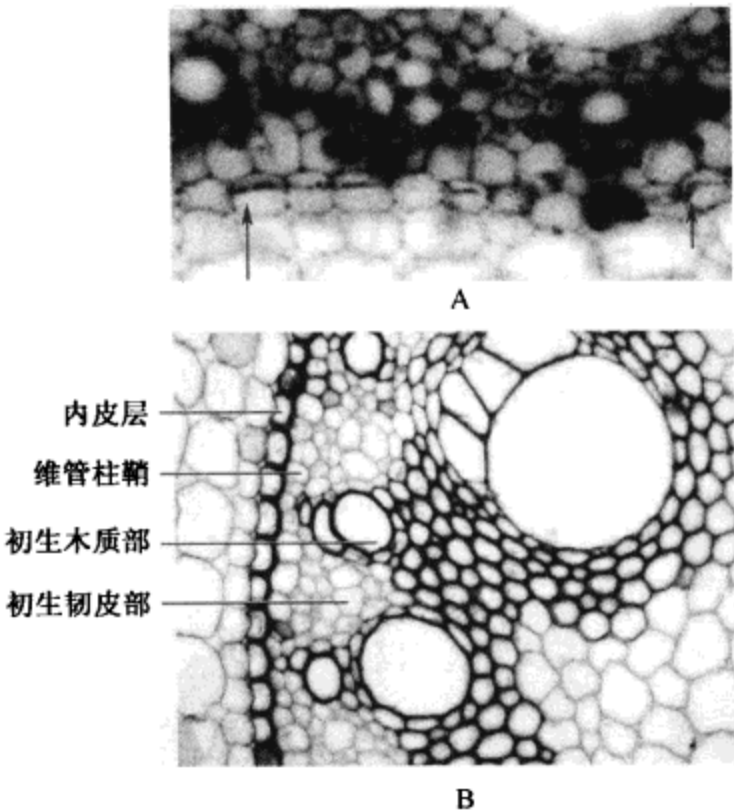


图 4-14 玉米根横切

A. 幼根横切，示内皮层上的凯氏带（箭头）
B. 老根横切，示内五面增厚的内皮层

皮层最内一层特化的细胞为内皮层。与双子叶植物较长时间保留“凯氏带”结构不同的是，禾本科植物根的内皮层初期具有凯氏带的发育和结构（图 4-12，图 4-14）。此后，大部分细胞除外切向壁外，两侧径向壁、上下横壁及内切向壁均次生加厚，在横切面上呈马蹄形，因此又称“马蹄形”增厚。少部分没有增厚的细胞为通道细胞，分散位于正对初生木质部辐射角的位置，一般认为它们是根的初生结构部分内外物质运输的主要途径。但在玉米、大麦等植物中，其根的内皮层细胞全部内五面加厚、无通道细胞（图 4-14）。有人用透射电镜观察发现，大麦根的内皮层栓质化的细胞壁上有丰富的胞间连丝。

3. 维管柱

维管柱由维管柱鞘和维管组织构成。维管柱的最外层薄壁细胞为维管柱鞘。维管柱鞘在根发育后期常部分（如玉米）或全部（如水稻）木质化，使产生侧根的功能减弱。

维管组织由初生木质部、初生韧皮部和髓构成。其中初生木质部一般为多原型，常为七原型以上，多至 20 原型；初生韧皮部与其相间排列，主要由少数筛管、伴胞组成。维管柱中央有发达的髓，由薄壁细胞组成，可以贮藏营养物质。有的植物如水稻等发育后期，除韧皮部外，维管柱其他组织全部木质化，既保持输导功能，又起到坚强的支持作用。

与双子叶植物根的初生结构相比，禾本科植物根的独特之处表现在以下五个方面：①外皮层细胞的细胞壁厚化或木质化。②多数内皮层细胞的细胞壁除外切向壁外为内五面增厚或全面增厚。③维管柱鞘细胞后期厚壁化。④初生木质部为多原型。⑤初生木质部与初生韧皮部之间的薄壁细胞分化成熟，不再有分裂能力。

(二) 非禾本科植物根的结构

大多数非禾本科的单子叶植物，包括多年生植物，其根也只有初生生长和初生结构而无次生生长和次生结构。根的解剖结构由表及里也分为表皮、皮层和维管柱三部分。其主要特征与禾本科植物的根相似，如老根的表皮与根毛大多枯萎，外皮层形成厚壁组织；中部皮层细胞或贮藏淀粉等营养物质，或形成通气腔、道，以适应水、湿生生活；内皮层细胞壁内五面明显加厚；多原型初生木质部，且后生木质部导管完全成熟（图 4-15，图 4-16）。但也有些非禾本科植物的根的初生木质部束数较少，如韭菜等植物的根，其初生木质部为四或五原型（图 4-16）。

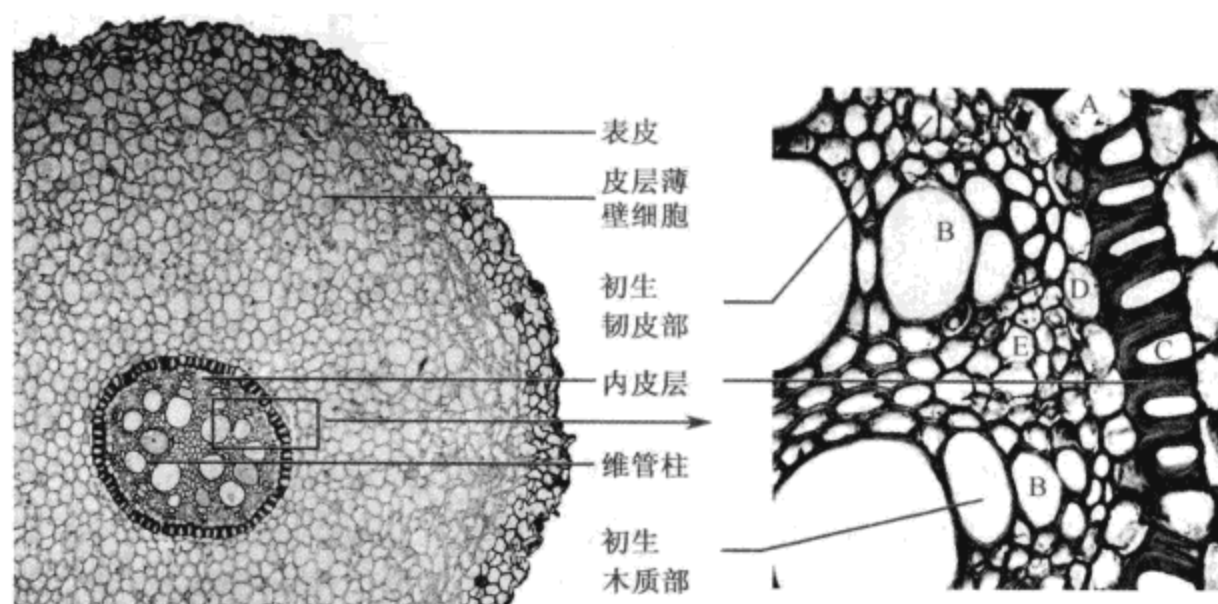


图 4-15 鸢尾根部分横切

A. 通道细胞 B. 初生木质部 C. 马蹄形细胞 D. 维管柱鞘 E. 初生韧皮部

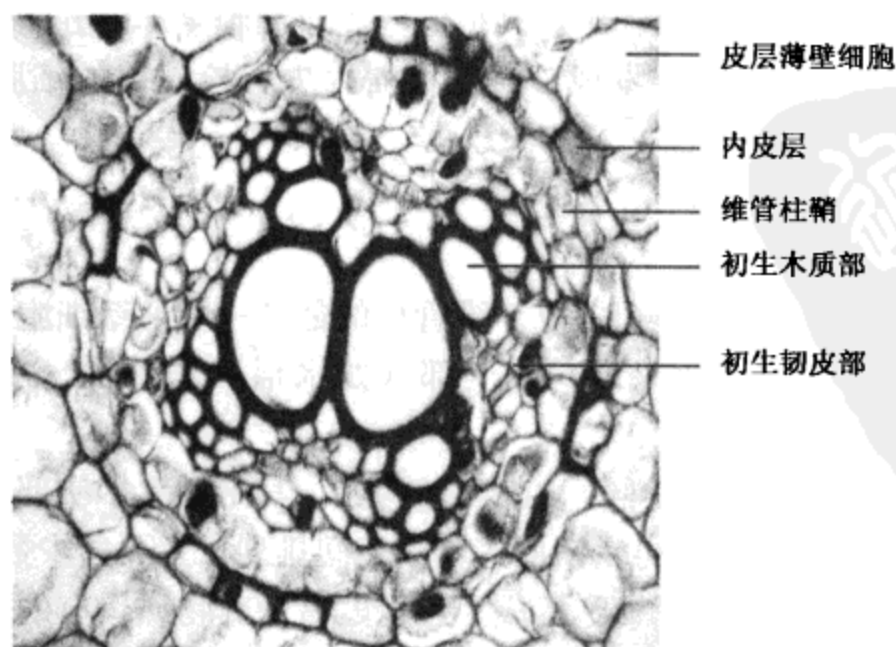


图 4-16 韭菜根横切，示四原型初生木质部

四、侧根的发生和特性

植物的根在伸长过程中除了形成根毛以扩大吸收面积外，无论是主根还是不定根，都不是单独的一条根，总是反复的分支，产生许多侧根。侧根上又能依次长出各级侧根，以不断扩大植物地下部分的分布范围，吸收更多的营养，并能进一步加强根的固着和支持能力。这些侧根构成了直根系或须根系的主要部分。

(一) 侧根发生的特点

1. 侧根的发生方式

侧根由侧根原基（primordium）发育而来。侧根原基由母根根毛区后方的维管柱鞘一定部位的细胞经脱分化、恢复分裂能力而来（图 4-17，图 4-18）。侧根起源于根内维管柱鞘部位的发生方式称为内起源（endogenous origin）。侧根在维管柱鞘的发生部位，与初生木质部和初生韧皮部的位置和束数有关。

2. 侧根的发生位置

侧根在维管柱鞘上发生的位置通常是稳定的，也常因植物种类而不同。在二原型根中，侧根发生于原生木质部和原生韧皮部之间或正对着原生木质部的维管柱鞘细胞。在前一种情况下，侧根行数为原生木质部辐射角的倍数，如胡萝卜为二原型，侧根有四行；在后一种情况下，则侧根只有两行，如二原型的萝卜。在三原型、四原型根中，侧根多发生于正对原生木质部的维管柱鞘细胞，初生木质部辐射角有几个，常产生几行侧根。棉花为四原型，则侧根有四行（图 4-17）。在多原型根中，侧根常产生于正对着原生韧皮部的维管柱鞘细胞。从外部观察，侧根在母根上沿长轴纵向排列，行列的数目等于初生木质部的束数。

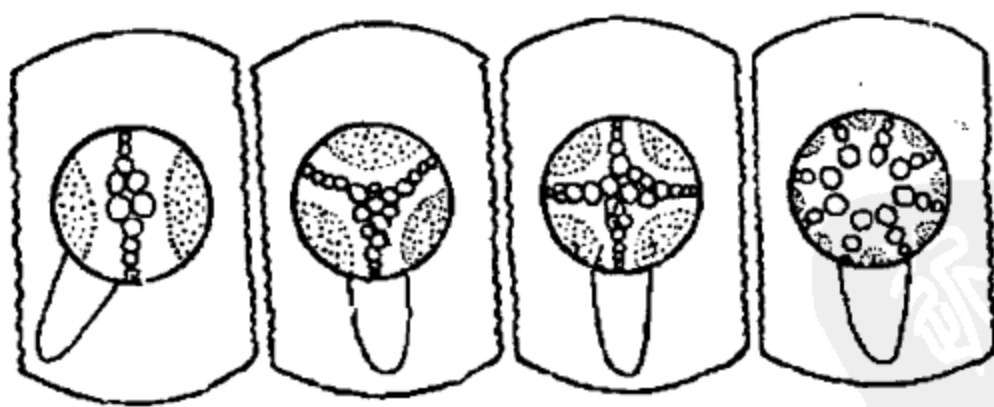


图 4-17 侧根的发生规律

(二) 侧根的形成

1. 侧根形成过程

侧根是由侧根原基发育而来的。侧根发生时，维管柱鞘一定部位的细胞脱分化和恢

复分裂后，经几次平周分裂和垂周分裂，形成侧根原基（图 4-18）。以后侧根原基细胞继续分裂、生长，逐渐分化出生长点和根冠。随着生长点的细胞继续分裂、增大和分化，增大的侧根原基逐渐深入皮层，并分泌水解酶等，将部分皮层和表皮细胞溶解，因而侧根原基能够穿透皮层，突破表皮，伸出母根外，顺利地伸进土壤形成侧根。侧根伸出母根后，各种组织相继分化成熟，侧根维管组织也与母根的维管组织连接起来。新的支根的形成，扩大了根的吸收面积，增强了整个根系的吸收和固着能力。

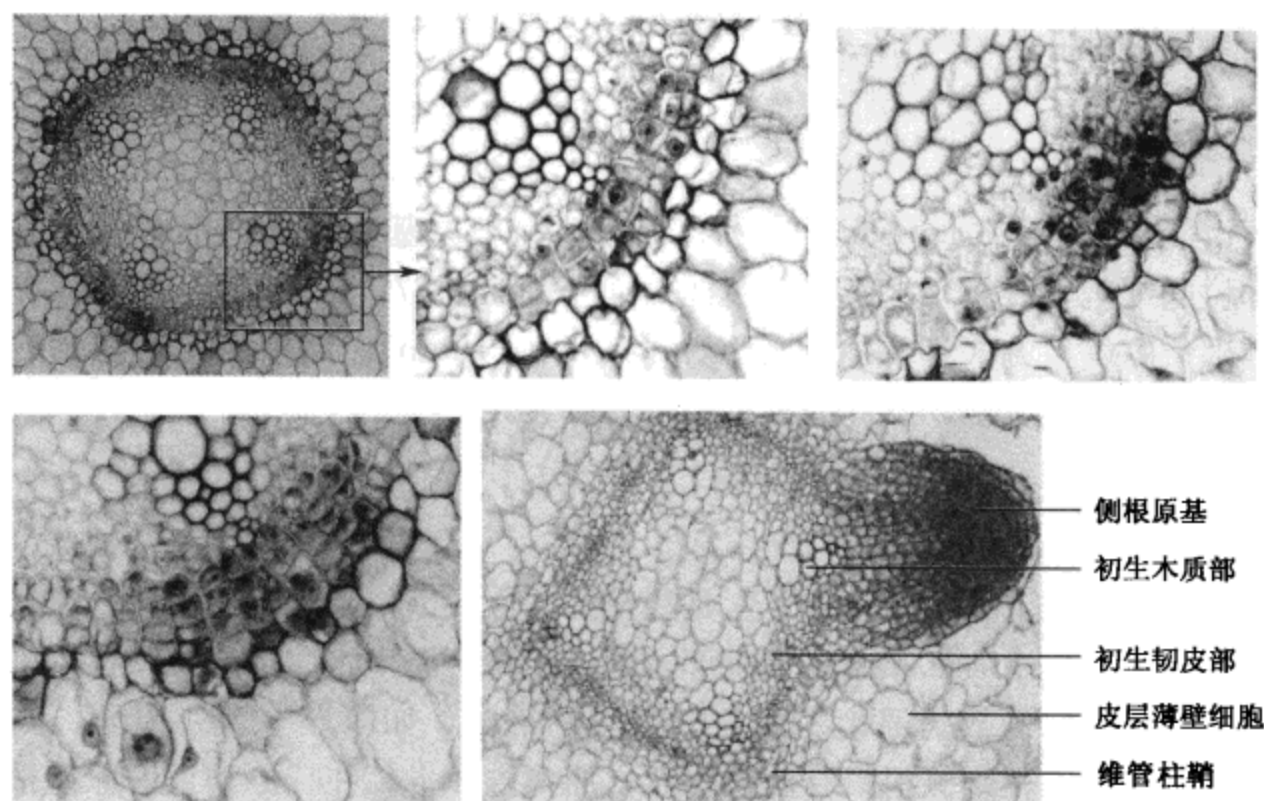
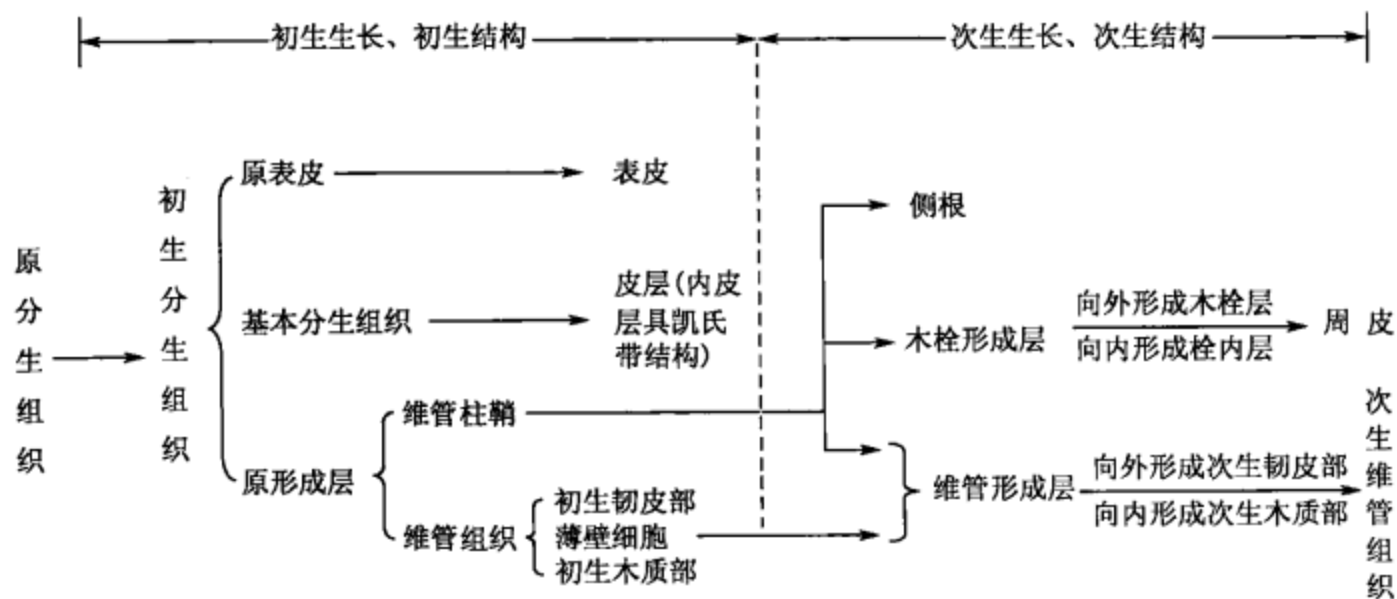


图 4-18 侧根的发生

2. 侧根的特性

侧根的生长和结构与母根相似，但侧根内初生木质部的束数、侧根的粗细和侧根的密度因植物种类和其生长条件的不同而不同。一般侧根中的初生木质部束数少于母根，但栽培条件的不同也会影响其束数的多少。在棉的主根中，一般初生木质部束数为五原型，侧根为四原型，而蚕豆的主根通常为四原型，其侧根中也可见有五原型的。侧根的密度因种而异，如玉米常为 8 条/cm²，豆类为 5 条/cm²。侧根的粗细和长短则随侧根级数递减，但环境条件会影响主侧根间的粗细和长短。主根上的分支可达四、五级或更多。由于侧根先端亦具根尖，应具有无限生长的特性，但实际并非全部侧根都如此。树木和某些多年生草本的较大侧根可存活数年，一些小侧根寿命则较短，如苹果、木棉 [*Gossampinus malabarica* (DC.) Merr.] 只存活数周。主根和侧根有着密切的联系，截断主根能促进侧根和不定根的发生，从而形成更发达的根系。因此，研究根的特性，构建良好的根系，可使栽培植物高产优质。

根的发育和结构可图解总结如下。



第三节 根瘤与菌根

植物的根系分布于土壤中，与土壤内的微生物（细菌、放线菌、真菌、藻类及原生动物等）有着密切的关系。一方面，植物新陈代谢活动产生的根系分泌物，很多都是微生物的营养来源，起着吸引微生物的作用；另一方面，土壤微生物的新陈代谢活动加速土壤养分的释放、产生一些刺激植物生长的物质或合成一些为植物所利用的营养物质，促进植物的发育。有些土壤微生物还能侵入某些植物的根部，使植物致病；也有些微生物入侵根部后，常形成特殊结构，彼此间建立起互利共存关系，称为共生（symbiosis）。根瘤（root nodule）和菌根（mycorrhiza）就是高等植物的根部所形成的这类共生结构。

一、根瘤

自然界许多植物可以形成根瘤，其形状、大小因植物种类而异，土壤中的根瘤细菌、放线菌和某些线虫都能入侵根部，形成根瘤。其中与农业生产关系最密切的是豆科植物的根瘤。因此，通常所讲的根瘤，主要是指由根瘤细菌等侵入宿主根部后形成的瘤状共生结构（图 4-19，图 4-20）。

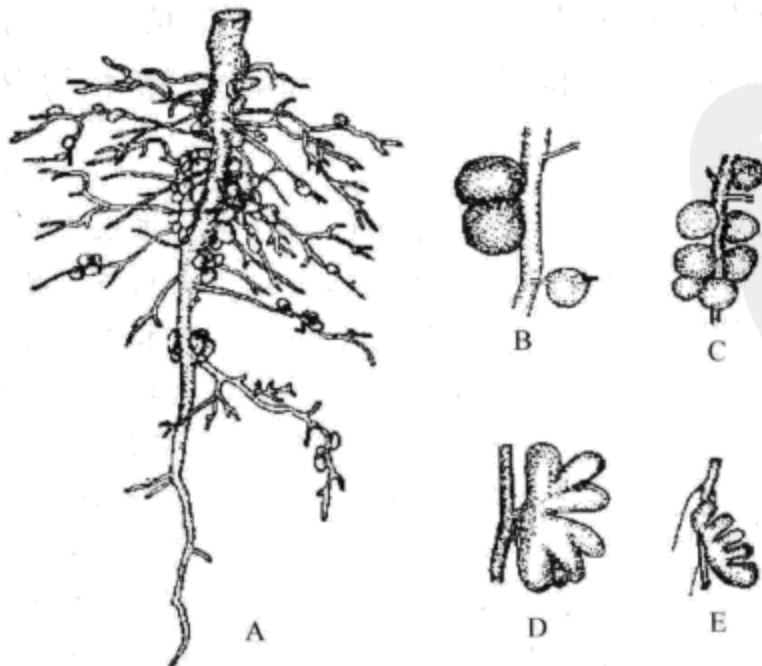


图 4-19 几种豆科植物的根瘤
A、B. 大豆的根瘤 C. 菜豆的根瘤 D. 豌豆 E. 紫云英的根瘤

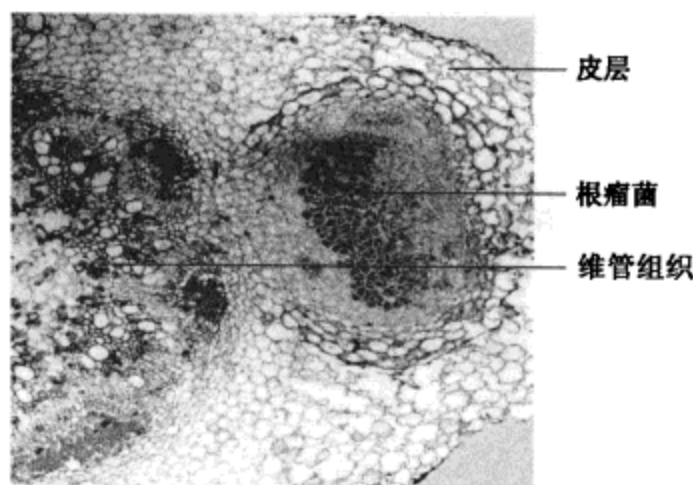


图 4-20 蚕豆根横切，示根瘤与根瘤菌

在豆科植物的根系上，常具有许多形状各异、大小不等的瘤状突起，即根瘤。根瘤的形成开始于豆科植物的苗期，幼苗期间的分泌物吸引分布在根附近的根瘤菌，使其聚集在根毛周围大量繁殖，外面被一层黏液包围，形成感染丝后，根瘤菌产生的分泌物使根毛卷曲、膨胀，并使部分细胞壁溶解，根瘤菌便由此侵入根毛。在根瘤菌的刺激下，根内细胞相应地分泌出纤维素等物质包围感染丝，形成具有纤维素鞘的内生管——侵入线（图 4-21）。根瘤菌

沿侵入线进入幼根的皮肤薄壁细胞中，一方面利用皮层的养分大量繁殖自身；另一方面根瘤菌的分泌物刺激皮层细胞迅速分裂增加细胞数目。致使皮层局部膨大和凸出，就形成一个瘤状凸起物。

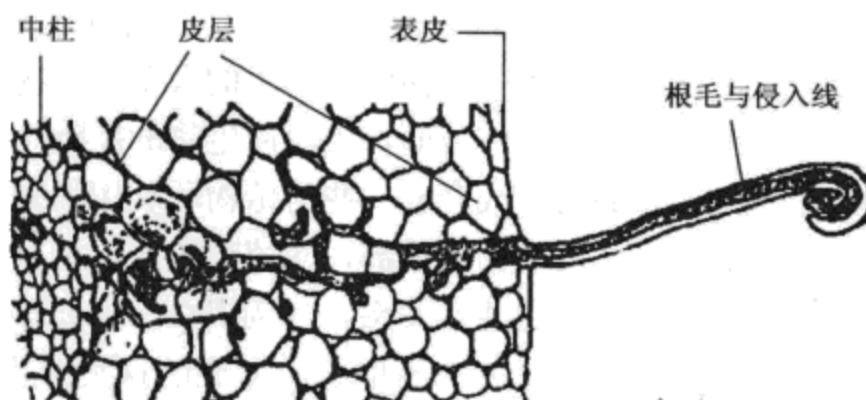


图 4-21 根瘤菌侵入寄主后形成的侵入线

在皮层薄壁细胞内大量繁殖的根瘤菌，逐渐转变为具有固氮能力的拟菌体（bacterioid）进行固氮作用（把空气中的游离氮转变为氨）；同时该区域周围分化出与根中维管组织相连的输导组织、外围薄壁组织鞘和内皮层。

在自然界，除豆科植物外，还有 100 多种植物，如早熟禾属、看麦娘属、胡颓子属、木麻黄属等植物的根，都可以结瘤固氮，与非豆科植物共生的固氮菌多为放线菌类。近年来，把固氮菌的固氮基因转移到农作物和某些经济植物中已成为分子生物学和遗传工程的研究热点之一。

豆科植物和根瘤菌的关系是一种互利互惠的共生关系。一方面根瘤菌可以从宿主根部的皮层细胞中吸取其生长发育所需的水分和矿物盐类等养料；另一方面根瘤菌则能将宿主不能直接利用的氮气在其固有的固氮酶的作用下进行固氮作用，形成宿主可直接吸收利用的含氮化合物，转变为氨，供豆科植物利用。根瘤菌与植物共生固氮作用是生物固氮的一种主要形式。由于固氮酶一般由铁蛋白和钼—铁蛋白组成，因此在栽培豆科作物时，增加钼肥（用 1%~2% 钼酸铵喷雾拌种），可以达到增产效果。而且由于根瘤的脱落、残留以及一部分分泌到土壤中的氮，可以增加土壤肥力，为其他植物的根所利用，所谓“种豆肥田”就是这个道理。这也是农业生产上施用根瘤菌肥，与豆科作物间作和栽种豆科植物作为绿肥的原因。但要注意，根瘤菌和豆科植物的共生是有选择的，一种豆科植物通常只能与一种或几种根瘤菌相互适应而共生，如大豆根只能与大豆根瘤菌共生而形成根瘤。

生物固氮作用非常重要。因为，蛋白质是植物细胞结构的重要组成成分，又是生命活动的基础，而氮为蛋白质的主要组成元素，占其16%~18%，对生命活动起很大的限制作用，同时也是世界粮食产量的主要限制因子之一，被称为“生命元素”。空气中含氮量虽达78%左右，但植物能直接利用的氮主要依靠人工合成的氮肥或生物固氮（包括根瘤菌在内的固氮细菌、放线菌、蓝细菌等需进行共生的固氮作用和土壤中一些自生固氮微生物的固氮作用）。有人估计，全世界年产氮肥0.5亿吨左右，而通过生物固氮的氮素可达1.5亿吨。生物固氮不但量大，无污染，且可节能，可见其重要程度。

二、菌根

植物的根与土壤中的真菌结合而形成的共生体，称为菌根（mycorrhiza）。根据菌丝在根中生长分布的部位不同，可将菌根分为外生菌根、内生菌根和内外生菌根三类。

1. 外生菌根

外生菌根（ectotrophic mycorrhiza）的菌丝大部分包被在植物幼根的表面，形成白色丝状物覆盖层，只有少数菌丝伸入根的表皮、皮层细胞的胞间隙中，但不侵入细胞之中（图4-22A、B）。菌丝具有根毛的功能，增加了根的吸收面积，具有外生菌根的植物根尖通常略变粗。马尾松、云杉、山毛榉等木本植物的根上常有外生菌根。

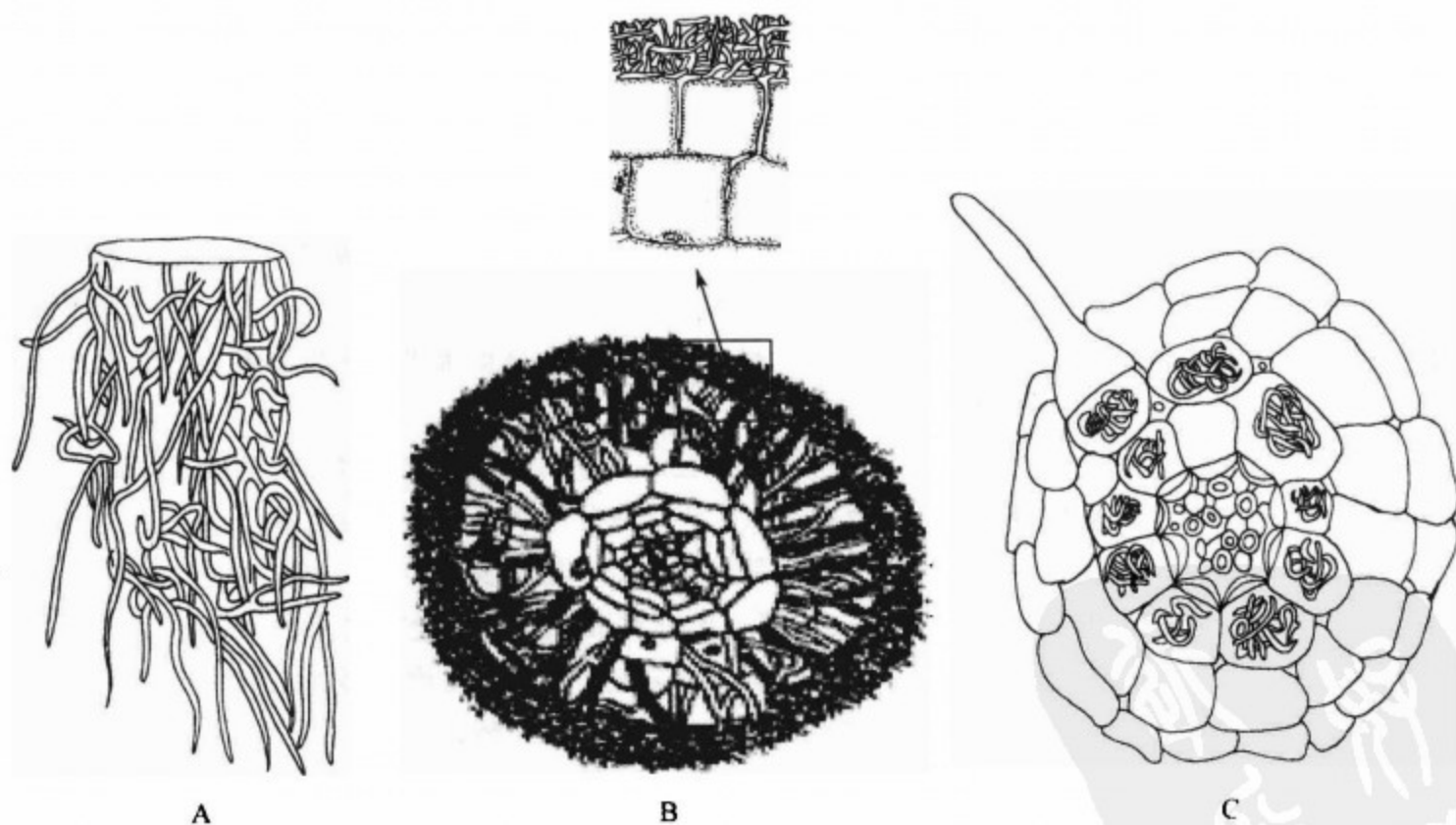


图4-22 外生菌根（A、B）与内生菌根（C）

2. 内生菌根

内生菌根（endotrophic mycorrhiza）的真菌菌丝通过细胞壁大部分侵入到幼根皮层的活细胞内，呈盘旋状态。在显微镜下，可以看到表皮细胞和皮层细胞内散布着菌丝（图4-22C），如橘、核桃、桑（*Morus alba* L.）、葡萄、李（*Prunus salicina* Lindl.）

及兰科 (Orchidaceae) 等植物。

3. 内外生菌根

内外生菌根 (ectendotrophic mycorrhiza) 是外生和内生菌根的混合型。在这种菌根中, 真菌的菌丝不仅从外面包围根尖, 而且还伸入到皮层细胞间隙和细胞腔内, 如苹果、草莓等植物。

当真菌和种子植物共生时, 真菌不仅可从宿主中吸取自身生长发育所需要的养分, 同时真菌代谢的分泌物可促进土壤中无机养分的释放, 并可将菌丝自身吸收的水分、无机盐等供给绿色植物使用, 利于植物的生长。此外, 真菌产生的激素、维生素等物质可刺激根系的发育, 促进植物生长。

有些具有菌根的树种, 如松、栎等如果缺乏菌根, 就会生长不良。所以, 在荒山造林或播种时, 常预先在土壤内接种需要的真菌, 或事先用真菌拌种, 以利这些植物的菌根发育, 保证树木生长良好。但真菌生长过旺会使根的营养消耗过多, 使树木生长不良。

总结与复习

种子植物萌发后, 胚根顶端分生组织的细胞经过分裂、生长、分化, 形成了主根。主根上可以产生侧根, 除主根、侧根外, 还可在茎、叶、老根或胚轴上生出不定根; 一株植物上所有根的总和, 称为根系。根系可分为直根系和须根系两种。直根系由主根和侧根组成, 为一般双子叶植物和裸子植物所具有; 须根系主要由不定根组成, 为一般单子叶植物和蕨类植物所具有。

根的主要生理功能是吸收、输导、固着、支持、合成、贮藏和分泌。根据不同植物根的特点, 可以应用到食用、药用、工业原料以及工艺品制作等各个方面。

从根的顶端到着生根毛的部位称为根尖。根尖是根中生命活动最旺盛的部位, 担负着根内细胞分裂、根的伸长、根系形成和物质吸收等重要功能。根尖可分为根冠、分生区、伸长区、根毛区。被子植物根尖分生区的最前端为原分生组织的原始细胞, 后方的初生分生组织分化出原表皮、基本分生组织和原形成层, 将来进一步分化为根的初生结构。

双子叶植物根的初生结构包括表皮、皮层和维管柱三部分。表皮细胞壁薄, 角质膜不发达, 水分易透过, 多数表皮细胞的外壁向外延伸形成根毛, 扩大了根的吸收面积; 皮层由基本组织构成, 可分为外皮层、中部皮层薄壁组织和内皮层; 内皮层是皮层最内一层细胞, 其左、右径向壁和上、下横壁一定位置上有一条木质化、栓质化的“凯氏带”, 水分和溶质必须通过内皮层细胞的原生质体; 维管柱的最外方是维管柱鞘, 为一层细胞, 具有潜在的分裂能力, 可产生维管形成层的一部分、木栓形成层和侧根等; 初生木质部和初生韧皮部相间排列, 分化方式为外始式。

大多数双子叶植物根可进行次生生长, 形成次生结构。它是次生分生组织维管形成层和木栓形成层活动的结果。维管形成层发生于初生木质部和初生韧皮部之间的薄壁细胞 (保留下来的一部分原形成层细胞) 和正对初生木质部辐射角外面的维管柱鞘细胞, 经过弧形、波状, 最后形成圆环形的维管形成层, 维管形成层向内形成次生木质部, 向外形成次生韧皮部, 使根增粗。木栓形成层最初由维管柱鞘细胞恢复分裂能力产生, 木栓形成层细胞分裂产生木栓层和栓内层, 三者构成周皮。根的次生结构自外向内依次为周皮 (木栓层、木栓形成层、栓内层)、初生韧皮部 (常被挤毁)、次生韧皮部 (含径向的韧皮射线)、形成层和次生木质部 (含木射线) 和辐射状的初生木质部。多数双子叶植物根中无髓。

禾本科植物根的基本结构与双子叶植物一样, 亦分为表皮、皮层和维管柱三个基本部分。但禾本

科植物根与双子叶植物根的初生结构相比有其独特之处，主要表现在以下五个方面：外皮层薄壁细胞厚壁化；内皮层细胞的细胞壁除外切向壁外为五面增厚结构；初生木质部为多原型；不保留有分裂能力的细胞。

禾本科植物没有维管形成层和木栓形成层，即不能进行次生生长，因此没有次生结构。

侧根是由侧根原基发育形成的。侧根原基由母根皮层以内的维管柱鞘的一部分细胞经脱分化、恢复分裂能力形成，称之为内起源。侧根只发生于维管柱鞘的一定部位，与初生木质部和初生韧皮部的位置和束数有关。侧根的发生能不断扩大植物地下部分的分布范围，吸收土壤中更多的营养，同时还能进一步加强根的固着和支持能力。

根瘤和菌根是某些高等植物根部所形成的共生结构。根瘤是由根瘤细菌、放线菌侵染根部细胞而形成的瘤状结构；菌根是某些真菌与某些高等植物根部所形成的共生体。

练习与思考

1. 定根与不定根的区别。
2. 根系有哪些类型？不同类型的根在土壤中的分布如何？
3. 根尖分为哪几个区？各区细胞的特点及功能是什么？
4. 绘图或列表说明双子叶植物根的初生构造与功能。
5. 简述双子叶植物根内皮层的结构特点。
6. 简述双子叶植物根的次生结构的发生过程及活动结果。
7. 试论述根的哪些结构与其吸收功能相适应。
8. 比较双子叶植物与单子叶植物根结构的区别。

数字水印
PDG

第五章 茎的形态与结构

种子萌发后，上胚轴和胚芽向上生长产生茎和叶。茎端和叶腋内的芽（bud）活动生长，形成分枝（twig）。继而新芽不断产生与生长，最后形成了繁茂的植株地上系统。

第一节 茎的形态特征

一、茎的发生

茎是植物进化过程中次于叶发展起来的营养器官，是植物适应气生生活、向空中发展的标志性结构之一。在植物（尤其是种子植物）的个体发育中，茎由胚芽和胚轴发育而来。

在漫长的系统演化进程中，植物的茎沿着从草本到木本、到草木本共荣的方向发展。最初植物的茎是多细胞束状聚集的、无组织分化、由外而内不能分清结构层次的“假茎”；随着生存质量的改善和环境的选择作用，经组织进化而发展起来；于是，不同组织间的分工协作，使真正意义上的茎得以进化形成，植物便能更好地利用环境、适应环境、保护和繁衍自身。苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物相应地应运而生、进化出现。由于木本植物的茎可塑性小，适应力差，生活周期长，结实率相对较低，所以古生代的鳞木（*Lepidodendron*）、封印木（*Sigillaria*）等高大的乔木到二叠纪全部灭亡。现存的木本植物的数量远少于草本植物的数量。草本植物的进化，从多年生到一年生。因为，草本植物的茎生活周期短，生殖阶段发生早，仅用少量的物质消耗在营养器官的构建上，而种子的繁殖却达到了最大限度。种子繁衍代数多，变异几率大，在地质年代的气候变迁和冰川袭击中，草本植物则适应而生，显示了更强的适应性。因此，茎的出现是植物进化、繁荣过程中的又一大事件。

茎的发育，使植株上的芽、叶等有更大的发展空间。茎中形成的维管组织可以长距离地输送水分和养分，更加促进了茎的生长和发育，形成发达的茎枝系统，于是更多的芽、叶甚至被子植物的花等器官孕育产生。多样性生存环境的长期作用和影响，使植物的茎更是千姿百态。植株上数目繁多的叶在一定的空间呈镶嵌分布，充分地接受光照和进行光合作用制造营养物质。同时，茎枝系统又支持着大量的花和果实，使它们更适合发育生长，更有利于传粉及果实和种子的生长、传播，繁殖后代。这是植物对陆生环境的有效适应。

二、茎的生理功能和应用

（一）茎的生理功能

茎是植物的营养器官之一，其生理功能主要是支持和输导作用。有些植物的茎还由于其部分或全部地特化为变态器官，从而具有繁殖、攀缘、保护等特殊功能。

1. 支持作用

大多数被子植物的主茎直立生长于地面，分生出许多大小不同的枝条，并着生数目繁多的叶。主茎和枝统称为茎。茎支持植株上分布的叶、花和果实，使它们彼此镶嵌分布，更有利于光合作用和果实、种子的发育与传播。

2. 输导作用

茎连接着植株的根和叶，根部从土壤中吸收的水分、矿质元素以及在根中合成或贮藏的有机营养物质，通过茎输送到地上各部；叶进行光合作用所制造的有机物，也要通过茎输送到体内各部被利用或贮藏。因此，茎是植物体内物质输导的主要通道。

3. 贮藏、繁殖和光合作用

茎还有贮藏、繁殖和光合作用等功能。有些植物可以形成鳞茎、块茎、球茎、根状茎等变态茎，贮藏大量养分，并可以进行营养繁殖。还可利用某些植物的茎易产生不定根和不定芽的特性，采用枝条扦插、压条和嫁接等方法繁殖植物。此外，一些植物的叶退化或早落，茎呈绿色扁平状，可终生进行光合作用，如假叶树 (*Ruscus aculeatus* L.)、竹节蓼 [*Homalocladium platycladum* (F. Muell. ex Hook.) Bailey.]、昙花 [*Epiphyllum oxypetalum* (DC.) Haw.]、仙人掌等的绿色肉质茎。有的茎中还有大量的大型薄壁组织，富含水分，而发展成为储水组织。还有一些植物，如石榴 (*Punica granatum* L.)、山楂 (*Crataegus pinnatifida* Bge.)、皂荚 (*Gleditsia sinensis* Lam.) 等茎的分枝变为刺，具保护作用。葡萄、南瓜等植物的茎的分枝还会变为卷须，成为重要的攀缘器官而具有攀缘作用 (详见第七章)。

(二) 茎的利用

植物的茎常因特殊的结构组成、积累贮藏某些特定的代谢物质而被广泛利用。茎的利用通常有以下几个方面。

1. 工业原料

材用 各类木本植物的茎因其木质化程度很高，作为木材被广泛用于建筑、桥梁、家具、工艺雕刻等多种行业领域，如松、杉、柏、楠木、榆树等，以及软木、竹材等。

编织 有些植物的茎较为柔韧，可作编织的原料，如框柳 (*Salix horiganagi kimura*) 等。

纤维 有些植物茎的韧皮部中含有发达的纤维，可以用作纺织、麻绳、麻袋等的原料，如苧麻、黄麻、亚麻等。

化工原料 有些植物的茎中含有特殊物质，而可通过多种方法，加以提取利用，如橡胶、生漆、树胶、糖料、淀粉等均可从植物体中提取获得。

2. 食用、药用

有些植物的茎主要由含大量营养物质的薄壁细胞组成，可以食用，如莴苣的肉质茎、马铃薯的块茎等。有些植物的茎中积累的代谢产物因具有一定的药用价值，可以用作药材，如杜仲 (*Eurocommia ulmoides* Oliv.)、天麻 (*Gastrodia elata* Blume) 等。

3. 观赏、艺术品

有些植物的茎由于其形态奇异、色彩斑斓、或经雕琢作为观赏，如方竹 [*Chimonobambusa quadrangularis* (Fenzi) Makino]、紫竹 (黑竹) [*Phyllostachys nigra* (Lodd. ex Lindl.) Munro.] 及各种树桩盆景等。随着科学技术的发展，对茎的利用，特别是综合利用，将会更加广泛。

三、茎的形态与组成

(一) 茎的形态

不同的植物，其茎的形态特征不同。多数植物的茎呈辐射对称的圆柱体；有些植物的茎呈三棱形，如莎草科植物；或四棱形，如唇形科植物薄荷 (*Mentha haplocalyx* Briq.)、留兰香等；或多棱形，如芹菜等。多数植物的茎实心，如棉花、玉米等；也有一些植物的茎有髓腔因而空心，如禾本科的毛竹、小麦等。

茎的大小因种和环境而异。有的矮小、幼嫩、可直立生长；有的高大、挺立、不断增粗并高度木质化；有的柔弱不能直立，或攀缘、或缠绕、或贴附于其他物体，蔓延生长 (有关茎的性质，详细参见第十二章)。有的茎干高于 100m，如澳大利亚的桉树 (*Eucalyptus globulus* Labill.)；而有的植株瘦小，高不过几厘米，如牛毛毡 [*Eleocharis yokoscensis* (Franch. et Savat.) Tang et Wang]；有的树冠庞大，占地面积可达

1500m² 以上，如生长于缅甸热带雨林中的榕树 (*Ficus microcarpa* L.) 等。茎的不同形态都是自身遗传特性决定的，是对环境长期适应的结果。

(二) 茎的组成

尽管茎的形态大小和习性千差万变，但其组成基本相似。一般植物的茎都具有节和节间，节上长叶，茎的顶端或叶腋中有芽。因此，茎就是枝条上除去叶和芽所留下的轴状部分。不同植物的节和节间的形状不同，节间的长短亦不同 (图 5-1)。

不同植物产生的枝条长短不一，同一植株也可以有长枝和短枝之分。短枝节间短，长枝节间长。一般长枝是营养生长的枝条 (裸子植物例外，如雪松等植物的长、短枝都是营养枝)，短枝是开花结实的枝条，又称花枝或果枝。植株的长、短枝发育是物种的遗传特性决定的。枝条或节间的长短与植物的种类、枝条发生的位置、年龄、生育期、植株自身的营养状况和环境因素的影响有关。例如，玉米、甘蔗等植株中部的节间较长，茎端的节间较短；水稻、小麦等在幼苗期，各节密集于基部，节间极短，

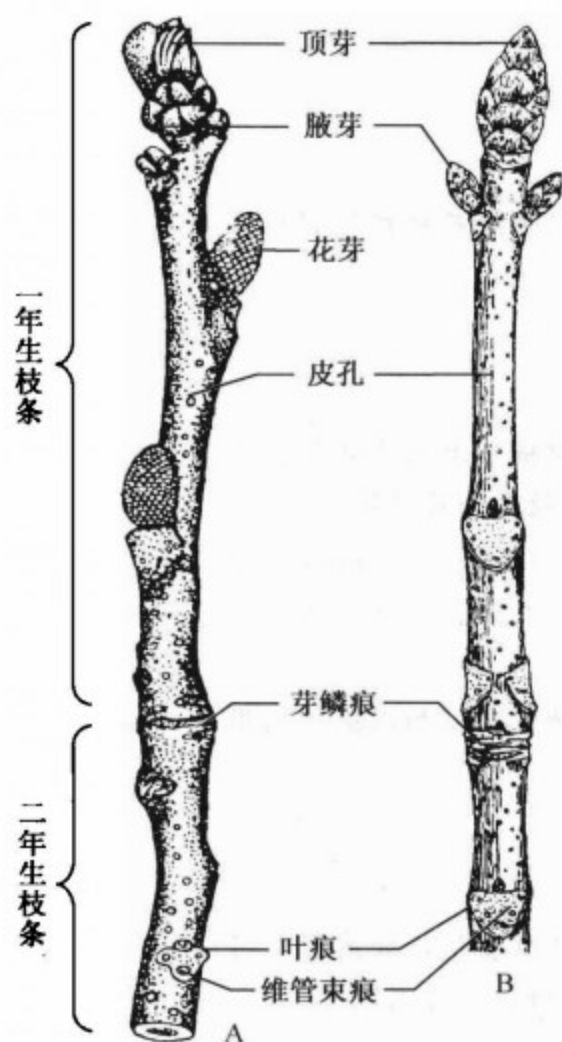


图 5-1 枝条的形态

A. 胡桃二年生枝条冬态 B. 山毛榉枝条

抽穗或抽茎后的节间较长。在果树栽培上，常采取整枝或促控结合的方法来调节长短枝的数量和分布，以获得高产和稳产。

在木本植物的枝条上，其叶片脱落后留下的疤痕称为叶痕 (leaf scar)。叶痕中的点状突起是枝条与叶柄间的维管束断离后留下的痕迹，称为维管束痕 (bundle scar)。有的枝条上还有芽鳞痕 (bud scale scar) 存在，这是密集的芽鳞片脱落后留下的环状痕迹。根据芽鳞痕的特征，可以判断枝条的生长年龄和生长速度 (图 5-1)。

枝条外表往往可以看见一些小型白色或褐色的斑点称为皮孔 (lenticel)，这是枝条与外界气体交换的通道。有些植物的枝条上生长有表皮毛、腺毛等多种类型的毛状附属物，它们具分泌作用或具有保护作用。皮孔、表皮附属物的形态大小、色泽因种而异，是区分物种的参考依据之一。

第二节 芽和茎的分枝方式

一、芽的类型和结构

(一) 芽的类型

芽 (bud) 分布于枝条的顶端或叶腋内，是未发育的枝条或花和花序的原始体。按照芽生长的位置、性质、结构和生理状态等不同，可将芽分为若干类型。

1. 定芽与不定芽

按芽发生位置是否确定，芽分为定芽 (normal bud) 和不定芽 (adventitious bud) 两类。定芽生于枝上且发生位置固定，顶芽 (terminal bud) 包括胚芽，只发生于枝的顶端，腋芽 (axillary bud) 或侧芽 (lateral bud) 则只发生于叶腋 (叶的近轴面与茎的夹角处)，顶芽和腋芽都是定芽。多数植物的一个叶腋中只有一个腋芽，称为单芽 (single bud)；有些植物的叶腋可发生两个或几个芽，其中除一个为正芽外，其余均称副芽 (accessory bud) (如桃为并生副芽、桂花为叠生副芽)。法国梧桐等植物的腋芽被包藏于鞘状膨大的叶柄基部内侧，叶柄脱落后腋芽露出，这样的芽称叶柄下芽 (infrapetiolar bud)。不定芽只发生于植株的老茎、根、叶及创伤部位，其发生位置比较广泛，且没有确定性，如柳的老茎、甘薯的块根、秋海棠的叶上发生的芽都是不定芽。

2. 叶芽、花芽与混合芽

按结构和性质，芽可分为叶芽、花芽和混合芽。叶芽 (leaf bud) 是将来发育成营养枝的芽；花芽 (flower bud) 是将来发育为花或花序的芽，如广玉兰和小麦的顶芽；混合芽 (mixed bud) 则为将来同时发育为枝叶和花或花序的芽，如梨、苹果等植物的顶芽。

叶芽相对瘦小，而花芽和混合芽通常比较肥大，易与叶芽区别。植物的顶芽和侧芽既可能是叶芽，也可能是花芽或混合芽。例如，禾本科植物的顶芽在营养生长期是叶芽，到幼穗分化时则转变成花芽。植物的副芽则通常是花芽，如桃、桂花等的副芽。

3. 鳞芽与裸芽

按芽鳞的有无，芽可分为鳞芽和裸芽。鳞芽 (scaly bud) 是一些生长或起源在冬寒地带的多年生木本植物的芽，有芽鳞片包被，又称被芽。芽鳞片是叶的变态，其外层细胞角化或栓化、坚硬，外表常被以茸毛、蜡质，或可分泌黏液或树脂，因而可以有效地起到保护作用。随着鳞芽的活动生长，芽鳞片脱落，在枝条的一定部位留下密集的芽鳞痕，成为判别枝条生长年龄和生长速度或年生长量的依据。

裸芽 (naked bud) 是无芽鳞片的仅被幼叶包围着生长锥的芽。所有一年生、二年生草本和一些分布于温暖地区的多年生木本植物的芽均属于裸芽。

4. 活动芽与休眠芽

按芽的生理活动状态，可将芽分为活动芽和休眠芽。能在当年生长季节中萌发的芽称活动芽 (active bud)。温带的多年生木本植物，其枝条上近下部的腋芽在生长季节里往往是不活动的，暂时保持休眠状态，这种芽称为休眠芽 (dormant bud)。休眠芽仍具有生长活动的潜势。在一定的条件下活动芽与休眠芽可以互相转变。

5. 珠芽

珠芽 (bulbil) 是一种未发育的球茎，呈球状、卵圆形等，通常生于叶腋，属于营养繁殖的器官。例如，二年生或三年生的半夏 [*Pinellia ternata* (Thunb.) Breit.] 叶柄的基部及百合 (*Lilium speciosum* Thunb.) 花茎的每一叶柄下部或叶子基部生出的珠芽等。此外，山药 (*Dioscorea* spp.)、泽泻科 (Alismataceae)、水麦冬科 (Juncaginaceae)、天南星科 (Araceae) 和莎草科 (Cyperaceae) 部分种类都可在叶柄的基部形成珠芽。

此外，按芽形成的季节分，则生长季中形成并发育的芽称为夏芽，多见于草本和热带常绿植物；在生长季末形成，来年生长季才活动的芽称为冬芽或越冬芽，如多年生植物某些芽。

按芽离地面的高低，芽可分为高位芽、地上芽、地面芽和地下芽或隐芽等类型。

高位芽一般位于地面 25cm 以上，产生高位芽的植物可分为大高位芽植物 (高度超过 30m)、中高位芽植物 (8~30m 乔木)、小高位芽植物 (2~8m 高的乔木和灌木)、矮高位芽植物 (低于 2m 的灌木)，包括乔木、灌木、藤本、高大的草本和附生植物等。其中每类植物又可分为常绿裸芽、常绿鳞芽和落叶裸芽、落叶鳞芽等次一级类型。地上芽一般高度为 25cm 以下，如小灌木、半灌木和小的草本植物。地上芽贴近地面，生长不利时，地上部分全部或大部分死去，地上部分呈匍匐状或莲座状。地下芽或隐芽分布于地下或水中，如某些多年生草本、水生或沼生植物等。研究表明，在温带地区，地下芽和中高位芽对于温度梯度的反应比较灵敏，其次是小高位芽和一年生植物；对于水分梯度的变化，则以地上芽和矮高位芽植物的反应比较强烈和敏感。了解芽的生活习性，对研究植物的生长与分布、植物在群落中的地位和作用，以及立体种植、人工造林或人造生态群落等均有重要意义。

一个具体的芽，由于分类依据的不同，可给予不同的名称。如梨的鳞芽可以是顶芽或侧芽，也可以是休眠芽，可以是叶芽，也可以是混合芽。种子萌发时，胚芽生长，逐渐发育为具叶的枝条。枝条的顶端和叶腋中生长幼芽。芽有多种类型，芽在茎或枝条上

的位置因植物而不同，芽的位置和生长决定了植物地上部枝条分布的格局。

(二) 芽的结构

1. 叶芽

叶芽是在植物营养生长的早期陆续出现的芽。其基本结构包括生长锥 (growing tip; growth cone) (芽轴、茎尖分生区)、自内而外体积和发育程度递增的叶原基 (leaf primordium) 和幼叶 (图 5-2, 图 5-3A, B)。有的植物，芽外方还有一至几片芽鳞，以及从第二个、第三个 (自顶向基) 叶原基内侧开始出现的腋芽原基 (axillary bud primordium)。腋芽原基位于每个叶原基或幼叶的叶腋。

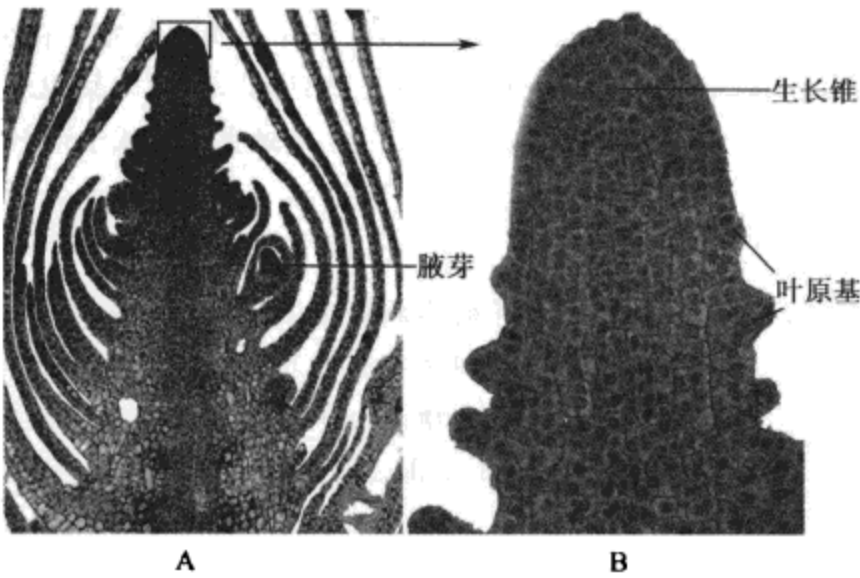


图 5-2 黑藻芽纵切 (A) 及生长锥的放大 (B)

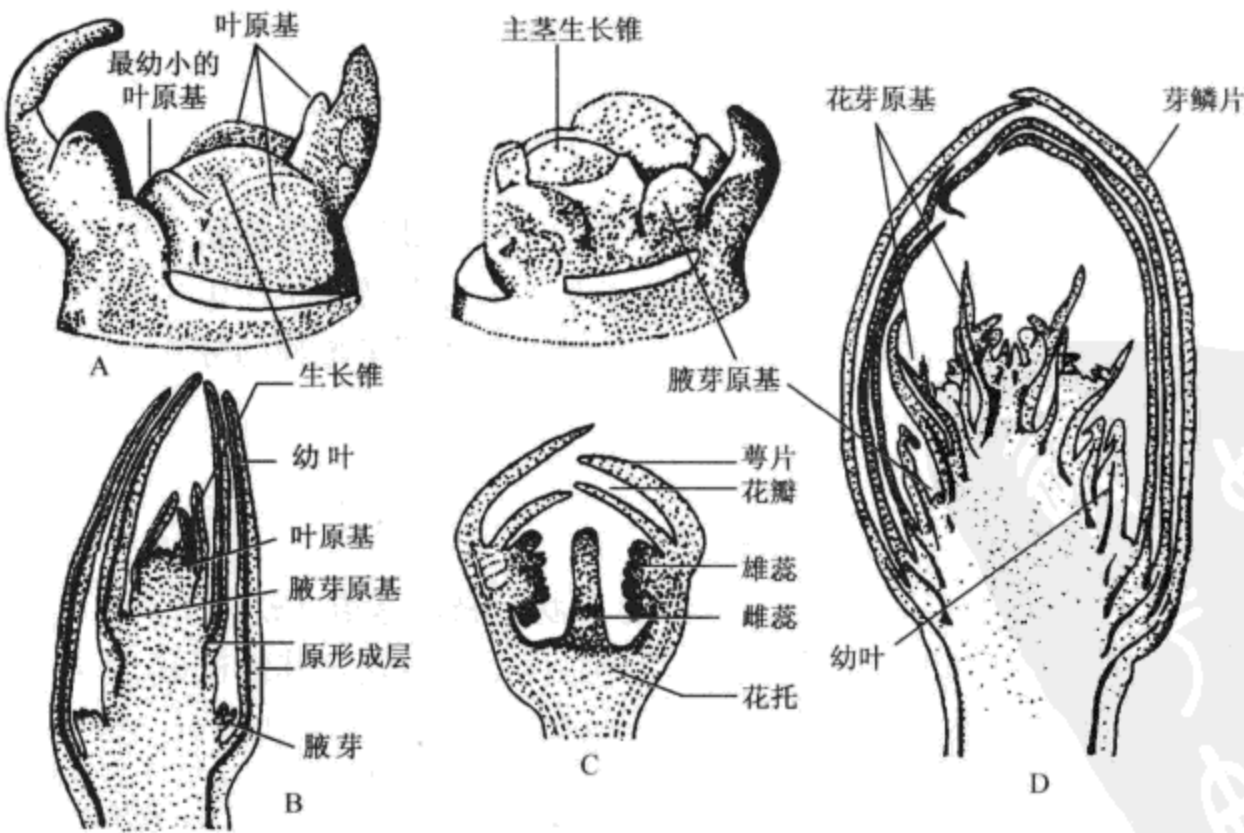


图 5-3 芽的构造

A. 葡萄的叶芽 B. 忍冬叶芽纵剖面简图 C. 桃花芽纵剖面简图 D. 苹果的混合芽纵剖面简图 (依徐汉卿)

2. 花芽

当植株从营养生长转入生殖生长时,开始形成花芽。花芽是花或花序的原始体,外观较叶芽肥大,内含花或花序各部分(花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊)的原基(详见第九章)。花芽中无叶原基和腋芽原基,茎尖分生组织在花芽分化完成后消失(图 5-3C)。

3. 混合芽

混合芽有完整的叶芽结构,叶原基或幼叶的叶腋内还有花芽原基的分化,混合芽的外围常包被有芽鳞片(图 5-3D)。

芽的组成体现了对分生组织主体的保护与对环境的适应。密集生长的幼叶或苞片、芽鳞等,它们紧紧地包被着芽轴,使其免遭风吹、雨淋、日晒及一些生物的伤害。在生长条件不利,或因植物自身发育的需要进入休眠时,芽更是一种绝好的休眠结构——内部细胞进入休眠状态的变化,外部的重重包被和外层栓化的鳞片,限制了氧气注入和水分散失,降低了内部的呼吸与代谢活动。

(三) 芽的发生与分枝的关系

植物的分枝源于芽的活动。因此,了解芽的形成规律是了解植物分枝特征的关键。关于侧芽的形成有两种观点:一是侧芽的顶端分生组织即主茎的顶端分生组织(合点起源)由形成叶原基时保留在叶腋处的分生细胞所组成,一是侧芽的顶端分生组织在叶腋内(处)由已分化的细胞恢复分裂能力而形成。根据拟南芥显性突变体 *phabulosa* (*phb*) 研究表明,在该类突变体的叶的背面出现了侧芽,这就说明侧芽发生于叶的腹面细胞,而非来自茎端分生组织保留的细胞。进一步研究表明,只有拟南芥莲座叶的侧芽才可能形成莲座叶,同样,茎生的侧芽只能形成茎生叶;通常拟南芥的萼片内不形成侧芽,但在 *AP1* 突变体中,萼片内侧基部出现了侧芽,且该侧芽只形成不同类型的花器官。

二、茎的分枝方式

植物的顶芽和侧芽存在着一定的生长相关性。当顶芽活跃地生长,侧芽的生长则受到一定的抑制。如果顶芽因某些原因而停止生长时,侧芽就会迅速生长,由于上述原因及植物的遗传特性,不同植物有不同的分枝方式,一般种子植物的分枝方式有以下 4 种(图 5-4)。

(一) 单轴分枝

单轴分枝(monopodial branching)又称总状分枝,是指从幼苗开始,主茎的顶芽活动始终占优势,形成一个直立的主轴,而侧枝则较不发达,其侧枝也以同样的方式形成次级分枝。单轴分枝方式的植株呈塔形,如杨、松、杉、红麻、黄麻等(图 5-4)。所以,栽培这类植物时要注意保顶芽,以提高其产量与品质。

(二) 合轴分枝

合轴分枝(sympodial branching)的植株顶芽活动到一定时间后死亡、或分化为花

芽、或发生变态，而靠近顶芽的一个腋芽迅速发展为新枝，代替主茎生长一定时间后，其顶芽又同样被其下方的侧芽替代生长。合轴分枝的主轴除了很短的主茎外，其余均为各级侧枝分段连接而成，因此茎干弯曲、节间很短，而花芽较多。合轴分枝在农作物和果树中普遍存在，如棉（图 5-5）、番茄、马铃薯、柑橘类、葡萄、枣、李等的果枝（fruit shoot），茶树等在幼年期为单轴分枝，成长后则出现合轴分枝。

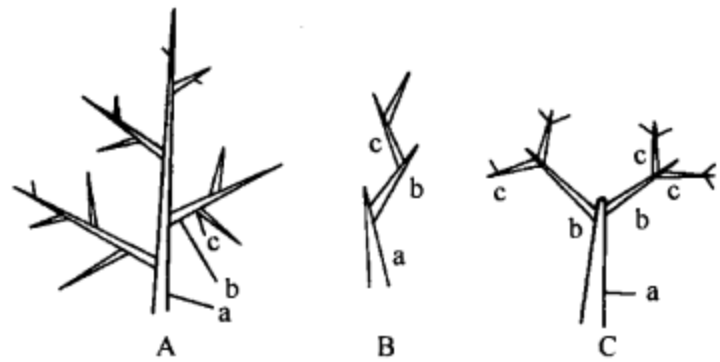


图 5-4 分枝类型图解

A. 单轴分枝 B. 合轴分枝 C. 假二叉分枝
a. 轴 b. 一级分枝 c. 二级分枝



图 5-5 棉枝的单轴分枝（A）和合轴分枝（B）

在栽培上，常采用整枝方法来调整果枝和营养枝（foliage shoot）的比例，在保证一定的营养面积的基础上，充分发挥果枝的增产作用，提高品质。例如，在棉花栽培中，当棉苗开始出现一二个果枝时，把第一果枝以下的营养枝摘除，可以减少营养物质的消耗，促使果枝生长和花蕾发育。当果枝上的花蕾达到一定数量时，把主茎和果枝的顶芽摘掉，留下一定数量的果枝和花蕾，以得到充分的营养供应，增加有效蕾数和铃重，有利稳产高产。

（三）假二叉分枝

假二叉分枝（false dichotomous branching）是指某些具有对生叶序的植物，如丁香、石竹和槲寄生等，其主茎和分枝的顶芽生长形成一段枝条后停止发育，由顶端下方对生的两个侧芽同时发育为新枝，且新枝的顶芽与侧芽生长规律与母枝一样，如此继续发育形成的分枝方式。这样的分枝在外表上形似二叉分枝，实际上它不同于顶端分生组织一分为二所形成的二叉分枝（如地钱 *Marchantia polymorpha* L.）。

(四) 分蘖

分蘖 (tiller) 是指植株的分枝主要集中于主茎的基部的一种分枝方式。其特点是主茎基部的节较密集, 节上生出许多不定根, 分枝的长短和粗细相近, 呈丛生状态。典型的分蘖常见于禾本科作物, 如水稻、小麦等的分枝方式 (图 5-6)。

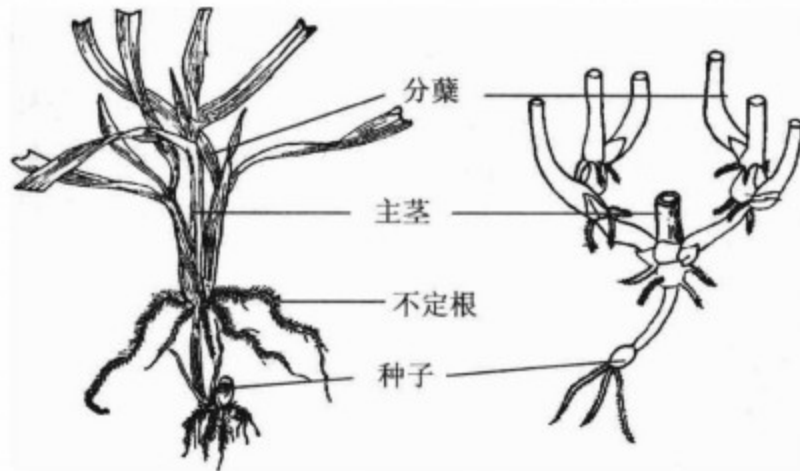


图 5-6 小麦分蘖示意图

禾本科植物的分蘖又可分为: ①疏蘖型。分蘖节之间的距离较远, 均在地下茎节上形成, 各分蘖在地上的部分 (分枝) 呈疏松的丛生状, 如小麦、水稻等。②密蘖型。分蘖节是在靠近地面或地上部分形成, 分蘖节间距短, 呈紧密的丛生状, 如狐茅属、针茅属等植物。③根茎型。一些多年生具有根状茎的植物, 如竹类、甘蔗、芦苇等。地下茎上的侧芽开始生长时与主轴垂直, 并以合轴分枝方式形成根状茎和不定根群, 生长一段后, 才向地上形成分蘖, 如此类推。

第三节 茎的解剖结构

一、茎尖分区

茎的顶端叫做茎尖 (stem tip), 是由叶芽 (顶芽) 活动形成的。顶芽活动时, 生长锥的原分生组织分裂, 向下产生初生分生组织, 初生分生组织经初生生长形成初生结构, 从而形成茎尖。茎尖与根尖一样具有一定的形态结构特征, 也可人为地划分为分生区、伸长区和成熟区三个部分 (图 5-7)。茎尖细胞不断进行分裂、生长和分化, 使茎不断伸长并不断产生新的枝叶。茎尖的生长分化过程与根尖基本相似, 但由于茎尖所处的环境以及所担负的生理功能不同, 其形态结构也有所不同。茎尖没有类似根冠的结构, 然而分生区的基部次第形成了一些叶原基 (有时有腋芽原基) 和幼叶, 以及未发育成的节和节间, 增加了茎尖结构的复杂性。

(一) 分生区

茎尖分生区又称生长锥, 一般为半球形, 由一团具有分裂能力的原分生组织所构成。茎尖顶端以下有叶原基和腋芽原基, 有的还有芽鳞原基。现以原套原体学说或组织细胞分区学说来说明茎尖生长锥的结构和分化动态。

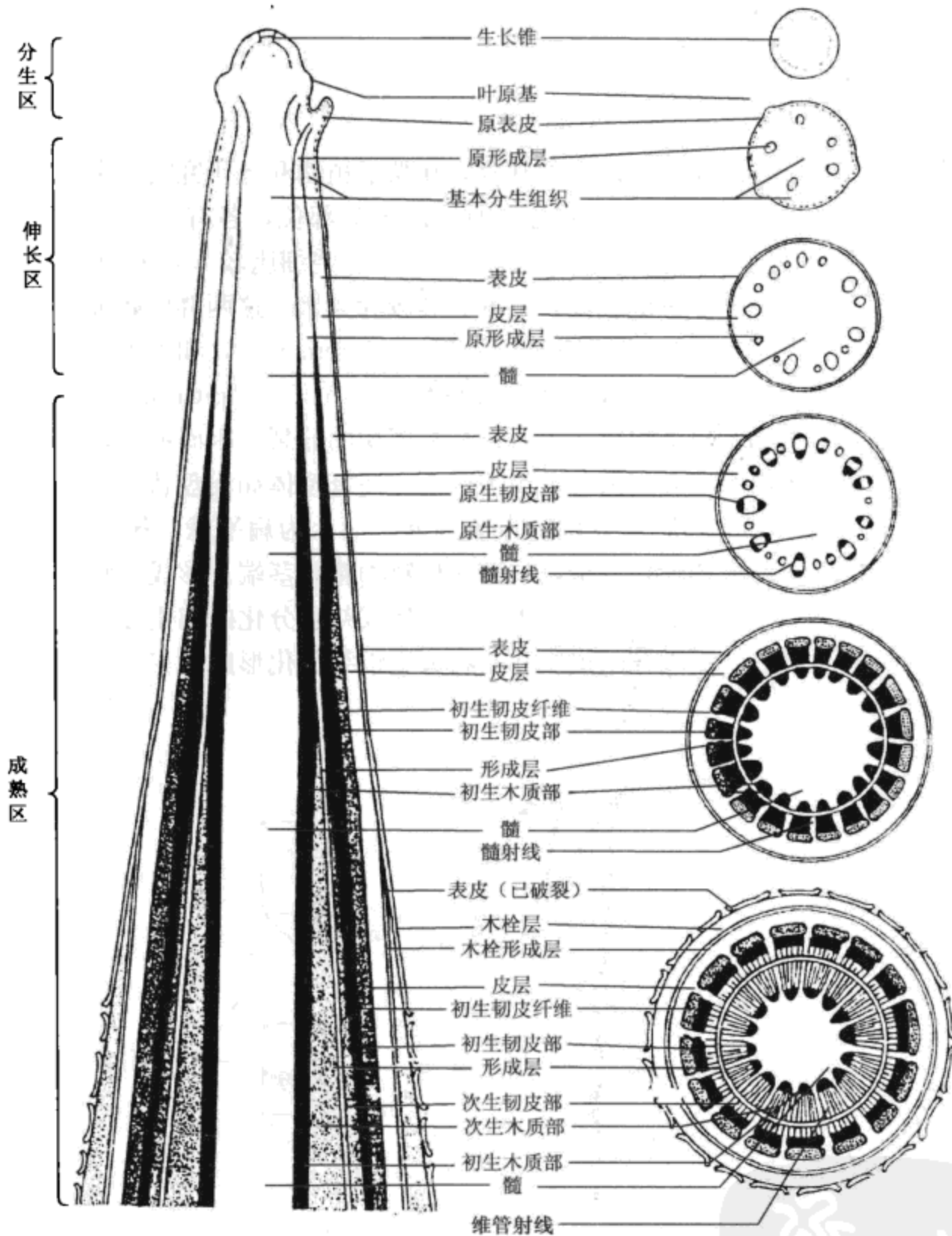


图 5-7 茎初生结构至次生结构的发育过程图解

1. 原套原体学说

原套原体学说将茎生长锥分为原套 (tunica) 和原体 (corpus) 两部分。原套位于其表面, 由一层或数层排列整齐的细胞组成。它们进行垂周分裂 (anticlinal division), 扩大其表面积。原体是原套内侧的一团不规则排列的细胞, 它们可沿着各种方向进行分裂, 增大体积 (图 5-8)。在营养生长过程中, 原套和原体的细胞分裂活动, 互相配合, 故茎尖端始终保持原套、原体的结构。大多数的双子叶植物, 原套通常是两层, 而单

子叶植物则有一层或两层。观察表明：当营养生长向生殖生长过渡时，茎尖的原套层数和原体的相对体积都会发生变化。原套层数还可随季节、植株生长状况、发育阶段等的不同而改变。

2. 细胞组织分区学说

根据细胞学特征和组织分化动态的观察，在裸子植物和已研究的大多数被子植物中发现茎端有分区现象（图 5-8）。在原套、原体的中央部位，各有一个原始细胞群，前者称为顶端原始细胞区，后者称为中央母细胞区。这些细胞较大，并具较大的核和液泡，染色比周围的原套、原体细胞浅，细胞分裂较为频繁。这两群原始细胞分裂形成了围绕在它们周围的周围分生组织区（peripheral meristem zone）和下方的肋状分生组织区（rib meristem zone）。肋状分生组织区又称髓分生组织区（pith meristem zone），其细胞较周围分生组织细胞更液泡化，主要进行有规律的分裂，因而形成特殊的“肋状”。有些植物在肋状分生组织区和周围分生组织区上方还有整体如浅盘状的形成层状过渡区（cambium like transition zone），其细胞在茎端纵切面上为扁平状，排列整齐，如同形成层及其衍生细胞所形成的形成层带，如菊等植物的粗壮茎端。形成层状过渡区在叶原基形成的间隔期可以有体积的变化。分生区下方形成初步分化的初生分生组织；原套的表面细胞分化为原表皮，周围分生组织和肋状分生组织分化形成基本分生组织和原形成层（图 5-9）（表 5-1）。

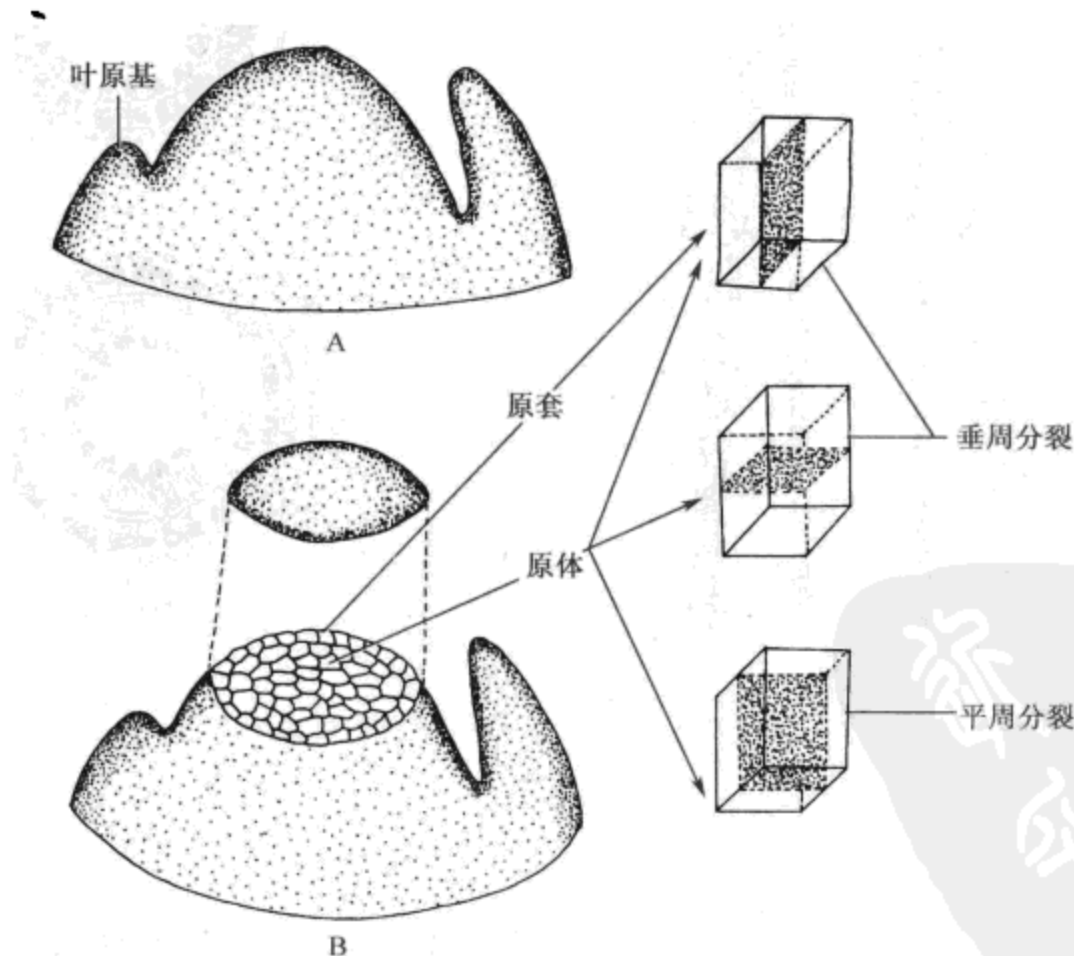


图 5-8 水稻茎尖中部纵剖，示原套、原体结构

A. 茎尖外形 B. 茎尖横剖

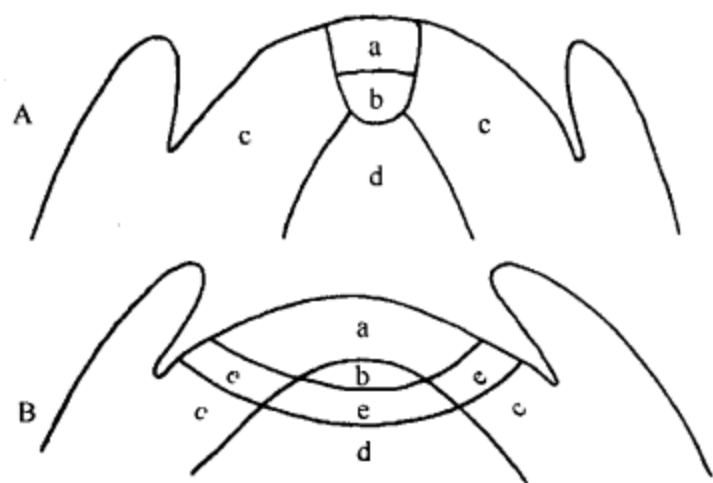


图 5-9 被子植物茎尖顶端分生组织分区图解

A. 普通型茎尖 B. 大型（仙人掌）茎尖
a. 原套原始细胞 b. 原体原始细胞 c. 周缘分生区 d. 髓分生组织区（肋状分生组织区） e. 形成层过渡区（依 Clowes）

表 5-1 茎尖不同分区中各类组织的相互关系

——分生区(细胞分裂)——		——伸长区(细胞伸长)——		——成熟区(细胞分化)——	
——原分生组织——		初生分生组织		——成熟组织(初生结构)	
原套	——周缘分生组织	{	原表皮	——	表皮
			基本分生组织(部分)	——	皮层、髓射线
			原形成层	——	维管束
原体	——髓分生组织	——基本分生组织(部分)——		——髓	

不同植物的细胞组织学区分的具体特征不同。茎尖顶端分生组织比较均匀的植物一般没有分区现象。

在茎尖顶端后部，周缘分生组织（周围区）和髓分生组织（髓区域）逐渐分化为三种初生分生组织。在周缘分生组织内侧维管组织开始以原形成层的方式出现，其细胞因为纵向分裂占优势而变得比较细长，它们可与比较短而宽的基本分生组织的细胞相区别。同时，原表皮也逐渐更多地显出成熟表皮的特征。

（二）伸长区

茎的伸长区的细胞学特征与根相似，但该区常包含几个节与节间，其长度可随环境改变。二年生和多年生植物在进入休眠期时，伸长区逐渐变为成熟区。伸长区由原表皮、基本分生组织、原形成层三种初生分生组织分别分化出一些初生组织，其细胞的有丝分裂活动逐渐减弱，伸长区可视为顶端分生组织发展为成熟组织的过渡区域（图 5-7）。

（三）成熟区

成熟区的解剖特点是细胞的分裂和伸长生长都趋于停止，各种成熟组织的分化基本

完成，具备了幼茎的初生结构（图 5-7）。在生长季节里，茎尖的顶端分生组织细胞不断地进行分裂、伸长生长和分化成熟，结果使节数增加，节间伸长，同时产生新的叶原基和腋芽原基。这种由于顶端分生组织的活动（即顶端分生组织细胞的分裂、生长和分化的过程）而引起或表现出的生长称为顶端生长（apical growth）。

二、双子叶植物茎的结构

（一）双子叶植物茎节间的初生结构

双子叶植物茎节间的初生结构可分为表皮、皮层和维管柱三部分（图 5-10，图 5-11）。

1. 表皮

表皮是幼茎最外的一层细胞、由初生分生组织的原表皮发育而来的初生保护组织。表皮包括表皮细胞、气孔器和各种表皮毛等表皮附属物。表皮细胞形状较规则，排列紧密、相互嵌合，细胞中一般不含叶绿体，有的含有花色素苷；细胞外壁厚、有角质层，有的还有蜡被，既能起到控制蒸腾、防止体内水分过度散失和病菌入侵的作用，又不影响透光和通气，仍能使幼茎内的绿色组织正常地进行光合作用，如蓖麻和油菜（*Brassica napus* L.）等。表皮毛形状多样，有单细胞和多细胞的，具有加强保护的功能。有的表皮有腺毛或异细胞，如番茄等。这是植物对环境的适应。

2. 皮层

皮层位于表皮与维管柱之间，由基本分生组织的部分细胞分化而来，皮层所占茎横切面比例远较根小。根据皮层细胞的特征，可将其分为厚角组织和皮层薄壁组织。

1) 厚角组织

厚角组织位于表皮下方，由一至几层含有叶绿体的厚角组织细胞所组成。常成束或连接成片，起着加强幼茎的支持作用。

2) 皮层薄壁细胞

皮层薄壁细胞由数层体积较大、排列疏松的薄壁细胞所组成，通常含少量叶绿体。

有些植物幼茎的皮层有分泌道，如棉花、向日葵；或有乳汁管，如甘薯；或有其他分泌结构的分化。有些植物也常含有各种晶体和单宁等的异细胞，如花生、桃等。水生植物的茎，一般缺乏厚角组织，细胞间隙发达，常常形成了通气组织。幼茎因皮层内细胞含叶绿体而呈绿色。

通常幼茎皮层的最内层细胞，其细胞壁不像根中具有特殊的增厚结构。只有少数植物才有内皮层的分化，且往往是地下茎（如根状茎）较地上茎具有较典型的内皮层。例如，千里光属（*Senecio*）、益母草属（*Leonurus*）的内皮层凯氏带，在开花时才出现。有些植物茎的内皮层富含淀粉粒，称为淀粉鞘，如大豆等。

3. 维管柱

维管柱是皮层以内的中轴部分，由原形成层和部分基本分生组织发育而来。它包括

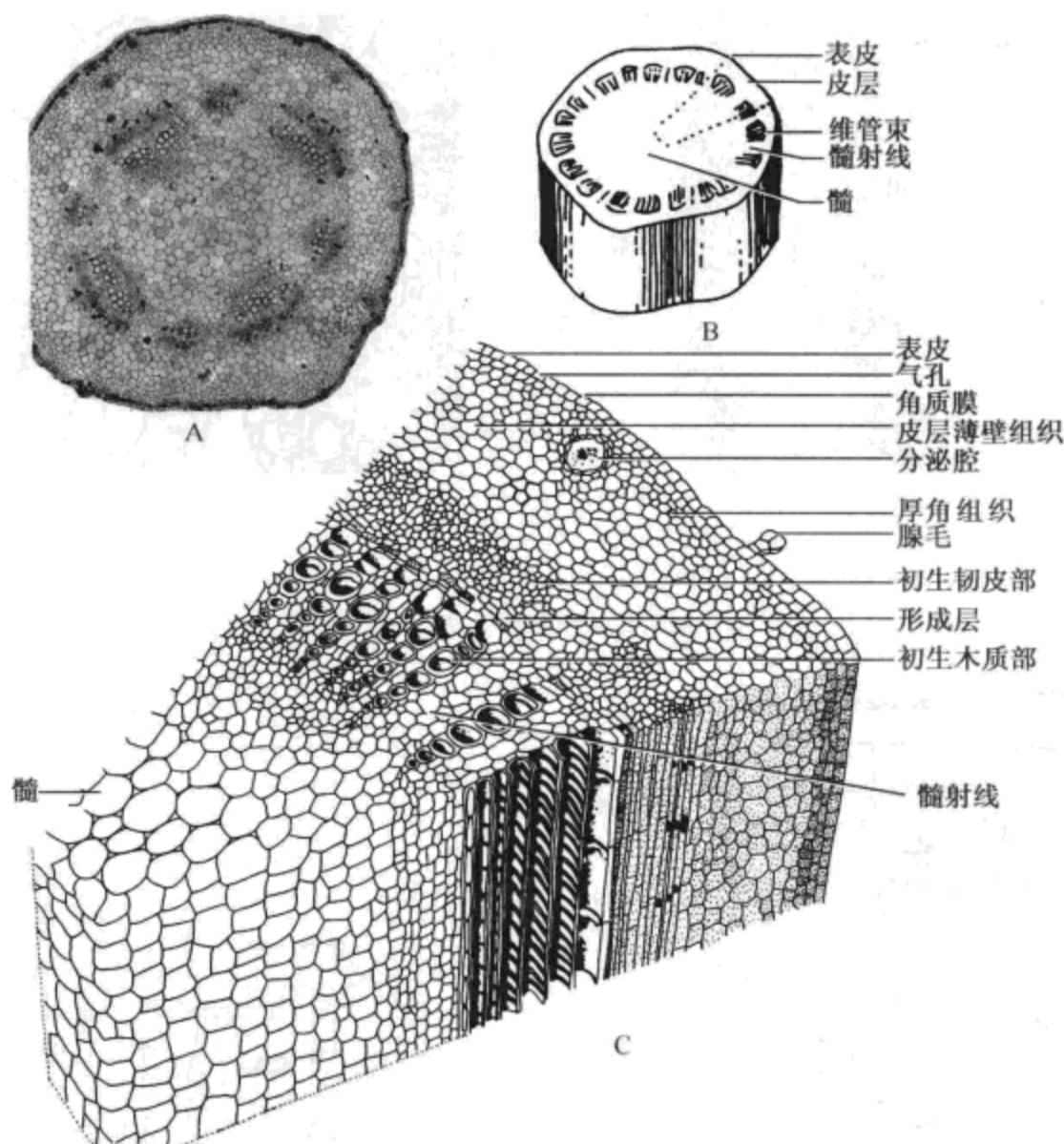


图 5-10 棉茎结构

A. 棉茎横切 B. 简图 C. 部分结构详图

维管束、髓和髓射线三部分。大多数植物的幼茎内没有维管柱鞘或不明显。

1) 维管束

维管束是由原形成层发育而来的束状结构。具有次生生长特性的双子叶植物茎的维管束，包括位于外方的初生韧皮部、位于内方的初生木质部和束（中）内形成层三部分。这种具有束中形成层的外韧维管称为无限外韧维管束。一般说来，草本双子叶植物幼茎各维管束之间的距离较大，它们环状排列于皮层的内侧（图 5-11）。多数木本植物幼茎内的维管束，彼此间距很小，几乎连成完整的环（图 5-12）。

在维管束发育过程中，初生韧皮部由外至内进行向心发育（centripetal development），为外始式。即原生韧皮部靠外方，后生韧皮部靠内方。而初生木质部却由内至外进行离心发育（centrifugal development），为内始式。即原生木质部靠内方，后生木质部靠外方。这与根初生木质部的外始式发育顺序，有着根本的不同。在初生韧皮部与初生木质部之间，还具有原形成层保留下来的一层分生组织细胞，称束中形成层，这是进行次生增粗生长的基础。

麻类作物茎有比较发达的韧皮纤维，其细胞经协同生长（symplastic growth）和侵入生长（intrusive growth）而较细长，且其细胞壁是纯纤维素的，故柔软而坚韧，品

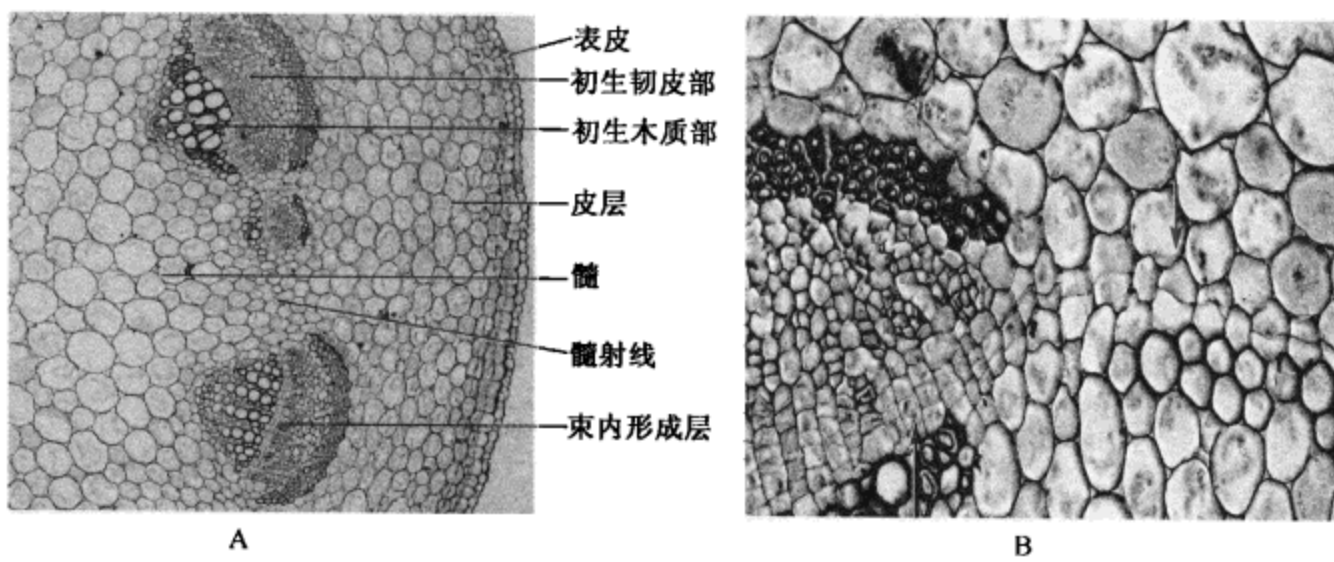


图 5-11 三叶草茎横切

A. 初生结构部分 B. 维管形成层的组成 (空箭头为束中形成层, 实心箭头为束间形成层)

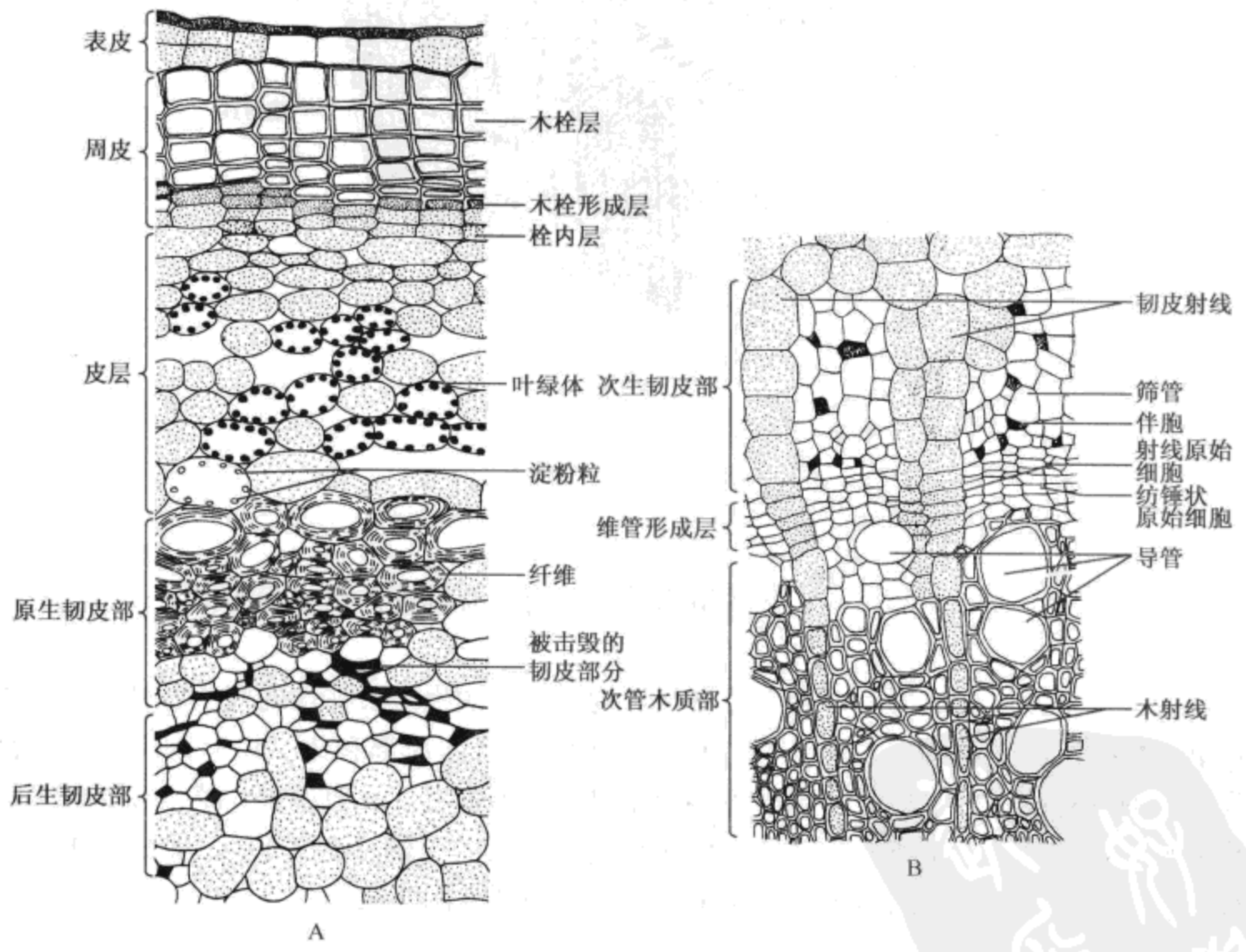


图 5-12 桃属茎部分横切结构示意图

A. 外侧部分 B. 内侧部分

质最佳，为纺织工业的重要原料之一，如苧麻和亚麻等。

2) 髓

髓 (pith) 位于幼茎中央，其细胞体积较大，常含淀粉粒，具有贮藏作用。有时，髓细胞也有含晶体和含单宁等的异细胞。有些双子叶植物茎的髓细胞生长停止较早，而

周围的细胞仍在伸长，从而形成中空髓腔 (pith cavity)，如蚕豆和南瓜等。有些植物的髓成为一系列水平片状的髓组织，如胡桃 (*Juglans regia* L.) 和枫杨 (*Pterocarya stenoptera* DC.) 等。

3) 髓射线

髓射线 (pith ray) 位于维管束之间，是连接皮层与髓的薄壁组织，有横向运输和贮藏作用。在茎进行次生生长时，与束中形成层相连接的那部分髓射线细胞恢复分裂能力，转变为束间形成层 (interfascicular cambium)。木本植物茎的髓射线狭窄，草本植物茎的髓射线较宽。

(二) 双子叶植物茎节间的次生结构

大多数双子叶植物的茎同根一样，在初生生长的基础上，出现维管形成层和木栓形成层，通过它们的活动，进行次生增粗生长。

1. 维管形成层的发生、活动与次生维管组织

1) 维管形成层的发生

当茎进行次生生长时，首先是位于初生木质部与初生韧皮部之间的束内形成层 (fascicular cambium) 细胞开始分裂、生长分化，接着与束内形成层相连接的髓射线细胞恢复分裂能力，转变为束间形成层 (interfascicular cambium)。这样，束内形成层和束间形成层就连成一环，它们共同构成维管形成层 (图 5-11)。木质化程度高的植物，其维管形成层主要是束内形成层；木质化程度低的草本植物，其维管形成层主要是束间形成层 (图 5-13)。

2) 维管形成层细胞

维管形成层的原始细胞有两种：一是切向面宽、径向面窄的两端尖斜的长梭形细胞，称为纺锤状原始细胞 (fusiform initial cell)；一是较小、近于等径或稍长的细胞，称为射线原始细胞 (ray initial cell)。前者是形成层的主要成员，沿茎的长轴平行排列，连成一片，发育成茎的纵向 (轴向) 系统；后者与茎轴垂直排列，分布于纺锤状原始细胞之间，发育成茎的横向 (径向) 系统。横切面上，纺锤状原始细胞呈扁平长方形，射线原始细胞宽长方形，两者紧密整齐地排列成一环 (图 5-14)。

3) 次生维管组织

维管形成层开始活动主要是纺锤状原始细胞不断进行切向分裂，向外所产生的新细胞经生长、分化形成次生韧皮部 (包括筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞)，向内所产生的新细胞经生长、分化形成次生木质部 (包括导管、管胞、木纤维、木薄壁细胞)。次生木质部和次生韧皮部共同构成次生维管组织，成为茎中纵向的输导系统。同时，射线原始细胞也不断进行切向分裂，其外侧的新细胞分化形成韧皮射线，内侧的新细胞分化形成木射线，这两种射线统称为维管射线 (vascular ray)，成为茎中横向的输导组织，并将次生维管组织隔成许多片区 (图 5-13，图 5-14，图 5-15)。随着次生木质部的增加，维管形成层的位置逐渐外移，其周径也随之扩大。

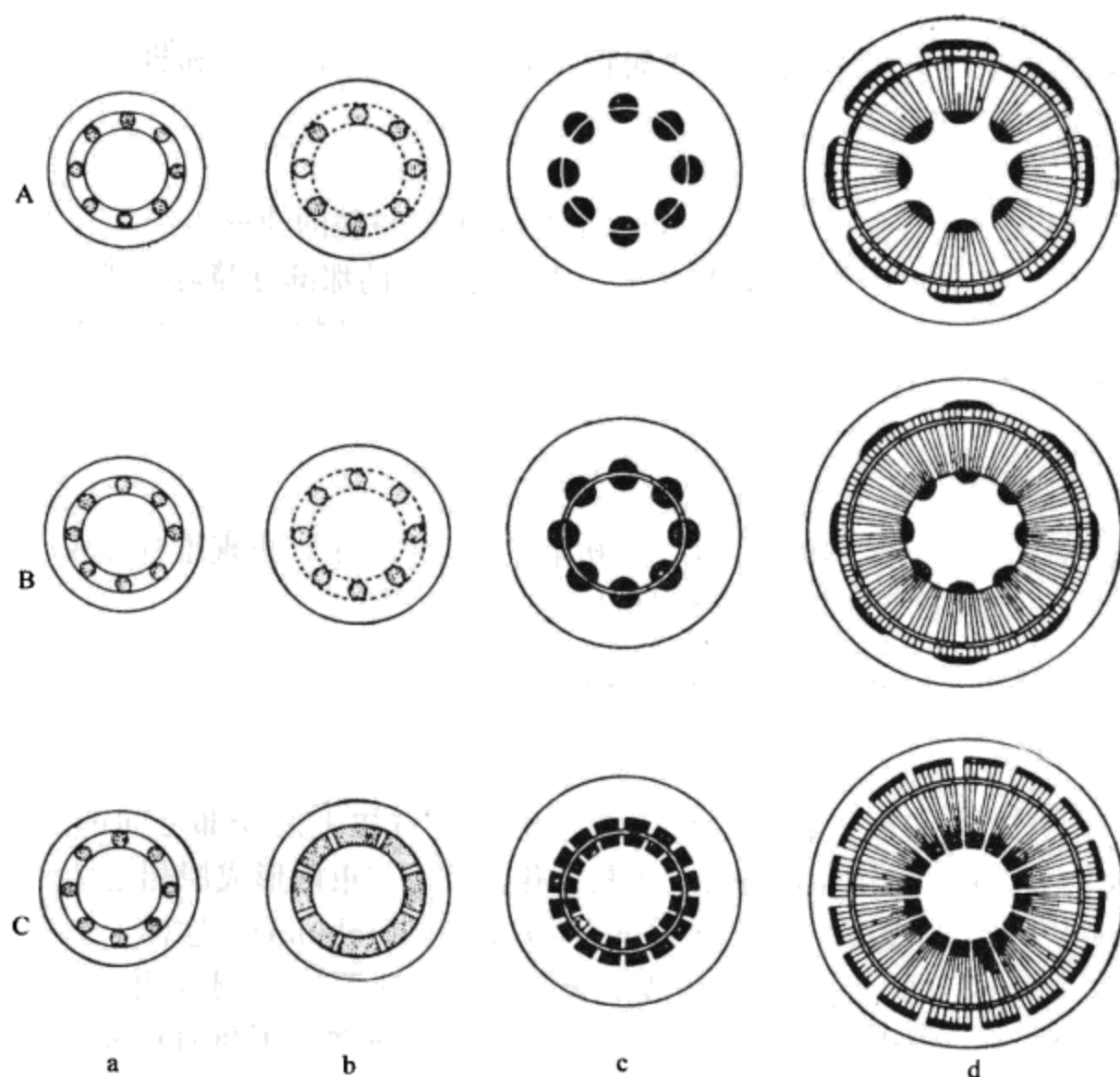


图 5-13 双子叶植物茎次生生长的三种主要类型图解

A. 马兜铃茎 B. 苧麻茎 C. 椴树茎

a~d. 次生生长过程

维管形成层周径扩大的原因，主要是由于纺锤状原始细胞在进行平周的切向分裂的同时，还可以进行垂周的径向分裂。此外纺锤状原始细胞也进行横裂、侧向分裂衍生出新的木射线原始细胞。而木射线原始细胞本身又能径向分裂，从而使环径扩大，新的射线也将不断形成并贯穿于次生维管组织中。

了解维管形成层的特性，对植物嫁接有实际意义。因为，维管形成层的分裂活动，与枝条伤口的愈合有密切关系，所以在嫁接枝条时，必须使砧木和接穗之间的形成层区保持吻合，才能嫁接成活。

4) 木材

木材是指维管形成层历年产生的次生木质部的总称（因初生木质部占中央的一小部分，常可忽略）（图 5-7，图 5-15）。

(1) 年轮

年轮 (annual ring) 是指在季节性明显的地区，木本植物的维管形成层在一年中只活动一次而形成的次生木质部。因维管形成层在生长季节不同阶段的活动特性不同，所形成的新细胞的大小和分化成熟的结构有差异，使得所产生的次生木质部呈次第变化的同心环，故有生长轮之称。因此，在一个生长期中，维管形成层所产生的次生木质部

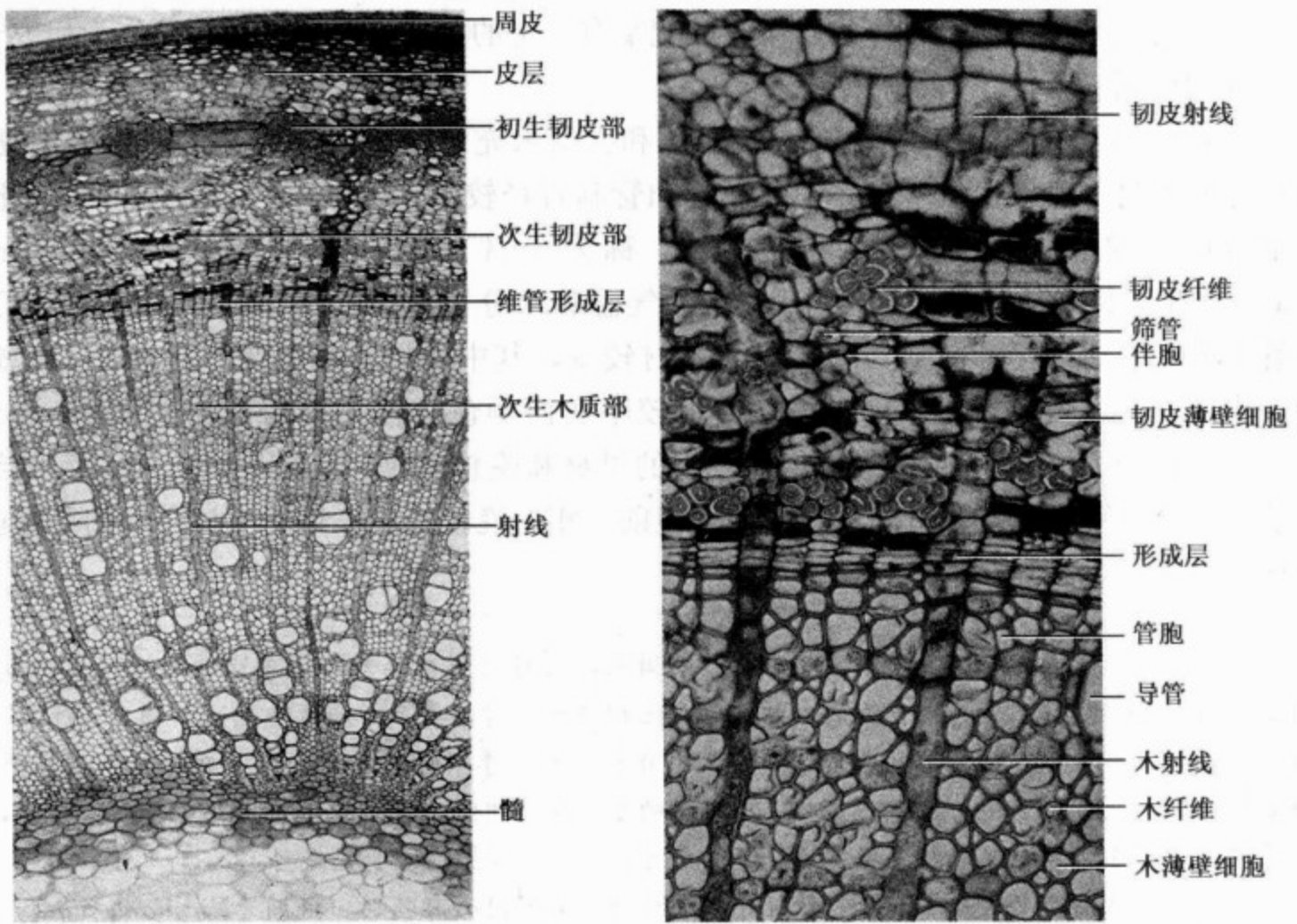


图 5-14 胡桃茎部分横切与结构

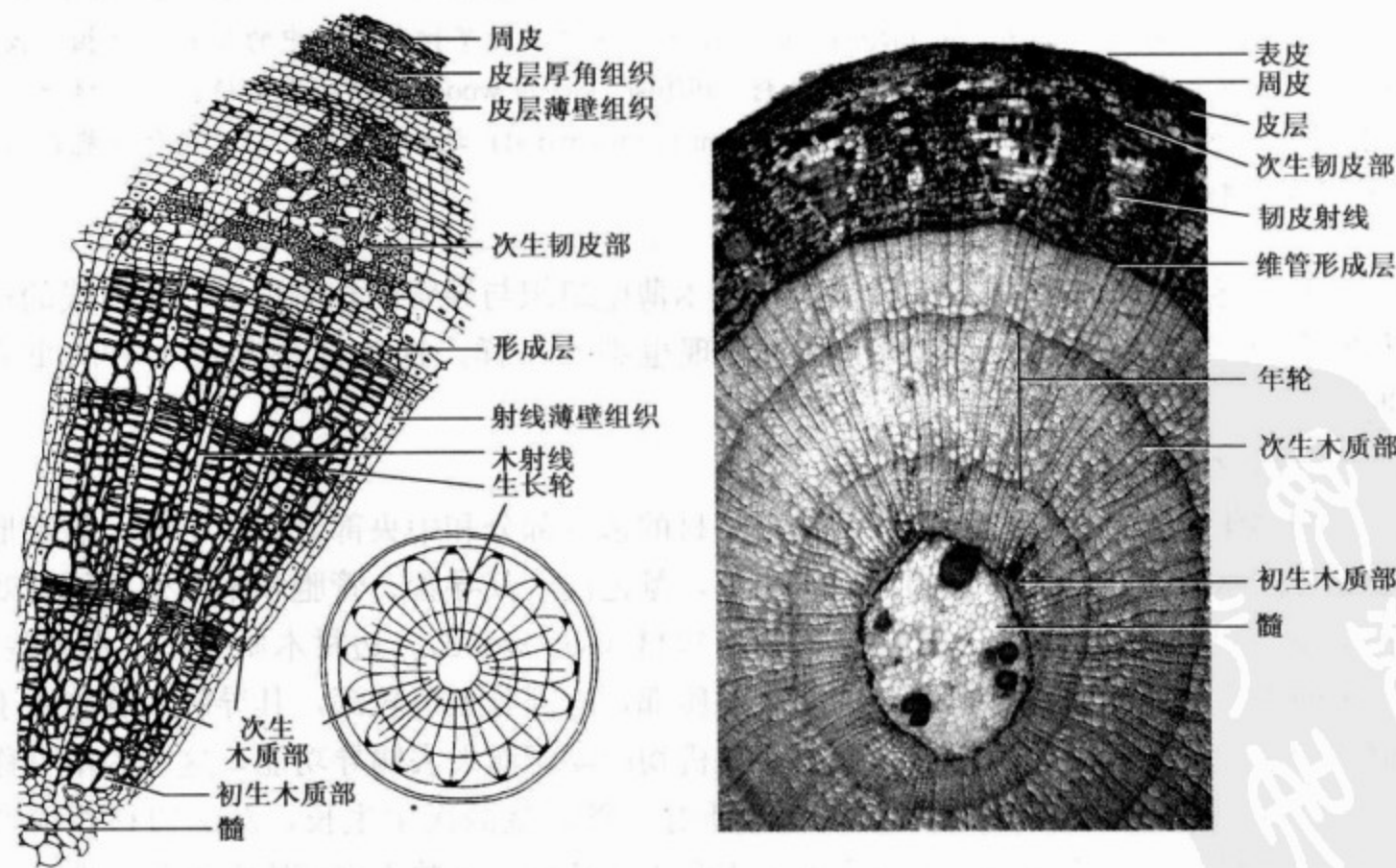


图 5-15 椴树三年生茎横切结构

(木材)，构成一个生长轮，一年只有一个生长轮，这样的生长轮就是年轮。植物的年龄、各年份气候特征或变化等均与年轮的宽窄有一定的关系。因此，年轮可作为研究气候变迁的依据。

在温带的生长季初期（春季），气候温和、雨水充沛，适宜于维管形成层的活动，所产生的木材一般较快较多，其中的导管和管胞直径较大，壁较薄，排列疏松。因此，这部分的木材，质地较疏松、颜色较浅，称为早材（early wood）或春材（spring wood）。在生长季的晚期（如夏末秋初），气温和水分等条件逐渐不宜于树木的生长，维管形成层的活动逐渐减弱，所产生的木材较少，其中的导管和管胞直径较小，壁较厚，排列紧密。因此，这部分的木材质地较坚实而颜色较深，称为晚材（late wood）或夏材（summer wood）。同一年内所产生的早材和晚材就是一个年轮，二者之间的细胞结构是逐渐转变的，没有明显的界限，但前一年的晚材与后一年的早材之间的界限就非常明显。

在温带地区的树木，一般都有年轮。热带的树木，只有生长在旱季与雨季交替的地区才形成年轮，在这种情况下，雨季所产生的木材在结构上相当于早材，旱季初期所产生的，相当于晚材。生长在四季气候差不多的地方的树木，一般没有年轮。如果季节性的生长受到异常气候条件或严重的病虫害等因素的影响，一年可产生二个以上的生长轮（即假年轮）或不形成年轮。有些植物，一年有几次季节性生长如柑橘属果树，一年一般可产生三个以上的生长轮。

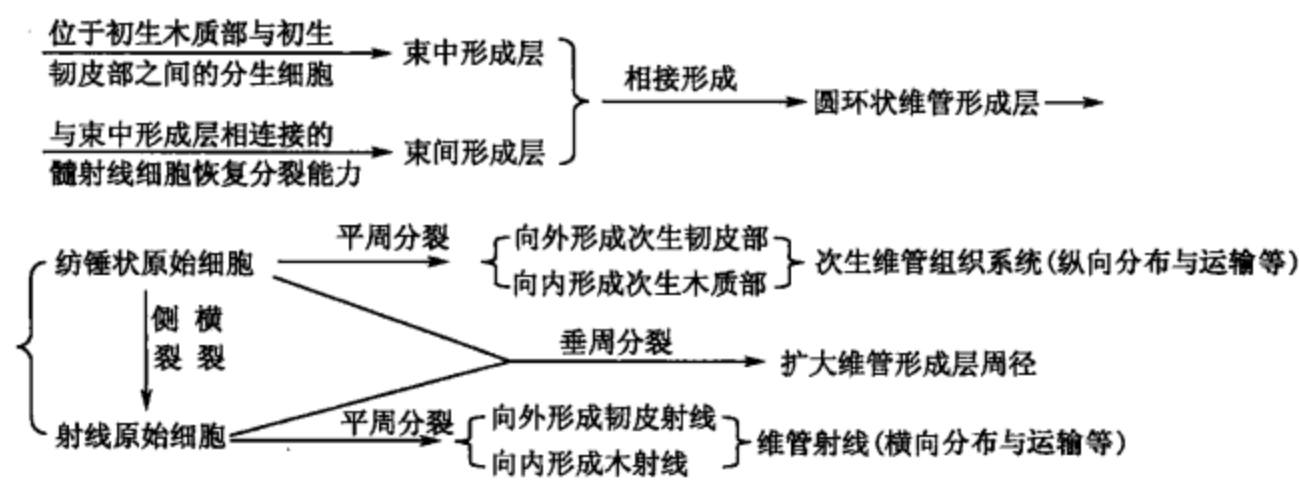
木材中导管的直径大小及其分布情况，常因植物种类不同而有差别。梧桐 [*Firmiana platanifolia* (L.) f. *Marsili*]、泡桐 [*Paulownia fortunei* (Seem.) Hemsl.]、皂荚和桑等植物的晚材中的导管直径较小，而早材中的导管直径显著较大，并多沿年轮交界处呈明显的环状分布，这种木材称为环孔材（ring porous wood）；茶、梨、垂柳（*Salix babylonica* L.）、毛白杨（*Populus tomentosa* Carr.）和合欢（*Albizia julibrissin* Durazz.）等植物的早材和晚材中的导管直径相差较小，并且分布比较均匀，这种木材称为散孔材（diffuse porous wood）；樟和李等植物的木材特征介于环孔材和散孔材之间，因而有半环孔材（semi porous wood）之称。有时，环境条件也能影响某些植物木材组成的特性。

此外，导管为单个的或数个聚集分布、木薄壁组织与导管的相对位置、木射线的行数与宽窄程度等特点，在不同植物中的表现也都不一样。这些都是鉴定木材的重要依据。

（2）边材和心材

横切多年生木本植物的树干，可见其木材的边缘部分和中央部分有所不同。靠近形成层部分的木材是近几年形成的次生木质部，颜色浅，其导管、管胞和木薄壁组织有效地担负输导和贮藏的功能，这样的木材称为边材（sap wood）。边材木质疏松、木质差。靠近茎中央部分的木材是形成较久的次生木质部，这部分颜色较深，其导管和管胞由于侵填体的形成，并因单宁、树脂、色素等有机物的累积而失去输导功能，这样的木材称为心材（heart wood）。心材木质致密、木质好。随着茎的次生生长，新的边材相继产生，老的边材逐年成为心材，能更强地巩固和支持植株。少数木本植物在生长后期，心材被菌类侵入而腐烂，形成空心树干，虽能生活，但易为外力所折断。

现将维管形成层的活动及其与衍生组织的关系表解如下：



2. 木栓形成层的发生、活动与周皮

随着维管形成层的活动和茎的不断增粗，其外周出现了木栓形成层，产生周皮，成为新的次生保护组织。

1) 木栓形成层发生

木栓形成层最初发生的位置因植物种类不同而异。有的起源于表皮（梨、苹果等），有的起源于近表皮的皮层薄壁组织（马铃薯、桃等）或厚角组织（花生、大豆等），有的起源于皮层较深处的薄壁组织（棉花等），有的甚至在初生韧皮部中发生（茶属）（图 5-7，图 5-16，图 5-17）。大多数植物茎中，木栓形成层的活动期是有限的，通常生存几个月就失去活力，以后木栓形成层每年重新发生，在第一次周皮的内方产生第二层新的木栓形成层，再形成新的周皮。这样，木栓形成层的位置则渐向内移。在老茎中，木栓形成层可以在次生韧皮部中发生。当新的木栓层形成以后，由于木栓层细胞不透水、不透氧，使新周皮以外的所有组织不能得到水分和养料的供应而死亡。

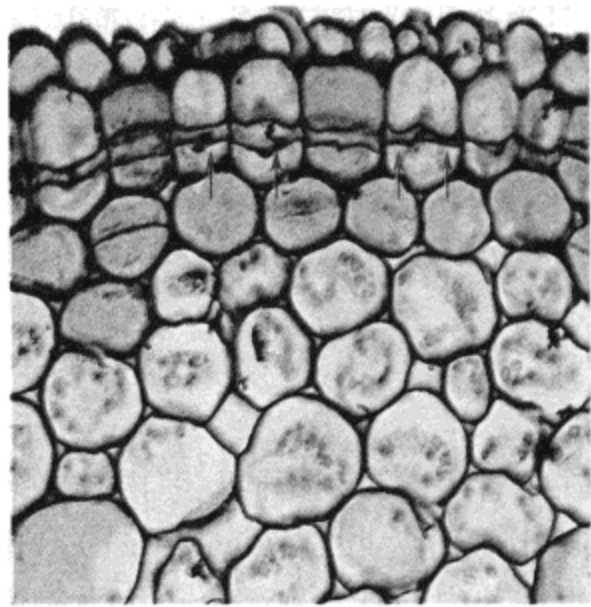


图 5-16 大豆茎部分横切示木栓形成层发生于厚角组织（箭头）

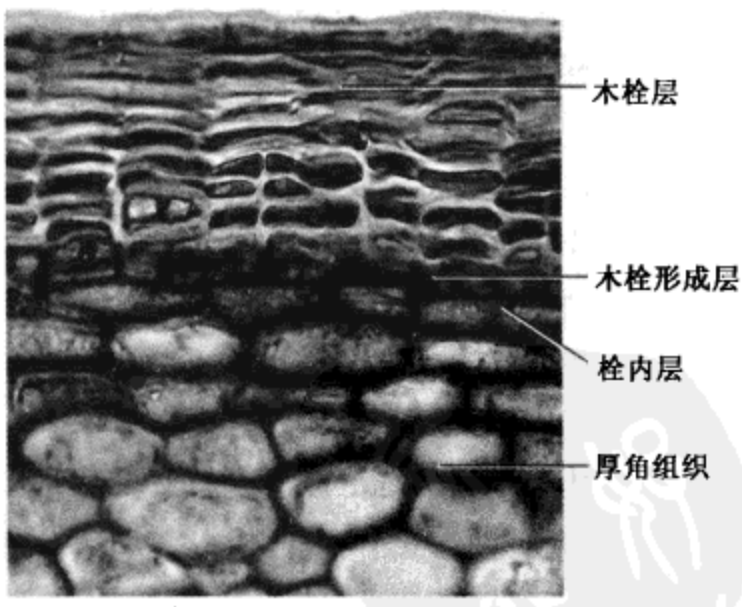


图 5-17 胡桃茎部分横切

2) 木栓形成层的活动

木栓形成层主要进行切向分裂，向外产生的新细胞，经生长、分化为木栓层，向内产生的新细胞，经生长、分化为栓内层（图 5-17）。木栓层、木栓形成层和栓内层三者构成周皮，保护其内部组织或结构，适应茎的次生增粗生长。木栓形成层产生的周皮包

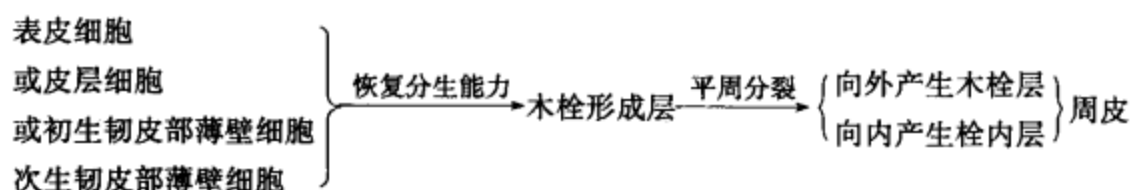
含的木栓组织较多，栓内层较少，有些树木可形成很厚的木栓层，如栓皮栎和白千层 (*Melaleuca leucadendra* L.) 等。

3) 皮孔

皮孔 (lenticel) 是枝条外表上产生的一些呈圆形、椭圆形或枝状的褐色小突起，是茎与外界进行气体交换的通道，也是病菌入侵的“门户” (图 5-18)。皮孔一般产生于原来气孔的位置，气孔处或其内方的木栓形成层不形成木栓细胞，而形成许多圆球形的薄壁细胞，其细胞排列疏松，细胞间隙发达，称为补充组织。随着补充组织越来越多，向外突出，形成裂口便有了皮孔。有的树木冬眠之前，在补充细胞群的外方形形成封闭层，其细胞排列紧密并栓质化，具保护作用。进入生长季期间，因补充细胞的增多，可突破封闭层，以后又可产生新的封闭层。

木栓形成层发生的位置随植物种类的不同而异，其活动的规律也有差异，因而不同的植物具有不同的皮孔特征或形状。皮孔可作为木本植物种间鉴别的依据之一。

现将木栓形成层的产生和活动表解如下：



树皮 通常意义上的树皮是指维管形成层以外所有组织的总称。树皮的结构包括次生韧皮部和历年产生的周皮以及一些已死的皮层、韧皮部等组织结构。因此，树皮是茎内同化产物输导的通道，同时还具有极强的保护功能。由此可见，树怕剥 (或环割) “皮”的真正含义。狭义概念的树皮是木栓形成层历年产生的周皮的总称，是老茎的重要保护结构。

在不同植物中，由于木栓形成层的发生、分布以及树皮组成分子的积累情况不同，树皮常表现出不同形态。例如，刺槐、栎树和大叶桉等的树皮，其木栓形成层呈条状分布，且死亡的组织较长时间不脱落，树皮形成许多深裂纵沟；榔榆、番石榴、悬铃木 (*Platanus orientalis* L.) 等树皮木栓层呈片状分化，老的周皮一片片地脱落，树干上常呈现鳞片状斑驳。柠檬桉的树皮木栓形成层为连续筒状分化，树皮一般比较光滑，最后呈套状剥落。

(三) 双子叶植物茎节部结构特点

双子叶植物茎节部的结构与节间不同，主要表现在维管束的排列不同。茎内有些维管束由节部斜向伸入叶柄，这种斜生于茎内的维管束部分，称为叶迹 (leaf trace)。有些维管束斜向伸入侧枝，与枝的维管束相连，这些斜生在茎内的维管束部分，称为枝迹 (branch trace)。叶迹和枝迹的斜向伸出，它们的位置逐渐转移到茎的皮层和边缘部分。结果，节部的皮层和维管柱之间就没有截然划分的界限，各个维管束的排列也不成为一环。在茎的维管系统内，位于叶迹或枝迹近轴处的薄壁组织分别称为叶隙 (leaf gap) 和枝隙 (branch gap)。在叶迹和枝迹的地方，存在着维管束的侧面联系。所以，节部的初生结构比较复杂 (图 5-19，图 5-20)。

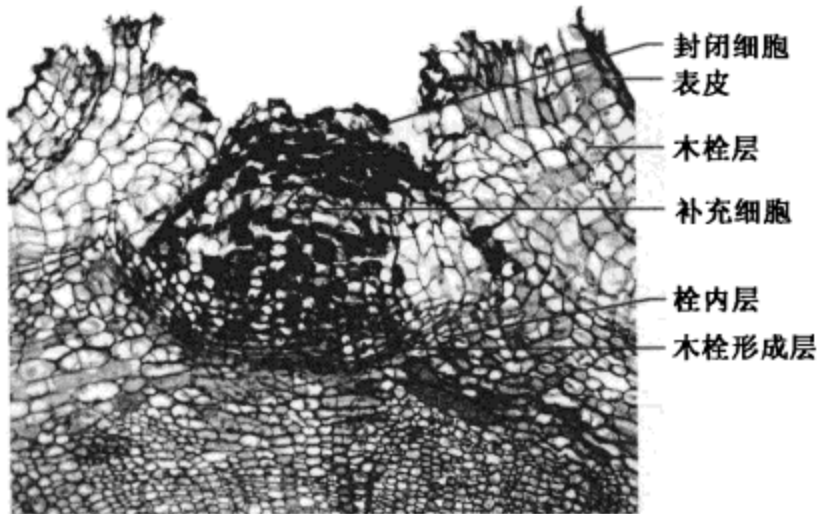


图 5-18 接骨木茎部分横切，示皮孔结构

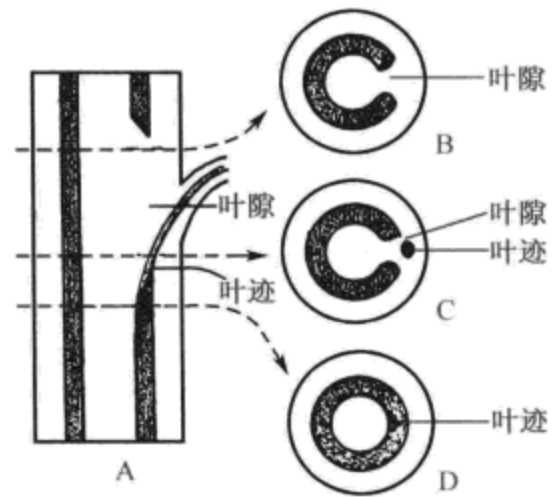


图 5-19 叶与枝条中的叶迹与叶隙图解
A. 节部纵切 B~D. 分别通过图 A 中虚线部分横切面 (图内黑线代表维管组织, 其余部分是基本组织)

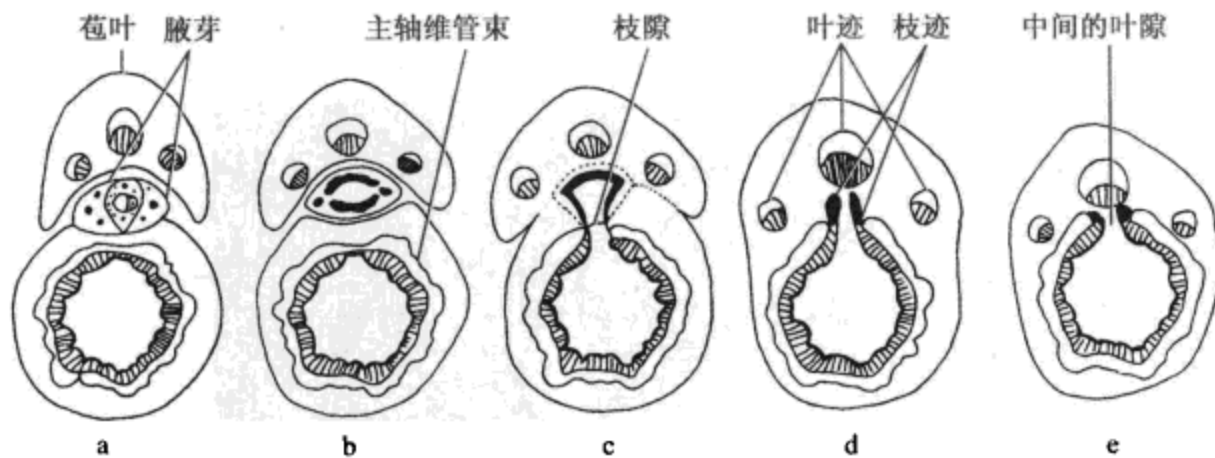


图 5-20 柳属节部及其附近向上的连续横切
示主轴与腋芽间的维管束关系

三、单子叶植物茎的结构

(一) 禾本科植物茎的结构

禾本科植物的茎与根一样, 不能进行次生生, 没有次生结构。禾本科植物茎有明显的节和节间, 节部略膨大, 多数种类茎节间中空, 少数植物如玉米、甘蔗等的茎实心。维管束为外韧有限维管束, 散生, 没有皮层和维管柱之分。茎横切面上, 可分为表皮、机械组织、基本组织和维管束等部分。现以水稻、小麦和玉米等为例说明禾本科植物茎节间的结构 (图 5-21, 图 5-22)。

1. 表皮

表皮是位于茎最外面的一层细胞, 由长细胞 (long cell)、短细胞 (short cell) 和气孔器 (stomatal apparatus) 有规律地排列而成, 外覆角质膜。长细胞是构成表皮的

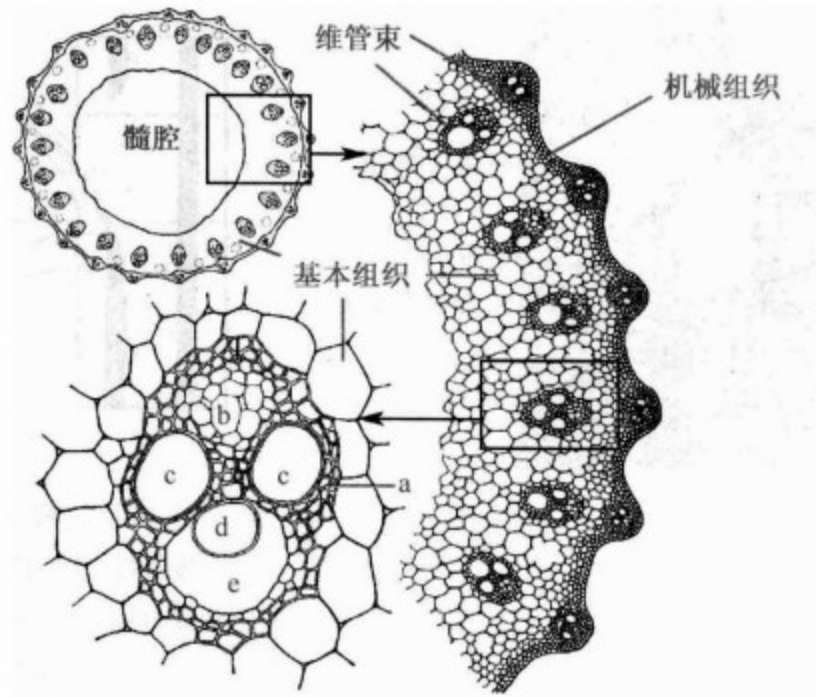


图 5-21 水稻茎横切及其部分放大

a. 维管束鞘 b. 初生韧皮部 c. 后生木质部导管 d. 原生木质部导管 e. 气隙

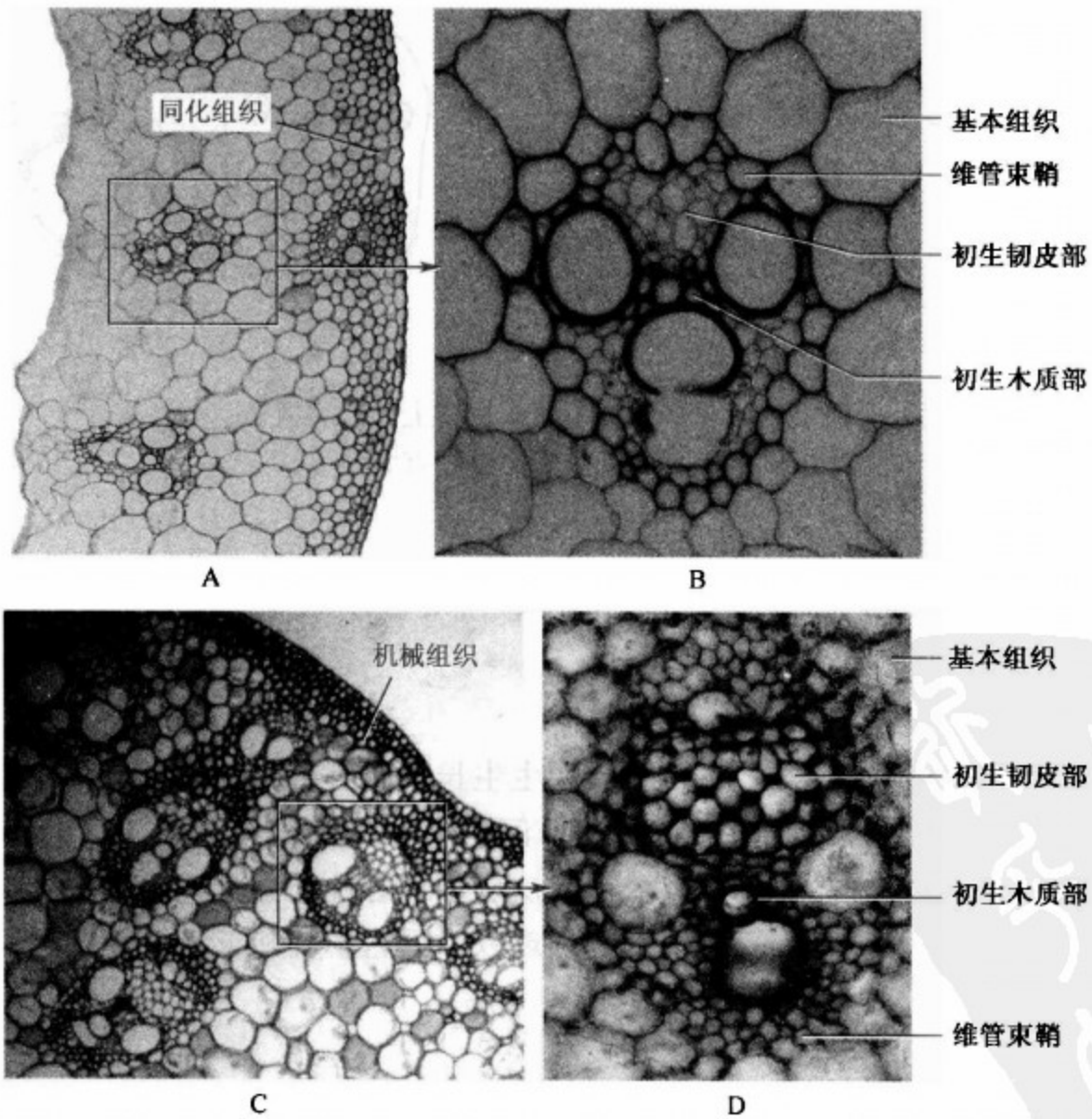


图 5-22 小麦 (A、B) 和玉米 (C、D) 茎部分横切和部分结构放大

主要成分，其细胞壁厚，不仅角化且硅化，其纵向壁常呈细密的波浪状。短细胞有两种类型，即栓细胞（cork cell）和硅细胞（silica cell）。它们位于两个长细胞之间，排成整齐的纵列。栓细胞的细胞壁栓化，硅细胞含有大量二氧化硅，硅酸盐沉积于细胞壁上的多少，与茎秆强度和对病虫害抵抗力的强弱有关。甘蔗等的茎表皮上还覆盖着发达的蜡被。气孔器由一对哑铃形的保卫细胞、保卫细胞旁侧的副卫细胞和气孔构成，与长细胞间隔排列成纵行。

2. 基本组织

表皮以内，维管束之间的所有区域皆为基本组织，主要是由薄壁细胞组成。玉米、高粱和甘蔗等的茎内为基本组织所充满；而水稻、小麦和竹等茎内的中央薄壁细胞解体，形成中空髓腔。水稻的维管束之间的基本组织中有大型的裂生通气道，形成良好的通气组织。离地面越远的节间，通气道越不发达。

竹类植物、水稻和玉米茎中，表皮下方的基本组织后期细胞壁增厚，形成厚壁的机械组织。小麦等茎的机械组织环中间为同化组织隔开，外观可见绿色纵纹排列。

3. 维管束

维管束为有限外韧型，散生于基本组织中。其排列方式有两类：一类以水稻和小麦等为代表，各维管束大体上排列为内、外两环。外环维管束较小，位于茎的边缘，其大部分埋藏于机械组织中；内环维管束较大，为基本组织所包围（图 5-21，图 5-22）。水湿生植物茎的两环维管束之间有大的通气道，形成良好的通气组织，节间中部常形成髓腔；一类如玉米、甘蔗和高粱等，其茎内为基本组织所充满，维管束分散排列于其中；近边缘的维管束较小，相距较近，靠中央的维管束较大，相距较远（图 5-22）。维管束的结构组成包括维管束鞘、初生韧皮部和初生木质部三部分。维管束鞘是坚强的厚壁机械组织，包围着初生木质部和初生韧皮部。初生木质部位于维管束的近轴方，整个横切面的轮廓呈 V 字形。V 字形的基部为原生木质部，包括 1 至几个环纹或螺纹导管及少量木薄壁细胞。在分化成熟过程中，这些导管常被拉短、挤破，其四周的薄壁细胞互相分离形成气隙。在 V 字形的两臂上，各有 1 个后生的大型孔纹导管。在这两个导管之间充满薄壁细胞，有时也有小型的管胞。初生韧皮部位于初生木质部的外侧，其中原生韧皮部已被挤毁，后生韧皮部由筛管和伴胞组成。横切面观，筛管大而呈多边形，伴胞小呈近长方形（图 5-22B，D）。

禾本科植物茎的形态和解剖结构特征与抗倒伏有关。一般矮秆品种比高秆品种抗倒伏能力强。例如，水稻矮秆品种，在良好的栽培条件下，表现有抗倒伏茎秆的形态结构特征，其茎节间短而粗，特别是茎基部节间短而密集，粗壮而坚实；茎壁厚度较大，细胞硅化程度较高；茎内机械组织发达，维管束数目多，髓腔较小等。

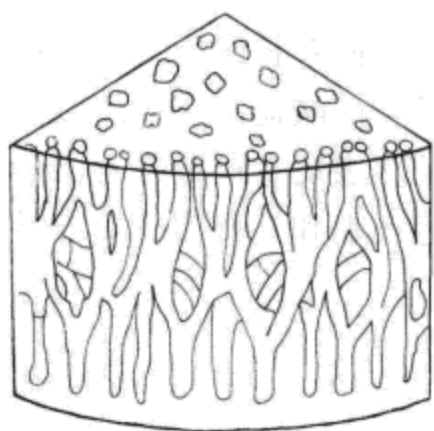


图 5-23 玉米节部维管束系统

禾本科作物茎内维管束的数量和初生韧皮部横切面面积的大小与作物的高产优质有关。水稻和小麦等作物，外环维管束数量与伸长节间数、枝梗数、有效小穗数和千粒重呈正相关。因此，在作物栽培中，选择优良品种，施足基肥，培育壮苗，促进早发，使群体旺盛、个体健壮，增加维管束数量和体积，增加贮藏物质的积累，可使作物稳产高产。

在禾本科植物茎的节部，茎和叶鞘相连。外观节部比较粗大，但其内部结构，由于节间的维管束在此分离、交叉、结合和分离，新的维管束结构延伸进入上一节间和叶鞘中去（图 5-23，图 5-24）。金银根等的研究表明，水稻、小麦茎节部维管组织横切面积近等于上一节间维管组织和该节位叶鞘维管组织的总和，而略大于下一节间的维管组织横切总量。

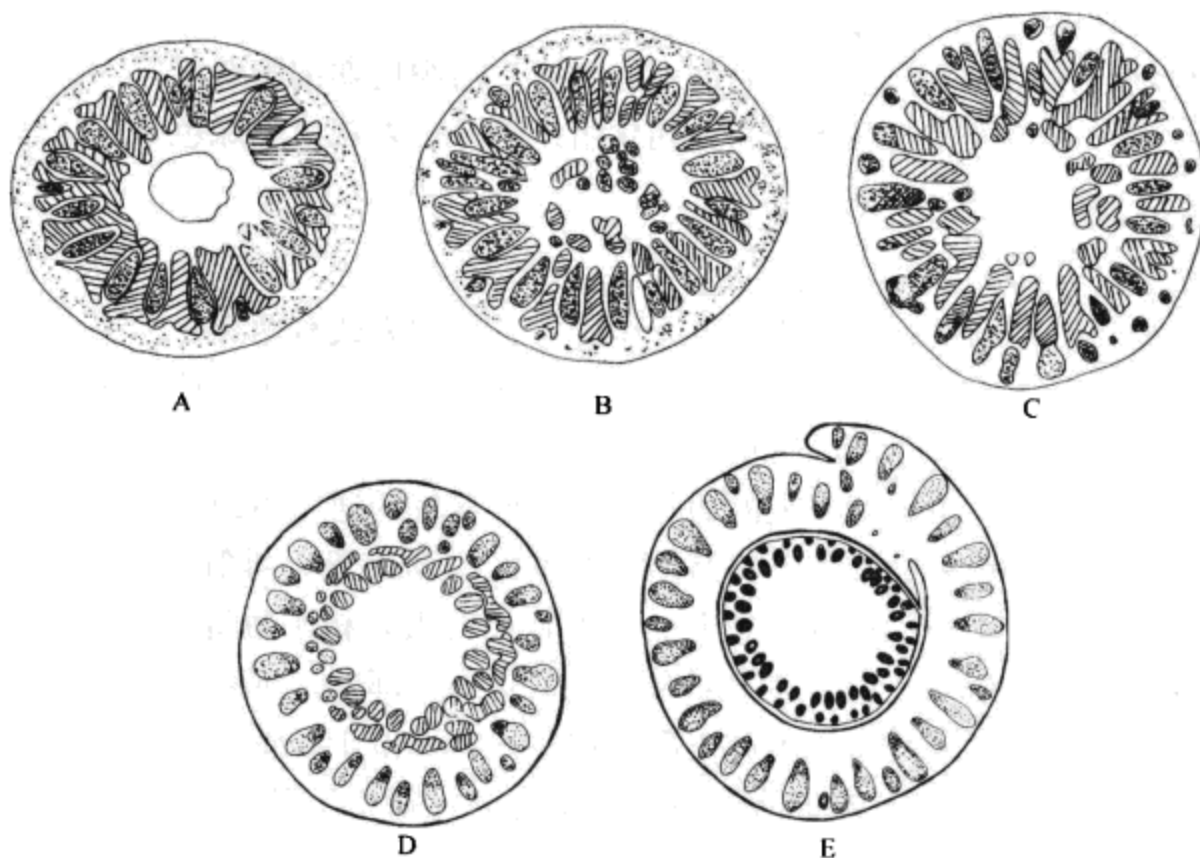


图 5-24 禾本科植物茎节部不同水平的解剖结构示意图

A. 节下部横切，有髓腔 A~C. 节部维管束重新排列形成过程 D. 茎与叶鞘连接处
E. 节上部横切，叶鞘厚而闭合

（二）禾本科植物茎的初生增粗生长与居间生长

1. 初生增粗生长

禾本科植物的维管束没有束中形成层，不能进行次生增粗生长。但是，甘蔗和高粱等的茎实际上比具有次生生长的棉花、花生等的茎还粗壮，其原因是在玉米和甘蔗等茎尖的正中纵切面上，可以看到在叶原基的下面有许多由顶端分生组织衍生而来的扁平初生分生组织细胞，它们有规律地排列为垂周行列，这称为初生增粗分生组织（primary thickening meristem）。它们快速进行平周分裂，衍生出大量薄壁组织细胞（其中穿插着原形成层），形成粗壮的芽尖，随着细胞的分裂和增大，形成粗壮的茎（图 5-25）。

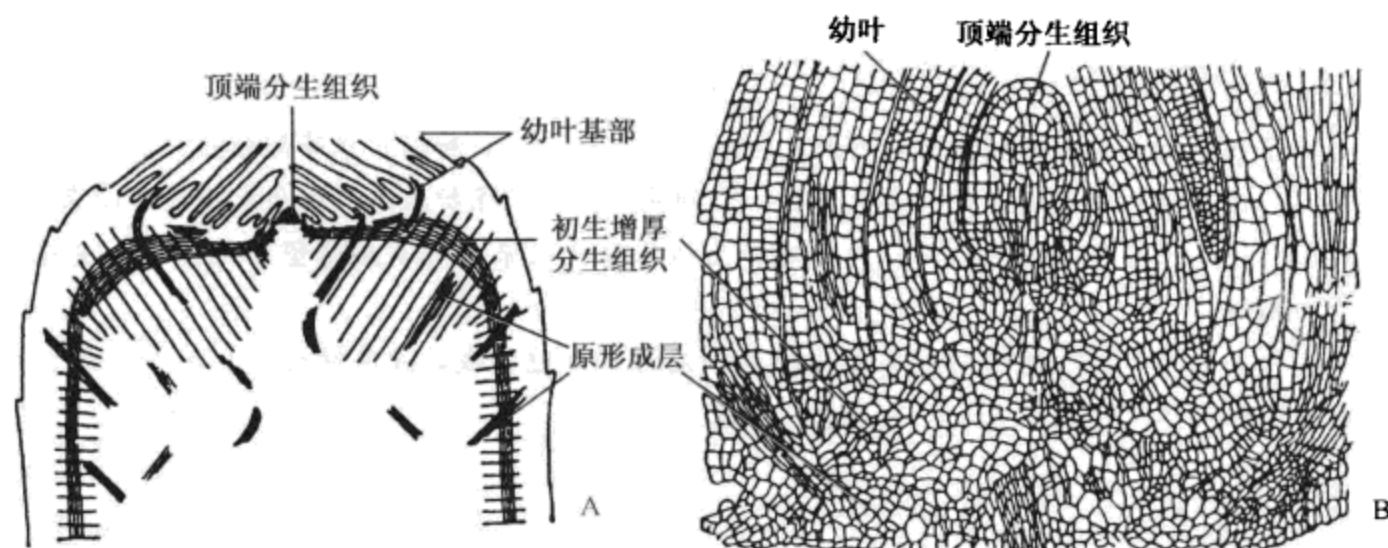


图 5-25 单子叶植物茎尖初生增粗分生组织

A. 单子叶植物茎尖纵切，示初生增粗分生组织分布位置 B. 玉米茎尖纵切结构部分详图

2. 居间生长

禾本科植物茎的每个节间基部都有居间分生组织，它们的细胞进行分裂、生长和分化就使每个节间伸长，这称为居间生长（intercalary growth）。拔节是居间生长的表现，抽穗是几个节间同时进行居间生长的结果。居间生长对植株倒伏后的复原起着重要作用。在节间基部的居间分生组织分布区，不同侧面生长的不平衡，引起向上弯曲生长，使植株部分恢复直立。

（三）非禾本科植物茎的结构

大多数单子叶非禾本科植物茎的结构与禾本科植物相似，也是由表皮、基本组织（皮层）和维管束三大部分组成，维管束分散排列于基本组织中。

表皮 多数单子叶植物茎的表皮终身有效，没有周皮的形成。

基本组织 单子叶植物茎表皮以内通常为数层厚壁组织，厚壁组织内侧为基本组织，基本组织内分布着维管束。

维管束 单子叶植物维管束均为有限维管束，维管束中没有形成层，不能进行次生生长，其结构与禾本科植物类似。

有些单子叶植物，如龙血树、朱蕉和丝兰等的茎尖能产生形成层，但其起源和活动情况与双子叶植物有很大不同。龙血树其次生生长的分生组织发生于初生维管束外圈的薄壁组织，由此产生新的维管束。新维管束主要由管胞和少量的薄壁组织所组成（图 5-26）。

四、裸子植物茎的结构

松柏类植物是现存的裸子植物中最大和最常见的一群，B 图为 A 图中部分结构放大。椭圆形因此裸子植物茎的构造可以用松柏类植物茎的构造为代表进行讨论。松柏类植物茎的初生生长、初生结构和次生生长、次生结构与双子叶木本植物基本相似，但韧皮部和木质部的组成成分略有不同。

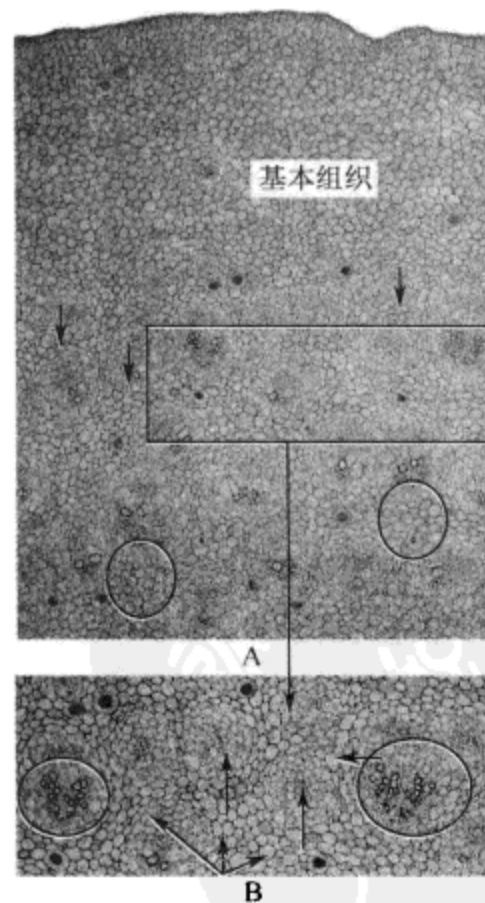


图 5-26 龙血树茎部分横切结构
B 图为 A 图中部分结构放大。椭圆形框内为初生维管束，短箭头指发生于基本组织的新生维管束

(一) 松柏类植物茎的初生结构

与双子叶植物相似，松柏类植物茎的初生结构由表皮、皮层和维管柱等部分组成。

表皮 裸子植物的表皮是位于茎最外的一层细胞，为初生保护组织，由原表皮发育而来。

皮层 位于表皮与维管柱之间，由基本分生组织分化而来，有多层薄壁细胞组成。皮层内常分布着树脂道。

维管柱 松柏类植物茎的初皮部由筛胞和初皮薄壁细胞构成，没有筛管、伴胞和纤维。木质部仅由管胞和木薄壁细胞组成，没有导管、纤维。

(二) 松柏类植物茎的次生结构

松柏类植物茎的次生结构与木本双子叶植物相似（图 5-27），有发达的次生构造，形成木材和树皮。只是组成木质部与韧皮部的成分不同，因此木材的构造也有差异。

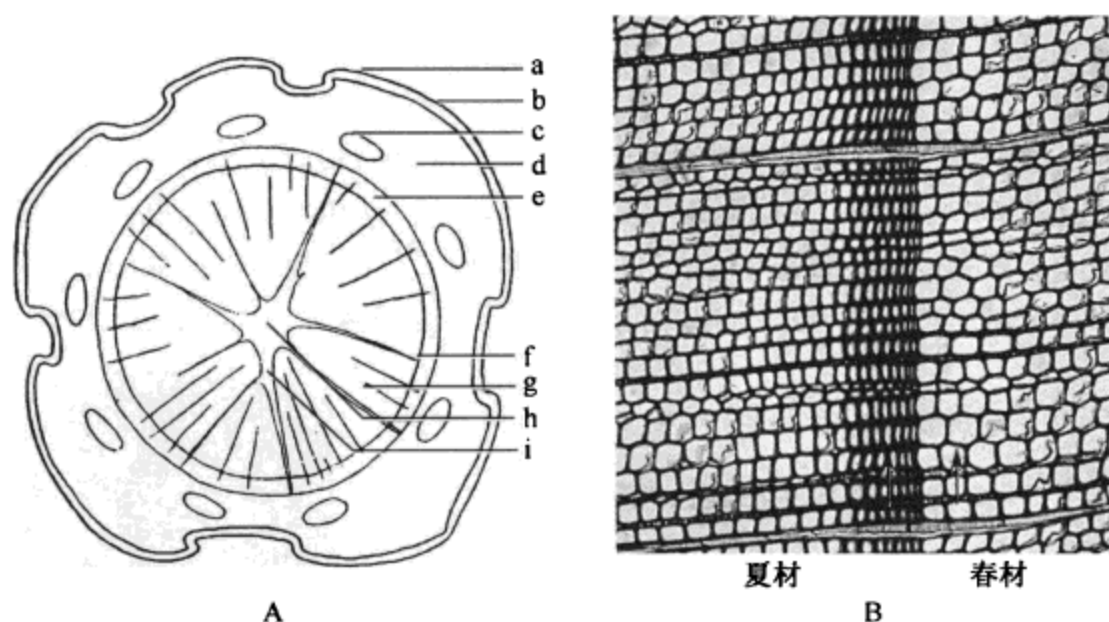


图 5-27 松茎横切简图 (A) 及部分结构详图 (B)

a. 表皮 b. 木栓层 c. 树脂道 d. 皮层 e. 韧皮部 f. 形成层 g. 木质部
h. 髓 i. 髓射线 (依刘穆)

松柏类植物茎次生木质部结构均匀，构造简单，一般只含有大量管胞、少量木薄壁组织、木射线与树脂道等，木质部中没有导管和纤维；在晚材中只含有管胞状纤维（纤维管胞）。有的种类的次生木质部完全由管胞和少量薄壁组织组成，如松属。有的种类木质部、韧皮部、皮层等部位具有树脂道，纵横排列连接成一个系统。由于次生生长形成的木材主要由管胞组成，因而木材结构均匀细致，易与双子叶植物的木材区分。木材中亦有年轮、心材和边材的分化。在木材的横切面上，可看到呈辐射排列的单列细胞的木射线（uniseriate ray），只有少数种类含有两列细胞的木射线（biseriate ray）。而双子叶植物茎的次生木质部中通常是单列木射线和多列木射线（multi-seriate ray）同时存在。

松柏类植物茎的次生韧皮部中只含有筛胞、韧皮薄壁细胞和韧皮射线，也有些种类含有韧皮纤维，有些种类还含有围绕着树脂道的薄壁组织。松柏类植物茎的次生韧皮部中没有筛管和伴胞。

木麻黄 (*Casuarina equisetifolia* Forst.) 等草本裸子植物茎的初生结构包括表皮、皮层和维管柱三部分 (图 5-28)。表皮层细胞外壁厚, 气孔器下陷, 皮层外层细胞局部发育成厚壁机械组织, 皮层薄壁细胞中含叶绿体, 外韧维管束, 具有束内形成层, 初生韧皮部由筛胞和位于外围的厚壁组织所组成, 初生木质部主要由管胞分子所组成。一般具有次生长和次生结构。

在百岁兰等少数较高级的裸子植物中, 维管组织的木质部出现了导管, 韧皮部出现了筛管, 增强了植物对旱生的适应性。

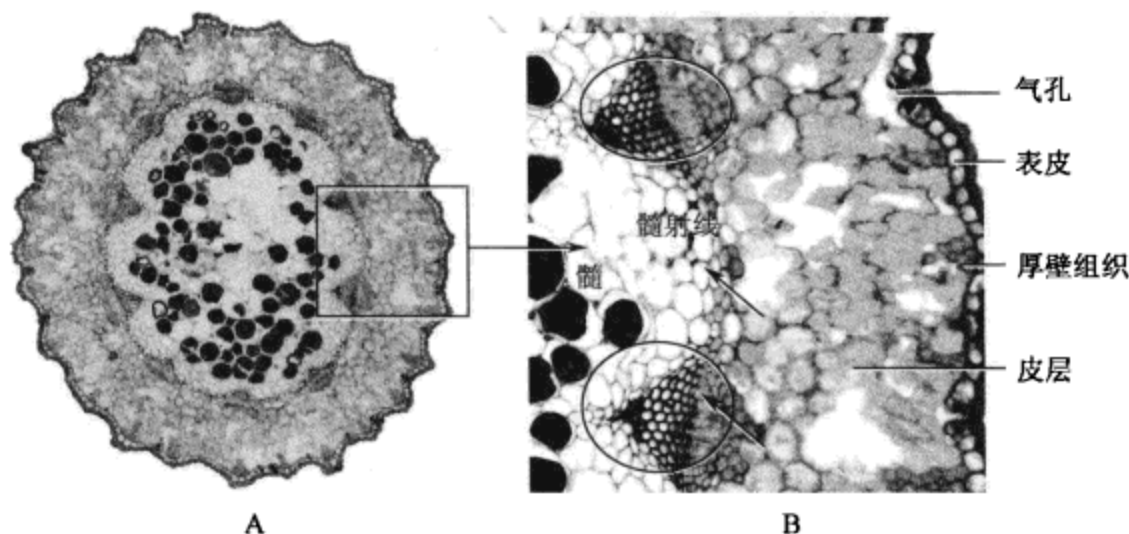


图 5-28 木麻黄茎横切 (A) 及其部分结构放大 (B) (箭头处为形成层)

总结与复习

茎和枝的生理功能是支持叶、花和果实, 有利于植株光合作用、开花传粉、果实和种子的发育及传播; 茎还是植物体内物质输导的主要通道; 茎也有贮藏、繁殖、光合作用等功能, 甚至茎的分枝变为刺, 具保护作用。

茎由芽、叶、节和节间几部分组成。可以有叶痕、维管束痕、皮孔和芽鳞痕等结构。

芽有多种类型。按芽的结构和性质或发育后形成的器官分为叶芽、花芽和混合芽。按芽的生长位置分为定芽与不定芽。按生理活动状态分为活动芽和休眠芽。按芽鳞的有无分为裸芽和鳞芽。按芽形成季节分为夏芽和冬芽或越冬芽。

叶芽是将来发育为枝条的芽, 包括中央的生长锥、叶原基和幼叶。有的植物还有芽鳞和腋芽。花芽是花或花序的原始体, 含花或花序各部分 (花萼、花瓣、雄蕊和雌蕊) 的原基。生长锥、叶原基、腋芽原基和花部原基均由分生组织组成, 是地上部分所有新结构、新器官的来源, 是芽的主体。芽的形态结构体现了茎对环境的适应。

种子植物的分枝方式主要有单轴分枝、合轴分枝、假二叉分枝和分蘖等, 研究茎的分枝方式在农林生产上有重要意义。茎尖由上而下可分为分生区、伸长区和成熟区三部分, 各区组织结构层次特征不同。

双子叶植物茎的初生结构可分为表皮、皮层和维管柱三部分。表皮是初生分生组织的原表皮发育而来的初生保护组织。表皮细胞外壁厚、角质化并有角质层, 表皮上有气孔和表皮毛。皮层由部分基本分生组织分化而来, 分为外皮层、中皮层和内皮层。维管柱是由原形成层和另一部分基本分生组织发育而来的结构, 包括维管束、髓和髓射线三部分。维管束由原形成层发育而来的束状结构。包括初生韧皮部、束内形成层和初生木质部三部分; 双子叶植物茎的初生木质部产生、分化和成熟方式为内始式, 与根明显不同。髓射线位于两个维管束之间, 连接皮层与髓, 是茎内径向输导的途径。

双子叶植物茎的次生结构是维管形成层和木栓形成层发生和活动的结果。双子叶植物茎的维管形

成层是束中形成层和束间形成层两部分连接而成。维管形成层的细胞有两种：一种是两端尖斜的长梭形细胞，称为纺锤状原始细胞，另一种是近于等径而较小的细胞，称为射线原始细胞。维管形成层活动主要是纺锤状原始细胞切向分裂，向外产生次生韧皮部，向内产生次生木质部，构成纵列的次生维管组织系统，成为茎中纵向的输导系统。射线原始细胞切向分裂产生维管射线，构成横向的次生组织系统，成为茎中横向的输导系统。

树皮是维管形成层以外所有组织的总称。木材是指维管形成层历年产生的次生木质部。年轮是一年中只有一个生长期的形成层所产生的次生木质部，早材和晚材有明显的界限。边材是近几年形成的次生木质部。心材是较老的次生木质部，丧失了输导能力。

茎中木栓形成层，最初可以出现在表皮、表皮或皮层的外层、厚角组织，或皮层薄壁组织中，甚至发生在初生韧皮部，因种而异。木栓形成层细胞分裂活动方式、产生的结构特点与根的木栓形成层行为相似。向外产生的新细胞生长分化为木栓层，向内分裂的细胞发育成栓内层。木栓层、木栓形成层和栓内层构成周皮。在气孔下方，木栓形成层活动后产生皮孔结构，皮孔是老茎与外界进行气体交换的孔道。

禾本科植物茎节间的结构，可分为表皮、机械组织基本组织和维管束等部分。表皮由一种长细胞、两种短细胞和气孔器有规律地排列而成。基本组织外围几层厚壁细胞形成坚强的机械组织。维管束由维管束鞘、初生木质部和初生韧皮部三部分组成。维管束分散在基本组织中，或排列为内、外两环。

禾本科植物茎尖的叶原基下面，有初生增粗分生组织，通过初生增粗生长，使茎节间伸长后进一步增粗。

少数单子叶植物的茎尖能产生形成层，但其起源和活动情况与双子叶植物有很大不同。

练习与思考

1. 茎的基本形态组成是什么？其重要组分有哪些？
2. 什么叫芽？芽是如何分类的？芽可分为哪些类型？如何区分定芽和不定芽？
3. 叶芽和花芽的结构如何？什么是混合芽？
4. 植物常见的分枝方式有哪几种？试举例说明。
5. 根据植物的分枝方式特点，如何进行植物的株形修整？
6. 茎尖是如何分区的？各区有何特点？
7. 茎尖与根尖相比，有何结构异同？
8. 茎尖分生组织有哪几种假说，有何区别和联系？
9. 茎尖分生组织是如何分化成熟的？列表说明。
10. 双子叶植物茎的初生结构层次性特征如何？
11. 与根相比，双子叶植物茎初生结构有哪些特殊性？
12. 草本与木本双子叶植物的茎在解剖结构上有何区别和联系？
13. 依据根、茎的解剖结构，如何区分初生结构的根和茎？
14. 单子叶植物茎的初生结构与双子叶植物茎的初生结构特征有何异同？试比较说明。
15. 与根比较，说出双子叶植物茎的次生生长过程和结构特点？
16. 形成层细胞由哪两类细胞组成？各自的分裂特性、所产生的结构是什么？
17. 列表比较形成层及其衍生组织间的关系。
18. 什么是年轮、假年轮、心材、边材？
19. 与根比较，茎的木栓形成层的发生、活动有何特点？
20. 什么是皮孔？其结构特点如何？
21. 什么是茎的初生增粗分生组织？什么是茎的初生增粗生长？

第六章 叶的形态与结构

从系统发育上讲，叶是植物较早进化出现的结构，是植物光合作用制造有机养分的重要场所，也是植物的营养器官之一。

第一节 叶的发生、组成与叶序

一、叶的发生与生长

(一) 叶的发生与生长

1. 叶的发生

叶由叶原基 (leaf primordium) 生长分化而来。当芽形成和生长时，在生长锥的亚顶端，周缘分生组织区的外层细胞不断分裂，形成侧生的突起。这些突起是叶分化发育的起点，因而被称为叶原基。叶原基是一团原分生组织细胞，将朝着长、宽、厚三个方向进一步生长，逐渐形成具有叶片、叶柄、托叶等结构雏形的幼叶，最终发育成为成熟叶。起源于植物表层或浅层组织的器官发生方式称为外起源 (exogenous origin)，叶的发生属于外起源 (图 6-1)。



图 6-1 女贞茎尖纵切 (赵锦摄)

2. 叶的生长

由叶原基发育成叶的过程包括顶端生长、边缘生长和居间生长三个阶段。

叶原基经顶端生长，形成的圆柱状结构称为叶轴。叶轴是尚未分化的叶柄和叶片。具有托叶或叶鞘的植物，叶原基上部形成叶轴。叶原基基部两侧的细胞较上部分裂快，且发育早，分化成为

托叶或叶鞘，包围着叶轴或茎顶端分生组织，起到保护作用。在叶轴伸长的同时，叶轴两侧边缘的细胞开始分裂，进行边缘生长（边缘生长进行一段时间后，顶端生长停止），叶轴两侧的细胞分裂加快，使叶轴逐渐成扁平状，具备了叶的雏形。如果是复叶，则形成多数小叶片。叶轴基部未进行边缘生长的部分分化为叶柄。最后，随着叶柄伸长，幼叶由芽内逐渐伸出，边缘生长停止，叶片进入居间生长。这个时期幼叶叶片的各部分近乎等速生长，使叶片增大，直到发育成熟（图 6-2）。但在有些植物中，幼叶不同部位细胞的生长速度不一致，因而出现了不同类型的叶缘、叶形。

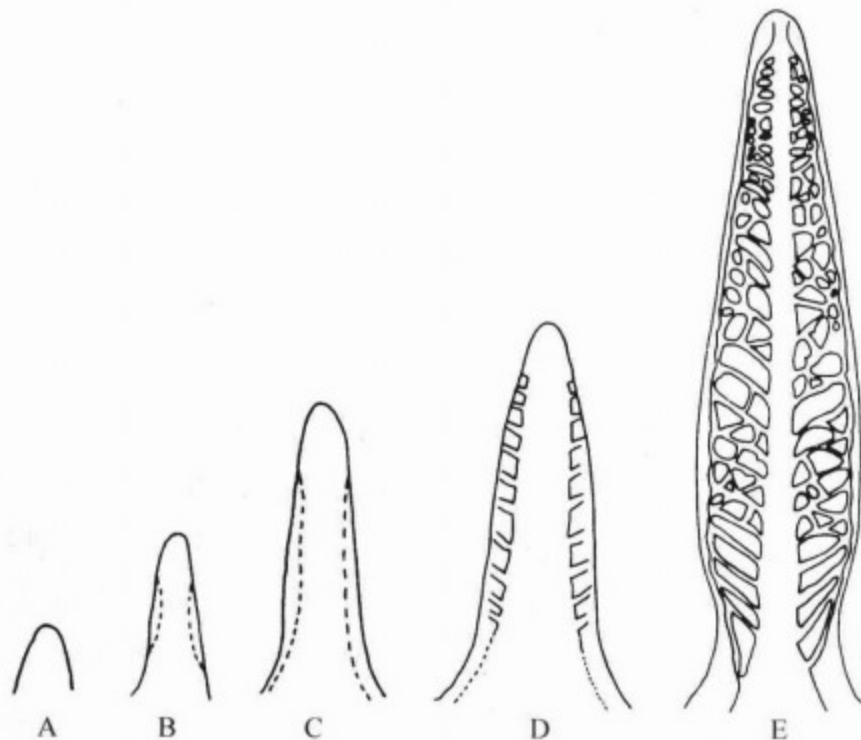


图 6-2 烟草叶的发育顺序图解

A~E. 发生顺序

在边缘生长时期，叶轴两侧的边缘分生组织经垂周分裂产生原表皮，将来发育成为表皮。边缘分生组织平周分裂和垂周分裂交替进行，形成了基本分生组织和原形成层。每一种植物叶肉的细胞层数基本是恒定的，是由平周分裂决定的。在各层形成后，细胞停止平周分裂，只进行垂周分裂，增大叶片面积，但不增加叶片厚度。

叶肉的分化从栅栏组织细胞进行垂周分裂和垂周延伸开始。在栅栏组织中，分裂活动持续的时间往往很长。在栅栏组织的垂周分裂仍在进行时，邻接的表皮细胞停止分裂而增大。因此，就出现了几个栅栏组织细胞附着在一个表皮细胞上的结果。海绵组织细胞也进行垂周分裂，但没有像栅栏细胞那样多，形状基本是等径的，有时伴有细胞的局部生长，发育出具分枝的细胞。分裂完成后，海绵组织细胞间部分分离，形成胞间隙。栅栏组织细胞也会沿着垂周壁彼此分离，同样出现胞间隙，但要晚于海绵组织。这些发育上的特点，构成海绵组织与栅栏组织间的差异。

叶脉维管束的发育始于叶的基部，将来产生叶片中脉的地方，将要形成叶脉维管束的原形成层开始分化，这些原形成层是茎中原形成层的延伸。随着叶原基的伸长，原形成层的分化逐渐向顶端进行。随着边缘生长和居间生长，一级侧脉从中脉向边缘逐渐分化产生。主脉、侧脉均是向顶、向边缘不断分化，细脉的发生则有些特殊，细脉最先发生在叶顶端，是从顶部向基部发育成熟，所以是叶顶端而非叶基部最早出现完整脉序。在居间生长的整个时期中，都能不断地形成新的原形成层束，这也就是说位于较早出现的叶脉间的基本组织，可以较长期地保留着产生新的原形成层束的能力。原形成层的分化往往是一个连续的过程，韧皮部以相似的方式进行分化。但是最初成熟的木质部却出现在孤立的区域中，由于原形成层的伸入及木质部的继续分化，才形成最后的连续。

与根生长方式不同，叶的生长期是有限的，叶在短期内生长达到一定大小后，停止生长。但有些单子叶植物叶的基部保留着居间分生组织，可以有较长期的居间生长。例如，禾本科植物的叶鞘可以随节间生长而伸长，葱、韭菜等剪去上部叶片，叶仍可继续生长（即割一茬又长一茬），就是由于叶基部居间分生组织活动的结果。

3. 叶的发育、生长与调控

叶是植物进行光合作用的器官。不同物种叶的形态、颜色等差别非常大，同一植物在不同发育阶段其叶的形态也可能完全不同。

实验证明，在叶的发生过程中，一定浓度的生长素诱导是必需的。茎的顶端分生组织中的生长素，大部分是从其他组织和细胞中通过极性运输获得的，如用药剂处理番茄茎顶端，抑制生长素的极性运输，则番茄茎生长锥成针状，其生长不受影响，但是叶原基形成完全停止；用外源生长素继续处理该针状的茎顶端，则打破抑制，在施加生长素的部位长出叶原基。

在拟南芥基因突变的研究中发现，GN 基因发生突变，将不能形成正常的子叶。

基因对叶片展延的控制可能具有两个特点：其一，基因对叶片纵向和横向的展延过程的影响是一个独立的过程；其二，叶片的展延过程与细胞的分裂速度和分裂方向无关。

一般认为，复叶与单叶的形成机制基本相似。复叶中的小叶是在叶原基生长过程中不同部位向外侧快速生长的结果，或是叶片的不同部位深裂所造成的。有人根据“与豌豆或西红柿叶形态建成有关的基因发生隐性突变，则其出现单叶”的结果，认为复叶来自于单叶；在 KN1 基因的转基因研究中，KN1 的过量表达，不能使西红柿的复叶转变成单叶，反而使其复叶变成多回复叶。因此，又有人认为，单叶与复叶形成的本质可能不同。

环境因素可改变植物体内某些基因的表达、影响植物体内激素的平衡，激素反过来又可以调节另一些重要基因的表达从而对叶的发育造成影响，激素、基因及二者的相互作用，成为目前研究叶发育的重要内容。

（二）叶在植物系统进化与个体发育中的地位和意义

叶在进化史上的起源要早于根而晚于茎，普遍认为叶是通过植物枝端的扁化、融合发展而来的。随着发展，植物进化出营养叶和孢子叶两种，孢子叶上可形成具生殖功能的特殊结构，并在其中产生孢子。蕨类植物的营养叶和孢子叶形态相近，孢子叶一般是兼有营养及生殖的功能。种子植物的营养叶和孢子叶形态差别较大，营养叶多为针叶、鳞片状叶、扇形叶和不同形态的阔叶等。而裸子植物的孢子叶特化并聚集成为球果，被子植物的孢子叶则进化成为花的雌蕊和雄蕊。

二、叶的生理功能和利用

（一）叶的主要生理功能

叶的功能主要是光合作用和蒸腾作用，有些植物的叶片还有贮藏和繁殖的功能。

1. 光合作用 (photosynthesis)

光合作用是绿色植物利用太阳能, 将 CO_2 和水合成有机物, 并将光能转变为化学能贮藏在有机物中, 同时释放出氧气的过程。叶片是植物进行光合作用的最主要器官。

植物碳素同化作用有绿色植物光合作用、细菌光合作用和细菌化能合成作用三种类型。绿色植物光合作用最为普遍。光合作用为地球上一切有机体提供了直接或间接的能源, 光合作用所释放的氧气又是空气中氧气的来源。目前植物光能利用率还很低, 通过研究叶的发育, 适当增加光合面积、延长光合时间、提高光合效率以及减少光合产物消耗可提高光能转化率, 这对作物的生长发育、稳产高产都有极其重要的意义。

叶片在不同的发育时期, 其光合速率不相同。新长出的幼嫩叶片, 光合速率比较低, 所形成的光合产物难以满足本身的需求。随着叶片的长大, 其固定 CO_2 的能力不断增加, 当叶片定型时, 光合速率达到最大值。当叶片进入衰老时期, 光合速率又逐渐降低。

同一植株上的叶, 其形态、结构自下而上常呈一定的梯度变化, 光合强度也发生相应变化。小麦的旗叶 (顶生穗位叶) 和玉米的中位叶 (着生于生长雌穗的节位上), 对籽粒干物质的积累具有特殊作用, 特称为功能叶。一般认为, 小麦抽穗后, 旗叶供给籽粒的光合产物可占其干重的 $1/6$, 而上部第二、第三叶分别为 $1/8$ 和 $1/14$, 即旗叶供给量约为第二、三叶之和。因此, 在农业生产中非常注意保护与促进功能叶的生长。

2. 蒸腾作用 (transpiration)

蒸腾作用是水分以气体状态从生活的植物体表面 (主要是叶表面) 散失到大气中去的过程。蒸腾作用对植物有重大意义。第一, 它是植物吸收与转运水分的一个主要动力。第二, 根吸收的、溶于水中的无机盐类, 可随着蒸腾液流上升, 蒸腾作用促进矿质元素在植物体内的运输与分配。第三, 蒸腾作用可带走热量, 降低植物体和叶面温度, 使叶在强烈的日光下, 不致因温度过高而受伤。夏天树下凉爽, 除了因为树冠遮荫外, 还因蒸腾作用带走了大量热量。移栽树木时, 由于树的根系受到不同程度破坏, 为减少蒸腾, 往往需要去除部分枝叶。

3. 其他作用

吸收作用 叶还有吸收能力, 比如喷施农药 (如有机磷杀虫剂), 可通过叶表面吸收到植物体内。又如向叶面上喷洒一定浓度的肥料, 叶片表面也能吸收利用。

分泌作用 植物的叶缘都有水孔 (吐水器) 的分布, 有些植物的叶表面分布有腺毛 (如烟草)、腺鳞 (如薄荷) 等, 它们均能向环境释放特定类型的化学物质, 进行植物间的信息传递和具有他感作用 (allelopathy)。长叶茅膏菜 (*Drosera indica* L.) 等的叶能捕捉和消化昆虫。

繁殖作用 有些植物的叶有繁殖作用。落地生根在叶边缘的叶脉处可产生不定芽或小植株; 秋海棠在叶脉部分可发生不定芽; 虎尾兰 (*Sansevieria trifasciata* Prain.) 在叶片的切口可以萌芽生根。这些植物的叶片落地后, 都可形成新的植物个体。

贮藏作用 有些植物的叶肥厚、肉质多浆, 具有贮存养料的作用, 如水仙 (*Narcissus tazetta* L. var. *chinensis*)、百合和洋葱的鳞叶等。

(二) 叶的利用

1. 食用与药用

据估计, 在全世界可食用的 75 000 多种植物和 10 000 余种药用植物中, 有相当一部分利用的

是植物的叶片，如菠菜等食叶蔬菜和中华芦荟 [*Aloe vera* L. var. *chinensis* (Haw.) Berger] 叶、银杏叶入药等。因此，叶的生长发育状况与人类的膳食、动物饲料和中草药质量关系密切。

2. 绿叶面积与环境质量

绿叶面积与环境质量有密切关系。首先，植物在生长过程中能够通过光合作用吸收大量的二氧化碳，同时放出大量氧气。而且，茂密的绿叶可吸附粉尘，吸收有毒有害气体，减少噪音。另外，向日葵、毛白杨等植物还能富集被污染土壤中的汞、铅等重金属，并将其输送到植物地上部分（主要是叶），从而清除土壤中的有毒有害物质。所以，植树造林、绿化环境、增加总的绿叶面积，对减缓全球“温室效应”、减少沙尘、减轻污染、改善环境有着不可替代的作用。

3. 观叶植物

从广义上说，观叶植物（彩叶植物）是在生长季节叶片可以较稳定地呈现非绿色（排除生理、病虫害、栽培和环境条件等外界因素的影响）的植物，其叶片常具有绚丽的色彩。从狭义上说，彩叶植物不包括秋色叶植物，它在春夏秋三季均呈彩色，有些彩叶植物甚至可终年保持彩色。彩叶植物的种类很多，就色素种类来说，有黄（金）色类、橙色类、紫（红）色类、蓝色类、多色类等；就色素分布来说，可以分为单色叶类、双色叶类、斑叶类或花叶类、彩脉类、镶边类等。彩叶植物的观赏价值很高，因而目前对它的应用越来越广泛。

光强、光质和光照时间等因素影响与花色素合成有关酶的活性，是影响彩叶植物叶片呈色的重要因素。光照越强，叶片色彩越艳，如紫叶小檗（*Berberis thunbergii* cv. *atropurpurea* Chenault.）。温度、季节也影响叶片花色素合成而影响叶片呈色。一般来说，早春低温环境使花色素的含量大大高于叶绿素，而秋季昼夜温差大且干燥的气候也有利于花色素的积累。所以，叶片的色彩在春秋两季往往比较鲜艳，而在夏季较淡甚至复绿。

4. 工业原料

叶有重要的经济价值。许多植物的叶可作工业原料，如茶叶作饮料、烟草叶制卷烟等。

（三）叶序

1. 叶序的生物学意义

叶序（*phyllotaxy*）是叶在茎上的排列方式。叶序、叶柄扭曲及叶柄长度变化的共同作用，可使茎上相邻两节叶的着生位置、伸展方向均不同，减少相互遮挡，有利于叶片充分地接受阳光，进行光合作用。叶的这种镶嵌排列、彼此不重叠的现象称为叶镶嵌（*leaf mosaic*）。

2. 叶序的类型与特征

叶序的主要类型有互生、对生、轮生和簇生等类型，详细情况参见第十二章。

三、叶的形态

（一）叶的形态

不同种类植物叶的形态特征不同，其差异主要表现在叶的质地、形状、大小、叶尖、叶基、叶缘和叶脉等方面（参见第十二章）。

叶形是指叶片和叶柄（有时也包括托叶）的整体轮廓。叶形多采用几何图形或生活中常见的物品形状来描述，如圆形、椭圆形、三角形、菱形、戟形、箭形、心形、肾形、匙形、镰形、提琴形、带形、条形、卵形、针形、披针形等。如果叶片的宽度与长度的比例较大，可在以上词汇前加上“阔”、“广”等词。叶片最宽处的位置偏向叶尖，则加“倒”来描述。

叶的大小差别很大，小的仅数毫米，如文竹的鳞叶。大的可达数米，如王莲叶的直径可达 2m，亚马逊酒椰的叶片可长达 20 多米等（参见第十二章）。

（二）叶的组成

1. 双子叶植物叶的组成

一般双子叶植物的叶由叶片、叶柄及托叶组成，有的叶或无托叶或叶柄不明显（图 6-3）。

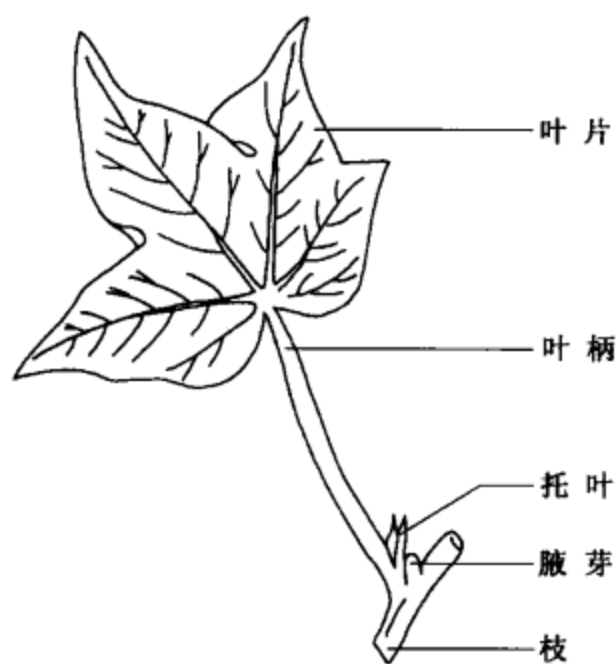


图 6-3 双子叶植物叶的组成

叶片 (blade) 大多呈典型的扁平体，不同的植物其叶片形状差异很大。叶片是进行光合作用和蒸腾作用的主要场所，是叶最重要的组成部分。叶片内分布叶脉，叶脉有运输水分、养分及支持叶片伸展的功能。

叶柄 (petiole) 位于叶片基部，上端与叶片相连，下端与茎相连，是连接叶片和茎的部分。叶柄有支持作用，可通过自身长短的变化和扭曲，支持叶片处于最有利于光合作用的位置。叶柄还有输导作用，通过叶柄中的维管束将叶片及茎中的维管组织连接起来，成为茎与叶片之间物质运输的通道。

托叶 (stipules) 是叶柄基部的附属物，多成对出现，通常比较细小。很多双子叶植物具有托叶，托叶形状多样，单子叶植物一般没有托叶。托叶在发育过程中有保护幼叶叶片作用，成长后或脱落或保留。

在被子植物分类中，通常将具有叶片、叶柄和托叶三部分的叶称为完全叶 (complete leaf)，如杨树、棉花等。而将叶片、叶柄和托叶三者中缺少其任一部分或两部分的叶称为不完全叶 (incomplete leaf)，如紫丁香 (*Syringa oblata* Lindl.) 叶无托叶、莒荻茎生叶无叶柄及托叶等。

叶可分为单叶 (simple leaf) 和复叶 (compound leaf) 两类。如果在一个叶柄上只生一叶片的叶，不论是完全叶还是不完全叶，叶片是完整的还是分裂的，都叫单叶，如棉、梨和甘薯等的叶。绝大多数植物的叶是单叶。如果在一个叶柄上生有两个以上完全独立的小叶 (leaflet)，则叫复叶。有时，将复叶的叶柄称为总叶柄 (common petiole)，总叶柄上着生的叶片称为小叶，着生小叶的轴状部分 (叶柄的延伸结构) 称为叶轴 (rachis) (图 6-4)。



图 6-4 复叶

从来源看，复叶由单叶发展演化而来。单叶经全缘、叶缘出现缺刻、缺刻加大至全裂后，继续发展，当小叶柄出现或小叶与叶轴间关节明显时，便形成了复叶。全裂叶是单叶与复叶的过渡类型，因而有时与复叶界限并不明显，根据全裂叶相邻裂片基部或多或少存有叶片、叶柄这一特点，可进行区别。

复叶与单叶、叶轴与纤细的茎有时不易区分，可根据以下几个方面进行判断：复叶的小叶叶腋处不具腋芽，仅总叶柄叶腋处具腋芽，且叶轴先端不具顶芽；茎生单叶叶腋处具芽，茎端有顶芽；复叶中的各小叶多排列在同一平面上；茎生单叶常排列成螺旋状；复叶脱落时，总叶柄与小叶同时脱落，或总叶柄在小叶之后脱落；茎在其叶脱落后，一般枝干不脱落。

根据小叶在总叶柄上的排列情况，可将复叶分为羽状复叶、掌状复叶、三出复叶和单身复叶等类型，详见第十二章第一节。

2. 禾本科植物叶的组成

水稻、小麦等禾本科植物叶的组成与上述双子叶植物不同，多由叶片、叶鞘 (leaf sheath)、叶枕 (pulvinus)、叶舌 (ligulate)、叶耳 (auricle) 组成。叶片条形，具平行脉。叶基部呈鞘状，叶鞘一侧开裂，包围着茎秆，有保护茎的居间生长、加强茎的支持作用及保护叶腋内幼芽的功能。叶鞘与叶片连接处的外侧称为叶枕 (又称叶颈、叶环)，它是一个与叶片颜色不同的环，具有弹性及伸延性，可以调节叶片的位置。在叶鞘与叶片连接处的内侧，有些禾本科植物有一向上突起的膜状或毛状结构，称为叶舌。叶舌能使叶片向外弯曲，使叶片接受更多的阳光，同时可以防止水分、病原菌及害虫进入叶鞘内。有些植物，在叶舌的两旁，有一对从叶片基部边缘延伸出来的突出物，称为叶耳。叶舌、叶耳的有无、形态、大小及色泽常作为禾本科植物分类的依据。如小麦叶耳明显，稗子 [*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.] 则不具叶耳 (图 6-5)。

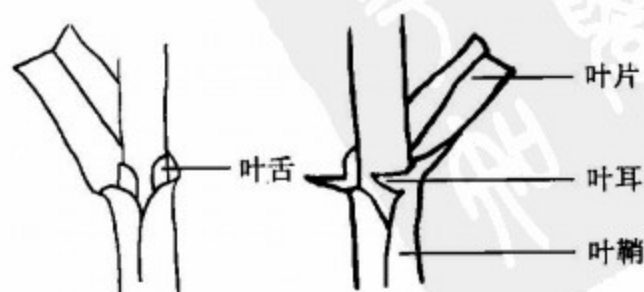


图 6-5 禾本科植物叶的组成

第二节 叶的解剖结构

一、双子叶植物叶的结构

(一) 叶片的结构

横切双子叶植物的叶片，其结构由表及里可分为表皮、叶肉和叶脉三部分。

1. 表皮

表皮 (epidermis) 由初生分生组织的原表皮发育而来，是位于叶片上、下表层的初生保护组织。构成表皮的细胞或组织有表皮细胞、气孔器 (stomatal apparatus) 和表皮附属物等 (图 6-6, 图 6-7)。

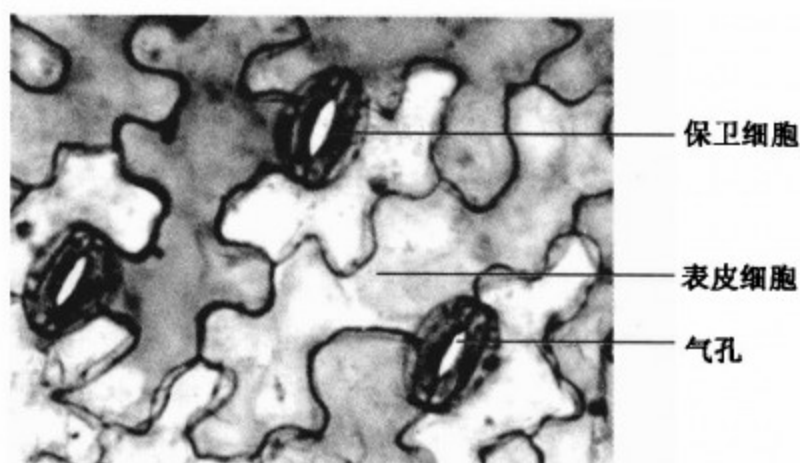


图 6-6 蚕豆叶表皮

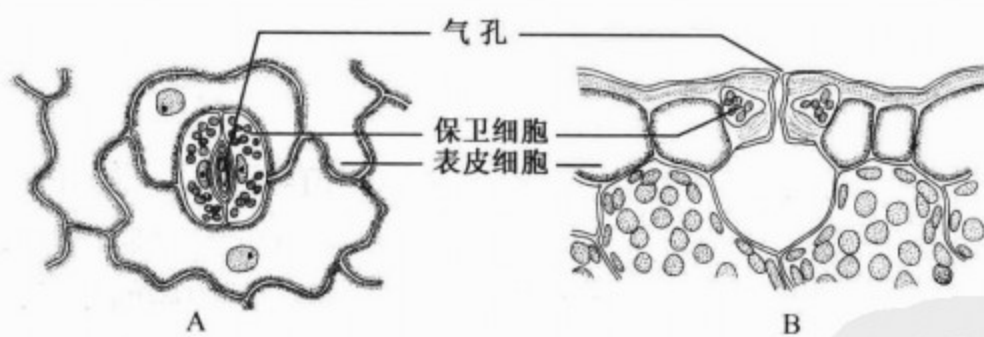


图 6-7 双子叶植物叶下表皮气孔表面观和气孔横切

表皮细胞是生活细胞，通过显微镜观察叶片表面，可见表皮细胞形状不规则，彼此间紧密嵌合，一般不含叶绿体，有的植物表皮细胞内含有花青素，使叶片呈现红、紫、蓝等颜色。观察叶片切片，可见表皮细胞厚度相仿，基本呈长方形，外切向壁较厚，常覆有一层角质层。角质层有较强折光性，可减少强光对植物的伤害，还有减少水分过度蒸腾和防止病菌侵入的作用。角质层并非完全不通透，喷洒在叶面上的药液，一部分通过气孔，一部分则通过角质层进入叶片。

表皮一般为—层细胞，但少数植物的表皮可为多层细胞，称为复表皮，如印度橡皮树、夹竹桃等植物的叶，其复表皮由 3~4 层细胞组成。

在大多数双子叶植物叶表皮上，都有气孔器的分布。气孔器通常由两个保卫细胞及其细胞间的气孔组成。保卫细胞形态与表皮细胞差异很大，表面观为肾形，细胞壁厚薄不均，与气孔相邻处的细胞壁较厚，其他部分较薄、有弹性，所含叶绿体及细胞质均较表皮细胞丰富。有些植物在保卫细胞旁还有两至多个其形态大小与表皮细胞、保卫细胞均不同的、排列整齐的副卫细胞，形成特定的气孔器结构，成为物种分类的显微特征之一（图 2-5，图 2-6）。气孔可开闭，其开闭与调节水分蒸腾有关。当保卫细胞含水量较多时，细胞鼓胀外凸，气孔张开；当失水较多时，细胞横向瘪缩，气孔关闭。多数植物的气孔白天开放，干热的中午及夜晚关闭。

不同植物叶表皮气孔器的数量及分布不同，通常旱生植物叶表皮的气孔数目远远多于湿生植物和水生植物，如苹果叶的下表皮气孔可达 400 个/mm²；多数植物的气孔与表皮细胞位于同一平面上，而旱生植物的气孔深深下陷在叶的表皮中，湿生植物气孔的位置则稍高于表皮。在同一株植物甚至同一叶片中，气孔器的数量及分布有时也会不同。在同一株植物中，高位叶单位面积的气孔数目多。许多植物具背腹型叶，其上表皮位于腹面（倾向阳光），下表皮位于背面（倾向地面）。旱生及湿生植物的背腹型叶中，通常叶尖与叶缘气孔数目较其他部位为多；上下表皮之间，通常下表皮的气孔器较多，上表皮中气孔器较少甚至没有。但水生植物的背腹型叶中，通常仅浮水叶上表皮具气孔，其下表皮及沉水叶中一般无气孔分布。

表皮上还有一些形态不同的表皮附属物，由表皮细胞向外突出分裂形成（图 2-7）。表皮附属物形状多样，多呈单列毛状，还有分枝状、星形或鳞片状，其形态是鉴定植物的特征之一。表皮附属物组成不同，有些是单细胞的，有些是多细胞的。表皮附属物功能不一，有些为分泌结构，有些起保护作用。表皮附属物可反射强光，分泌黏性物质，限制叶表面的空气流动，使干热风不致直入气孔，减缓蒸腾作用，使表皮的保护作用得以加强。

2. 叶肉

叶肉（mesophyll）由含大量叶绿体的薄壁细胞组成，是叶进行光合作用的主要部位。根据细胞形态的不同，叶肉可分为栅栏组织、海绵组织（图 6-8）。

1) 栅栏组织

栅栏组织（palisade tissue）是紧贴上表皮的一至数层长圆柱状薄壁细胞，长轴垂直于表皮，排列紧密如栅栏状，细胞内富含叶绿体，光合作用强。

细胞内叶绿体可随光照条件而移动，使自身既免遭强光破坏又可充分接受光能。光强时，叶绿体贴近细胞侧壁，减少受光面积，以免过度发热。光弱时，叶绿体分散在细胞质内，以充分利用散射光。虽然在光学显微镜下观察，栅栏组织细胞排列紧密，但实际上它们的胞间隙仍然很大。

2) 海绵组织

海绵组织（spongy tissue）的细胞形状不规则，含叶绿体较少，排列疏松，胞间隙大，光合作用弱，但气体交换和蒸腾作用较强。

有些植物上表皮内侧为栅栏组织，下表皮内侧为海绵组织，这种上、下表皮内侧的叶肉组织形态不同的叶称为异面叶（背腹型叶、两面叶，dorsi-ventral leaf）。海绵组织所含叶绿体较栅栏组织少，所以异面叶的背面一般绿色较淡。上、下表皮内侧的叶肉组

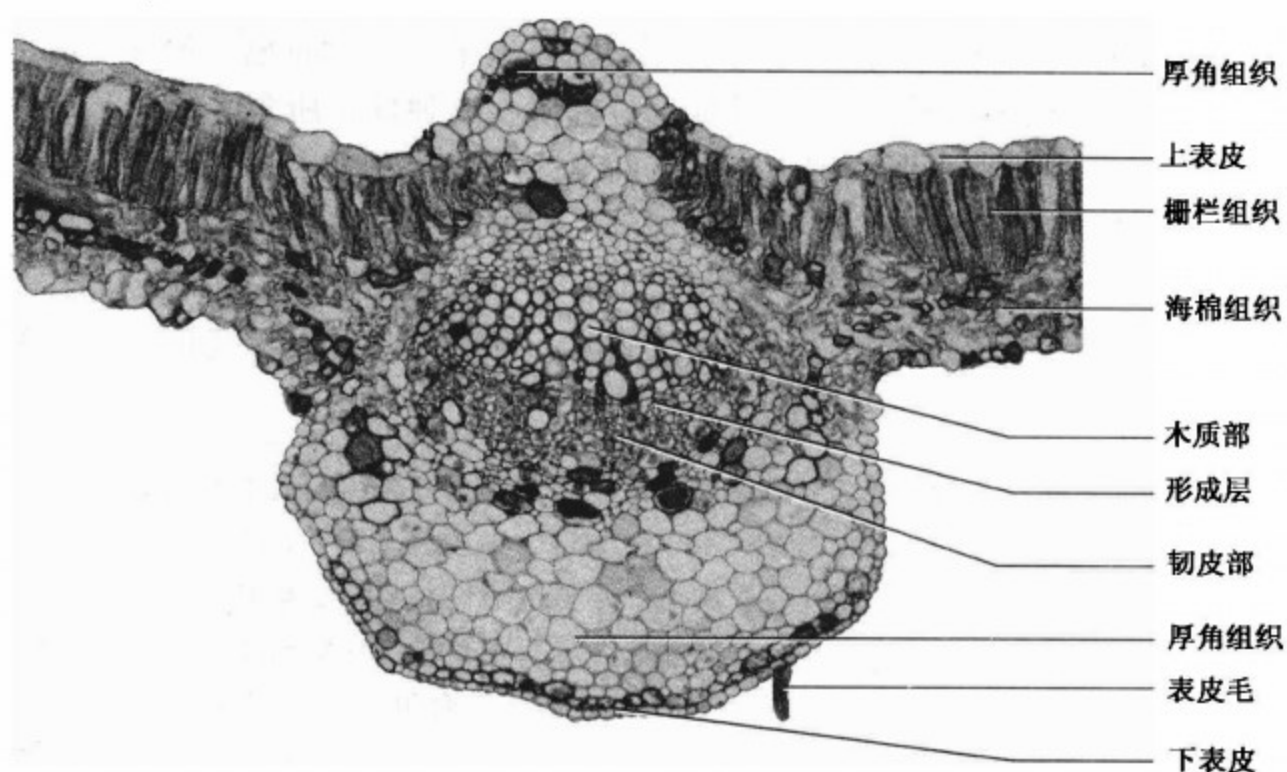


图 6-8 棉叶（中脉）横切

织形态相同，或叶肉细胞没有栅栏组织和海绵组织分化的叶称为等面叶 (isobilateral leaf)，如禾本科植物的叶等。

3. 叶脉

叶脉 (vein) 是叶片中贯穿于叶肉组织间的脉纹结构。叶脉分布如茎枝系统，有粗细和主侧脉之分。位于叶片中央最粗大的叶脉称为主脉 (中脉)。主脉的分支为侧脉，侧脉的分枝称为细脉或小脉，细脉仍可再分枝，细脉的末端称为脉梢。叶脉的分布方式叫做脉序 (venation)。

1) 叶脉的组成

一般叶脉含有厚角组织、薄壁组织及一至数个维管束。薄壁组织包围在维管束外形成维管束鞘 (bundle sheath)。较大叶脉的维管束由木质部、韧皮部和束中形成层组成，属无限维管束。束中形成层活动能力弱，活动时间短，只形成极少量的次生维管组织。叶脉中维管束可视为茎中维管束的延伸，茎中维管束的类型，影响叶中初生木质部、初生韧皮部的相对位置。在叶片中，多数植物木质部近上表皮、韧皮部近下表皮，也有些植物上、下表皮内侧均有韧皮部，木质部居于中间。

主脉及侧脉中组成分子较多，尤其是厚角组织和薄壁组织，因而叶脉常会在叶面形成隆起 (图 6-6)。细脉中结构趋于简单，一般没有束中形成层和机械组织，维管束鞘细胞也较少，木质部和韧皮部的组成分子逐渐减少。到了脉梢，仍有一圈薄壁细胞围成的维管束鞘，维管束中仅余一系列狭短的筛管分子和 1~2 个螺纹管胞，有时甚至没有筛管，只有管胞存在 (图 6-9)。

与小脉和脉梢进行物质交换的维管束鞘薄壁细胞，常具传递细胞 (transfer cell) 特征，传递细胞的细胞壁多网状内突，由此相应增大了质膜面积，这种特有的结构，对该细胞与周围细胞间进行快速的物质运输非常有利。在脉梢，伴胞常特化为传递细胞。

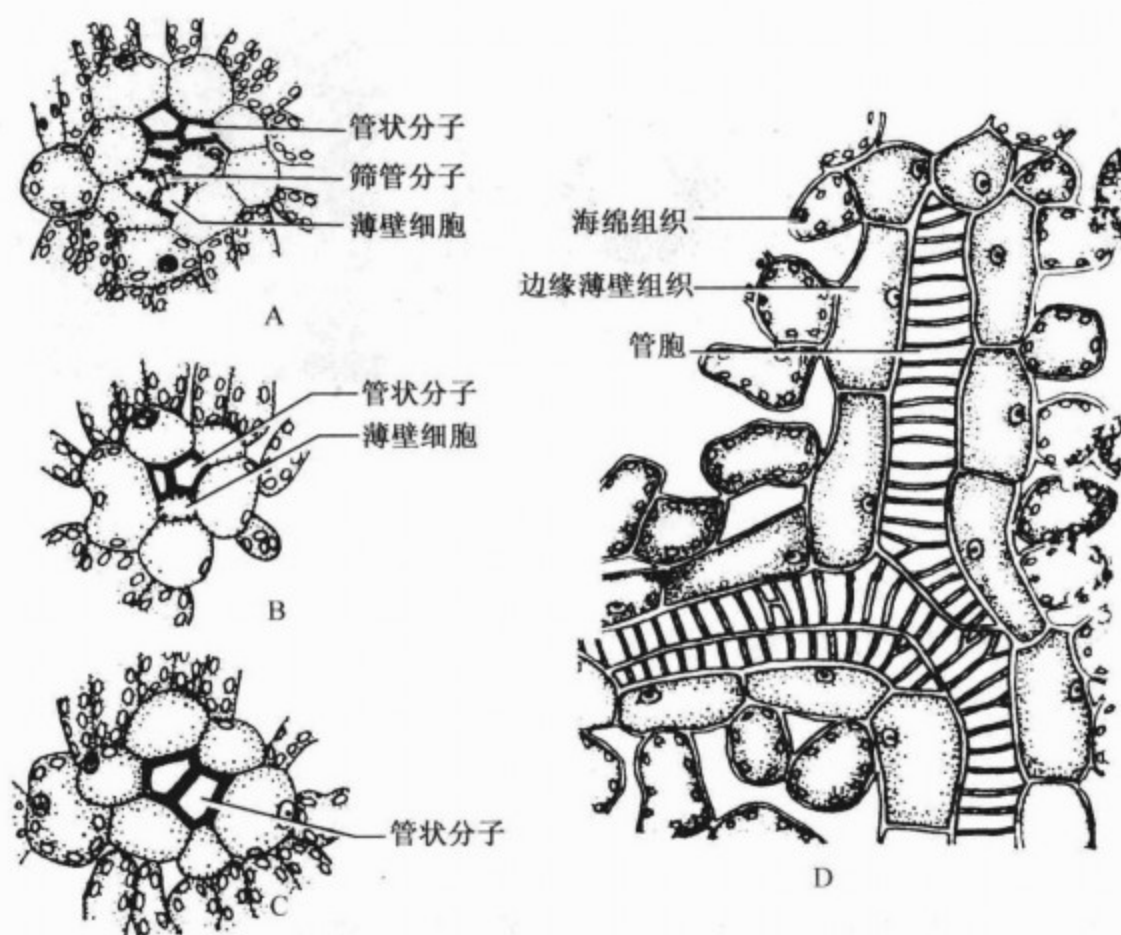


图 6-9 细脉维管束结构
梨属细脉维管束横切 (A~C) 和纵切 (D)

维管束鞘的存在, 使任何物质进入或离开维管组织都必须穿过维管束鞘, 水分不会由维管组织直接释放到细胞间隙内, 这对于水分的缓慢释放有重要意义。维管束鞘所起的作用非常类似于根的内皮层, 控制着物质进出维管组织。

在叶脉系统中, 主脉及侧脉主要起轴向长距离输导作用, 细脉则起释放水分、装载光合产物的横向输导作用。此外, 叶脉也因其自身的结构而具有支持叶片的功能。

2) 叶脉的类型

不同的植物, 其叶片内叶脉分布的方式不同。双子叶植物多具网状脉, 单子叶植物多具平行脉、弧形脉、射出脉, 偶有网状脉时, 也与双子叶植物具游离脉梢的网状脉不同, 其细脉多相互交汇、无脉梢游离, 如天南星科、薯蓣科的一些植物。裸子植物多具单一主脉, 蕨类多具叉状脉, 叉状脉也偶见于种子植物 (详见第十二章)。

(二) 叶柄的结构

叶柄一般细长, 横切面为半月形, 其结构与茎大致相同, 也是由表皮、基本组织 (类似于茎的皮层) 和维管 (组织) 束三部分组成的。表皮为一层细胞, 表皮下方、基本组织外围有较多的厚角组织。厚角组织的机械作用和一定的弹性, 使得在对叶片支持的同时, 又不影响叶柄的伸延、扭曲和摆动, 使叶成镶嵌状分布。维管 (组织) 束多呈半圆形排列在皮层基本组织中 (图 6-10)。

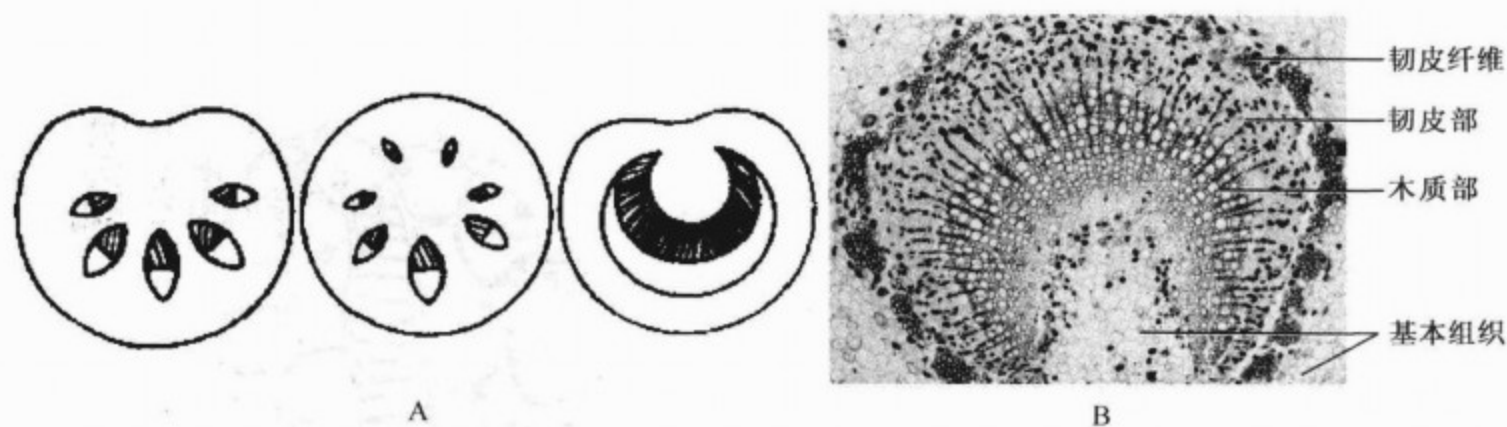


图 6-10 叶柄的结构

A. 三种类型的叶柄横剖面（依徐汉卿）结构示意图 B. 梨叶柄部分横切，示维管束结构

二、单子叶植物叶的结构

（一）禾本科植物叶的结构

1. 叶片

禾本科植物的叶片结构也分为表皮、叶肉和叶脉三部分。

1) 表皮

上表皮由表皮细胞（长细胞）、短细胞（硅细胞和栓细胞）、泡状细胞（bulliform cell）和气孔器组成。下表皮组成稍有不同，没有泡状细胞（图 6-11，图 6-12，图 6-13）。

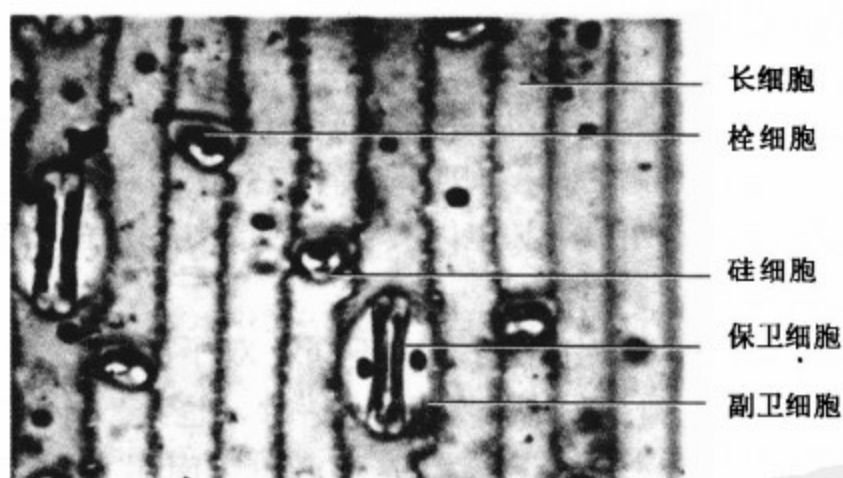


图 6-11 小麦叶下表皮顶面观

通过显微镜观察叶片上表皮，可见细胞排列规律，沿叶长轴方向整齐纵列。表皮细胞近长方形，长轴与叶的长轴平行，端壁较平，侧壁具细密锯齿，相邻两列细胞侧壁嵌合紧密，外壁角化且含硅质，可形成乳突。

短细胞包括硅细胞和栓细胞，二者常成对分布。硅细胞内充满硅质，外切向壁外突成齿状或刚毛状。表皮细胞硅化及硅细胞的存在，增强了叶片的硬度和抗病虫害的能力。栓细胞是细胞壁明显栓质化的短细胞，有利于增强叶的抗性。

气孔器由一对哑铃形的保卫细胞和一对菱形或半球形的副卫细胞组成。保卫细胞壁厚薄不均匀，与气孔相邻的细胞壁较厚，其他部分较薄、有弹性。保卫细胞吸水后，哑铃形的头部膨大明显，相互撑开，使气孔开放；保卫细胞失水后，细胞萎蔫，气孔关

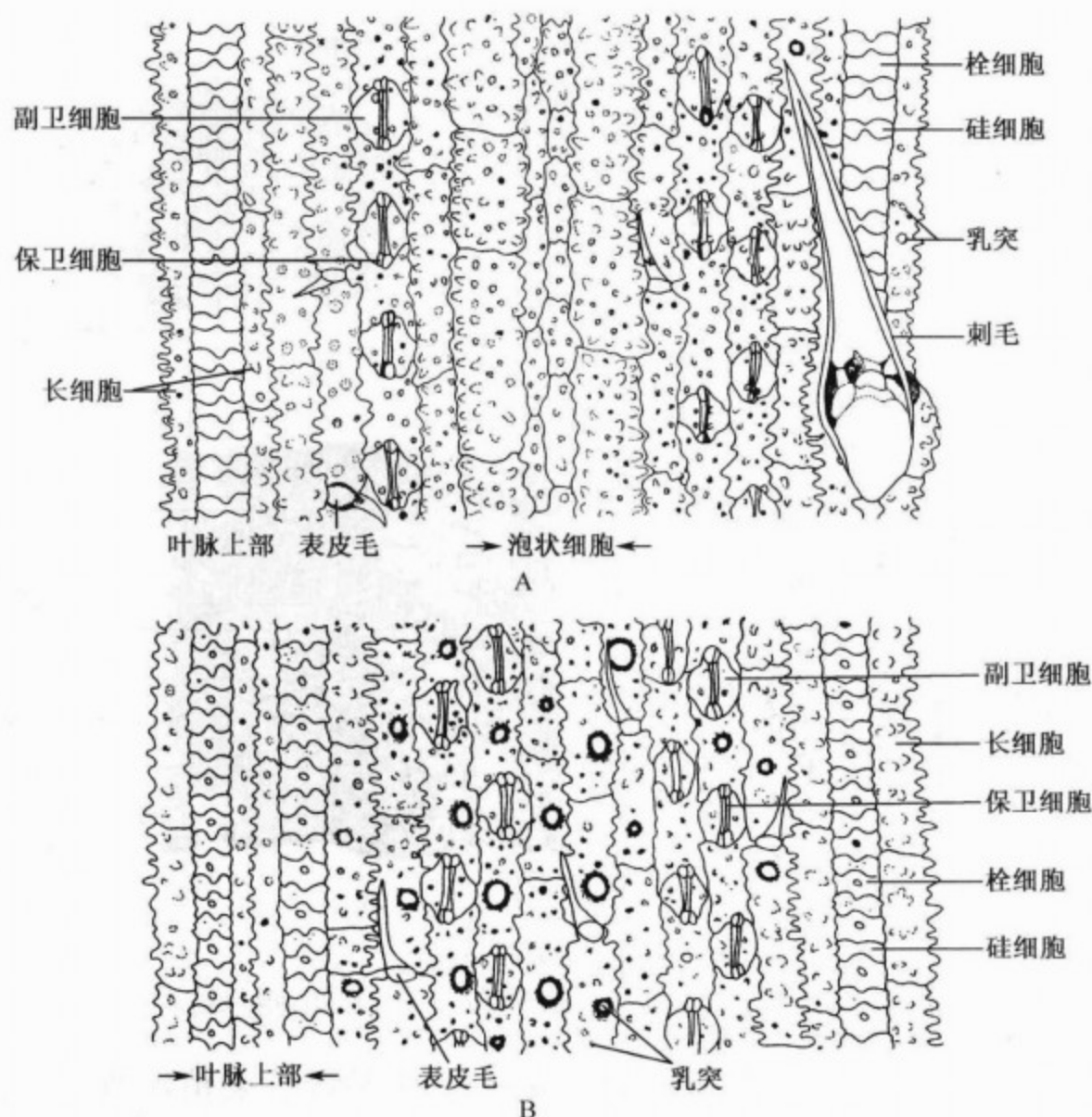


图 6-12 水稻叶表皮顶面观

A. 上表皮 B. 下表皮

闭。上下表皮的气孔器数目相差不大，这与叶片近直立、背腹面受光基本相等有关。

表皮上常生有表皮毛，有些表皮毛基部较大，先端尖锐，且有木质化的厚壁，称为刺毛。

横切叶片可见长、短细胞均近长方形，位于上表皮的泡状细胞（运动细胞）呈扇形排列，是仅外壁厚、薄壁细胞，其径向壁远大于表皮细胞。叶片失水时，泡状细胞较其他细胞萎蔫明显，因仅上表皮具泡状细胞，上表皮比下表皮收缩程度大，所以叶片内卷，这样可有效减少蒸腾，待植物吸水后，叶片又平展如初。

2) 叶肉

大多数禾本科植物的叶为等面叶，叶肉没有栅栏组织和海绵组织的分化（图 6-13，图 6-14）。叶肉细胞形状随植物种类不同而不同，在有些植物中细胞壁具发达的内褶，如小麦、水稻等的叶肉细胞形成“峰、谷、腰、环”的结构。其峰垂直于表皮，各环沿叶片长轴排列。细胞壁的内褶增大了质膜表面积，有利于光合作用。

3) 叶脉

禾本科植物的叶具直出平行脉。叶脉维管束由初生韧皮部、初生木质部和维管束鞘组成，无束中形成层，为有限外韧维管束。较大的叶脉，其维管束上、下方常有

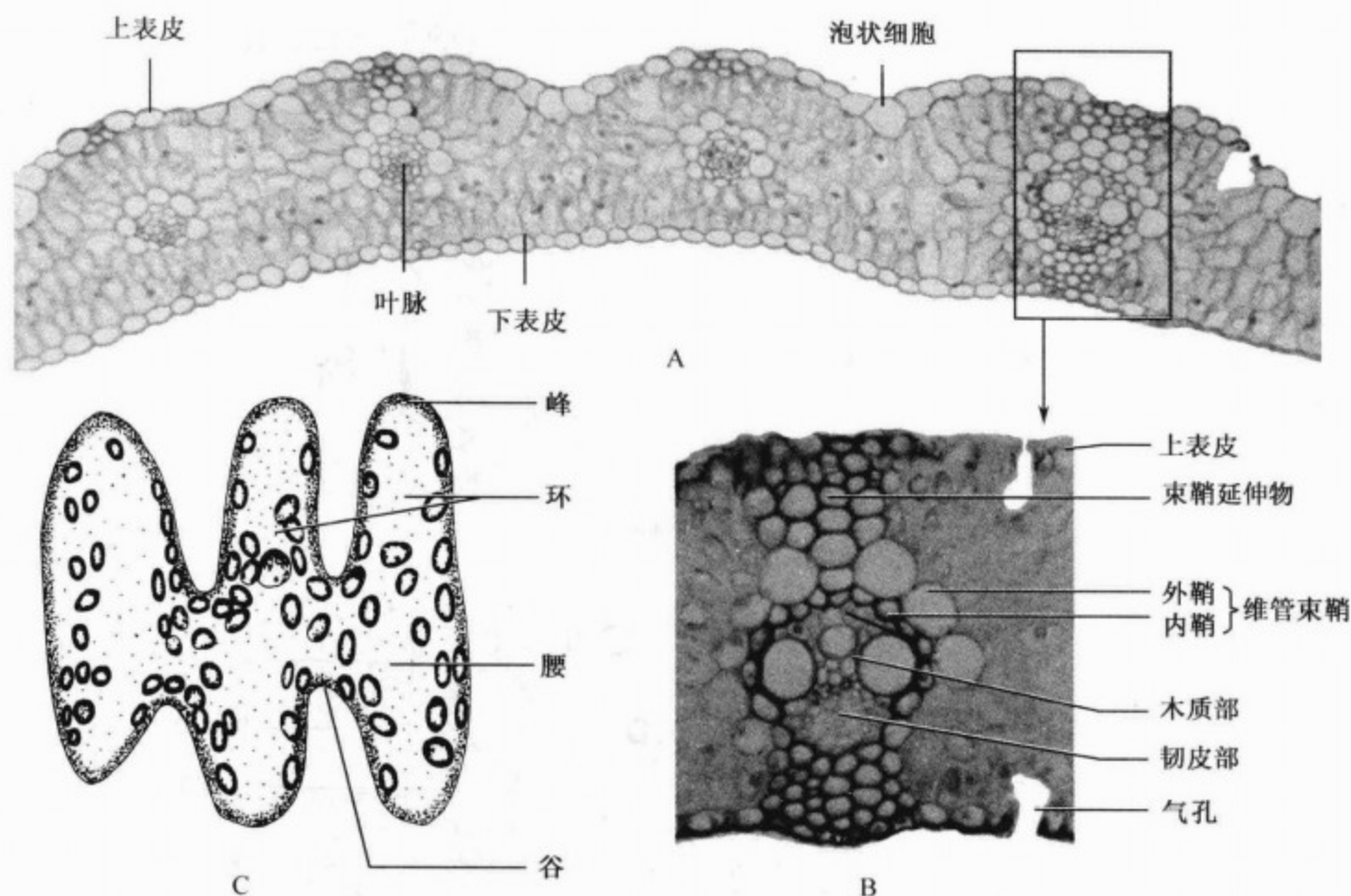


图 6-13 小麦叶片结构

A. 部分横切结构 B. 1个维管束横切结构 C. 1个叶肉细胞结构示意图

厚壁组织与表皮相连。在有些植物（如小麦），叶尖端维管束鞘延伸成芒状（图 6-13，图 6-14）。

大部分禾本科植物，最初的光合产物是三碳化合物（3-磷酸甘油酸），这类植物被称为 C_3 植物，如水稻、小麦等植物。 C_3 植物维管束鞘由二层细胞组成，内层为厚壁细胞，细胞较小，几乎不含叶绿体；外层维管束鞘为薄壁细胞，较大，所含叶绿体明显少于周围叶肉细胞（图 6-13，图 6-14，图 6-15）。

有些禾本科植物，最初的光合产物是四碳化合物（如草酰乙酸、苹果酸和天冬氨酸等），这些植物被称为 C_4 植物，如玉米、甘蔗等植物。 C_4 植物利用 CO_2 的能力强于 C_3 植物，且光合效率高，在高温、干旱等不利条件下尤为明显，因此， C_4 又被称作为高光效植物。 C_4 植物维管束鞘由一层薄壁细胞组成，细胞较大，所含叶绿体比周围叶肉细胞内的叶绿体大、且分布密集于叶肉细胞一侧。常呈明显的“花环”状结构，而不同于 C_3 植物（图 6-15）。

2. 叶鞘

叶鞘由表皮、基本组织、维管束组成，维管束较多且彼此平行，维管束结构与茎中维管束结构相似（图 6-16）。

3. 稃片与芒

对禾本科植物来说，稃片和芒对植物光合产物在籽粒中的积累起重要作用。稃片的

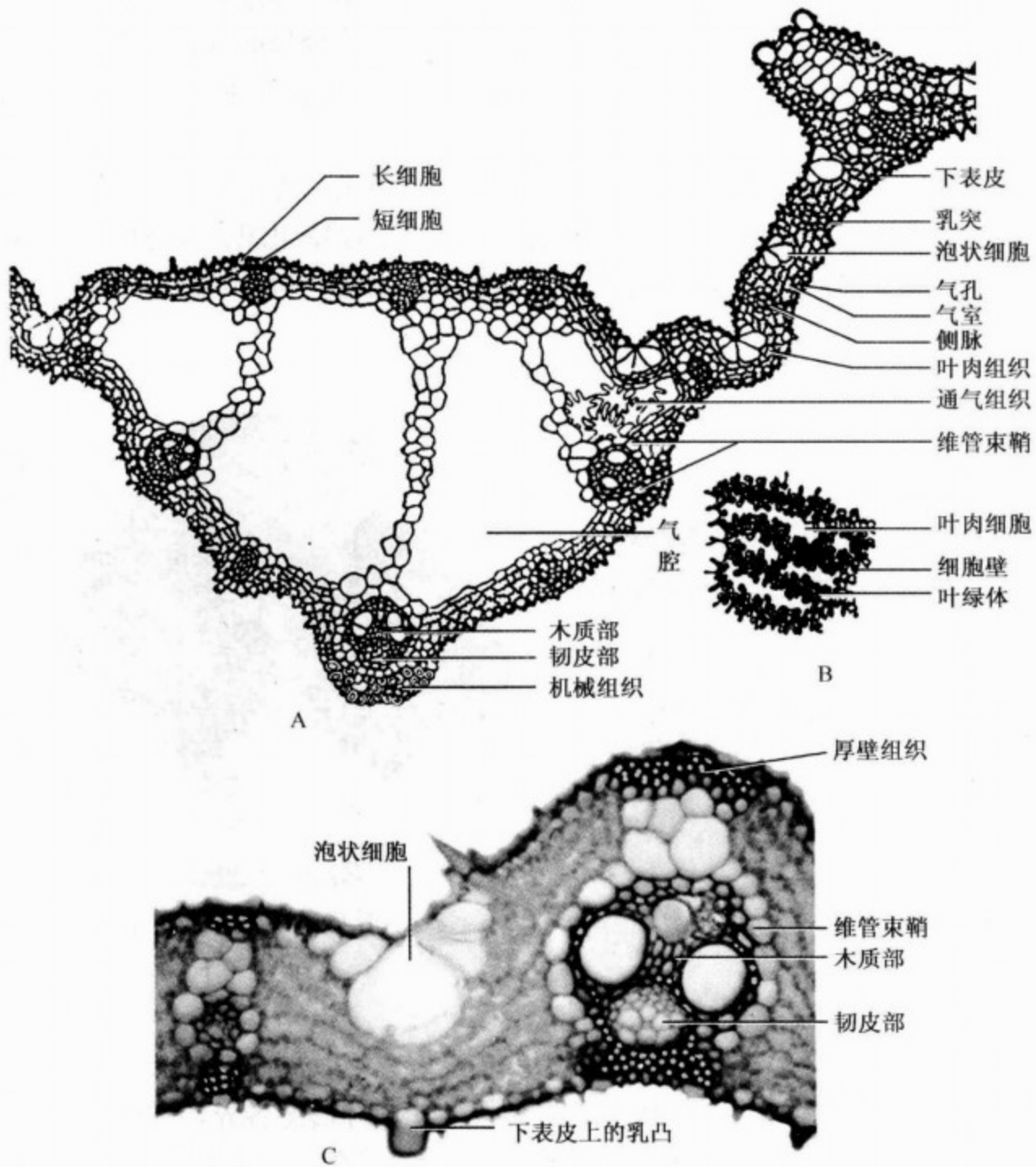


图 6-14 水稻叶片部分横切结构

A. 叶片横切（通过中脉） B. 叶肉细胞 C. 叶片部分横切结构

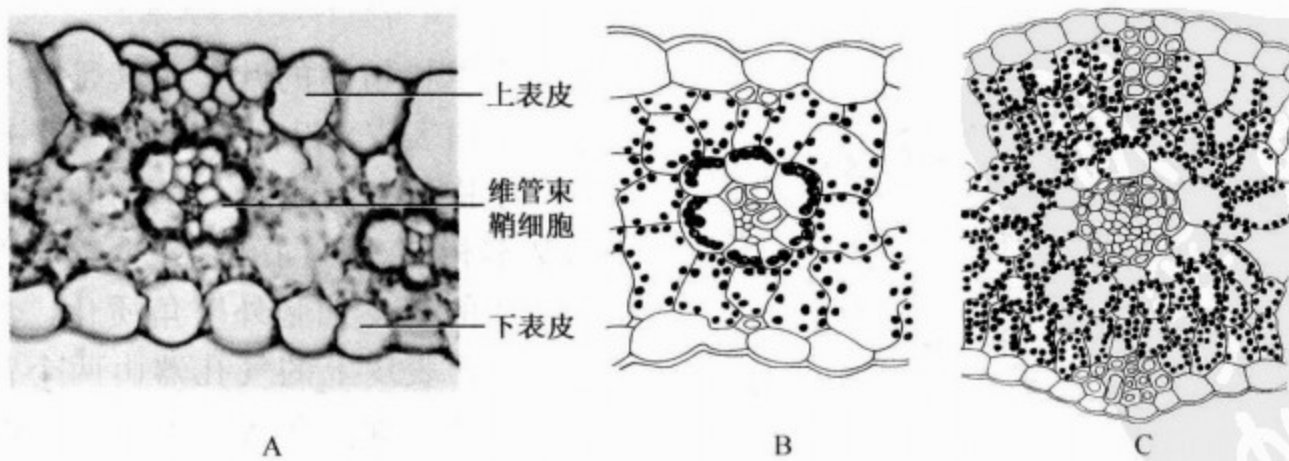


图 6-15 小麦、玉米叶横切示维管束结构

A. 玉米叶部分横切（ C_4 植物，一层发达的维管束鞘细胞，含较大的叶绿体） B. 玉米叶横切结构示意图
C. 小麦横切结构示意图（ C_3 植物，具外、内二层维管束鞘细胞）

结构组成与叶片的结构组成相似，分为内外表皮、基本组织和维管束。其中外表皮上硅质层厚，很少有气孔的分布，内表皮上一般不硅质化，有少量的气孔分布；基本组织中含有叶绿体，籽粒产量与其光合作用能力的强弱有关；维管束常 3~5 条，少数 9 条，韧皮部较木质部发达。

芒的结构组成与叶柄结构相似，分为表皮、基本组织和维管束三部分。表皮细胞外壁厚，其上有气孔和硅质层；基本组织包括表皮下方的厚壁组织、发达的同化组织和少量的薄壁组织细胞；维管束一般只有 1 条，含有维管束鞘、初生木质部和初生韧皮部三部分（图 6-17）。

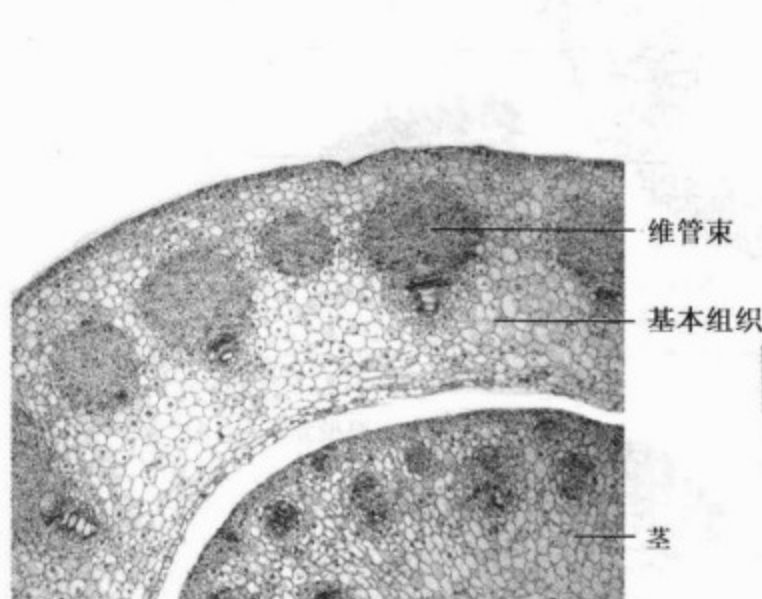


图 6-16 大麦叶鞘部分横切

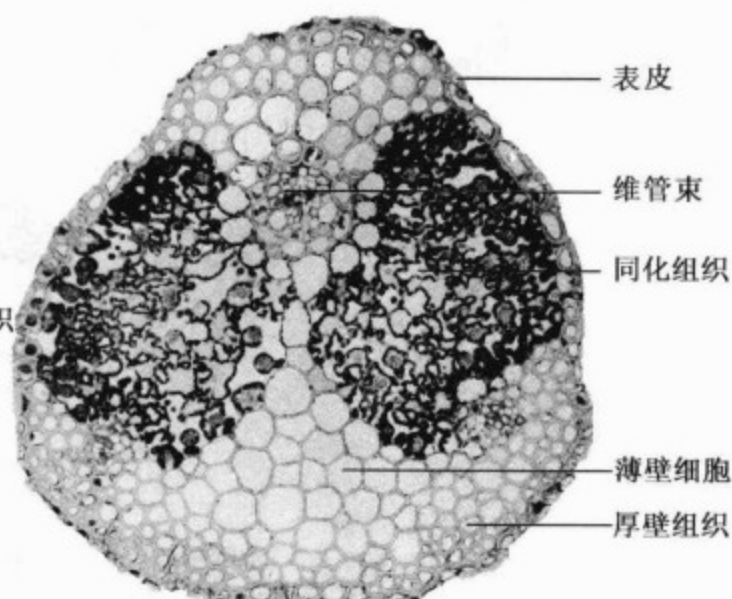


图 6-17 小麦芒横切结构

（二）非禾本科植物叶片的结构

非禾本科植物的叶在形态和组成上具有多样性。其叶形态各异，主要为条形、披针形等。其组成也不一致，多数非禾本科植物的叶是不完全叶，由叶片和叶鞘两部分组成，如泽泻科 (Alismataceae)、莎草科 (Cyperaceae)、百合科 (Liliaceae)、鸭跖草科 (Commelinaceae)、兰科 (Orchidaceae) 等植物；少数植物的叶是完全叶，具有叶片、叶柄和托叶三部分，如菝葜属 (*Smilax*) 植物等。

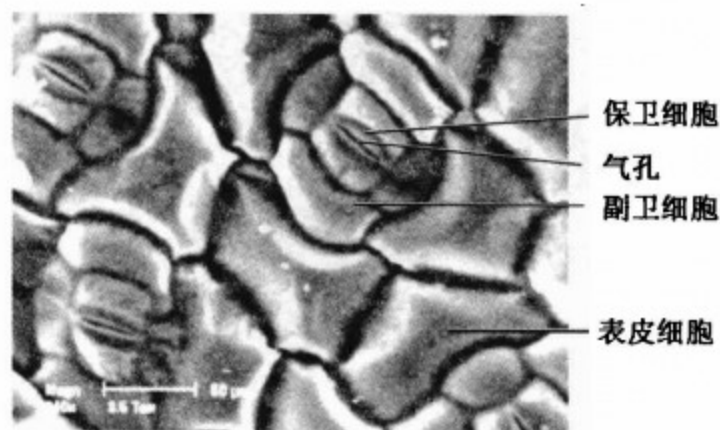


图 6-18 火柴头叶片表皮层细胞组成

非禾本科植物的叶，尤其是叶片的解剖结构也由表皮、叶肉和叶脉三部分组成，其解剖结构特征与禾本科植物叶片的解剖结构基本相似。不同的是：少数非禾本科植物叶片的表皮细胞外壁角质化，具明显的角质层，表皮上的气孔器由两个肾形保卫细胞组成，如洋葱等，火柴头等的气孔器除含两个肾形保卫细胞外，还有 4 个副卫细胞（图 6-18）。有的植物的叶肉具有栅栏组织和海绵组织的分化，如薯蓣和

菝葜 (*Smilax china* L.) 等, 有的植物近下表皮的叶肉细胞中不含叶绿体, 如洋葱等 (图 6-19), 有的植物的叶肉则没有栅栏组织和海绵组织的分化, 如水仙、石蒜等; 有的植物的叶脉为网状脉等, 如玉簪 (*Hosta plantaginea* L.) 和菝葜等。

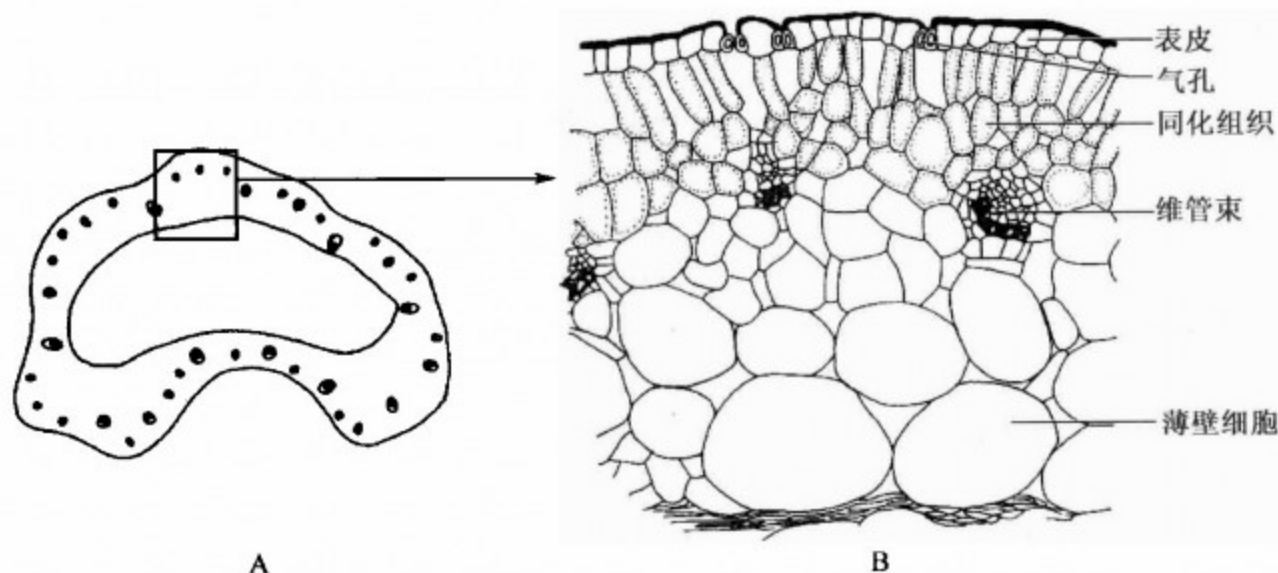


图 6-19 洋葱叶横切结构
A. 叶片横切面简图 B. 叶片横切面部分详图

三、裸子植物叶片的结构

裸子植物的叶片, 除了银杏等少数植物以外, 多数植物的叶片窄细, 呈针形、鳞形等, 具单一主脉。现以松树的针叶为例简要介绍裸子植物叶片的解剖结构。横切松叶, 其叶片由表皮、下皮层、叶肉和叶脉几部分组成 (图 6-20)。其表皮为一层细胞, 细胞腔小, 细胞壁厚, 外壁上覆有厚的角质层。表皮下有几层厚壁细胞, 称为下皮层。构成气孔的保卫细胞深陷于下皮层, 副卫细胞拱盖在保卫细胞上方。叶肉组织不分为栅栏组织与海绵组织, 为具内褶的薄壁细胞, 叶肉内多分布有树脂道, 叶肉与内部的维管束之间有一圈明显的细胞, 细胞壁可增厚并木质化, 称为内皮层。叶脉为单一主脉, 一般仅含 1~2 个维管束。维管束主要由管胞和筛胞所组成, 维管束与内皮层之间的薄壁细胞具有传递细胞的特点, 有利于维管束与叶肉组织间的物质运输。

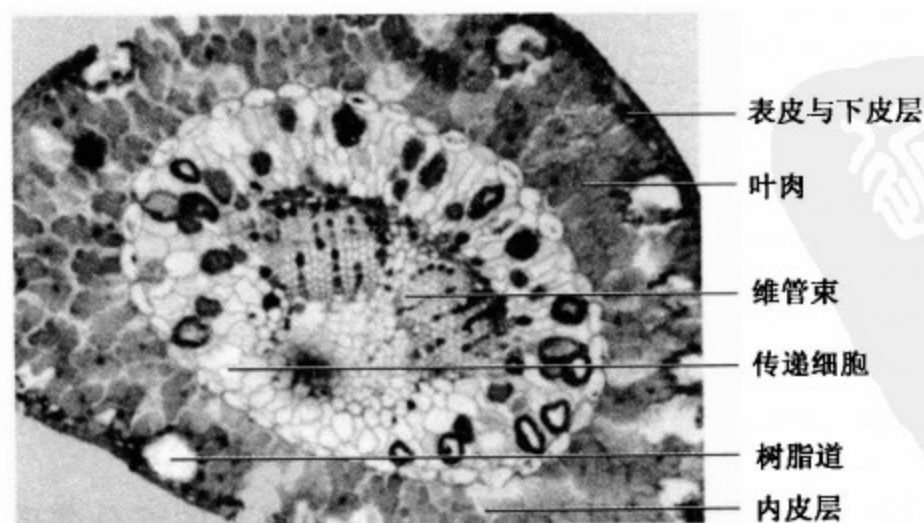


图 6-20 松叶横切结构

四、离层与落叶

(一) 落叶及其生物学意义

1. 落叶与控制

落叶是叶片衰老的结果,或是在逆境下植物紫外保护的措施或手段。植物整体或器官的生命功能自然衰退的过程称为衰老,叶逐渐衰老、干枯后,常会从母体脱落。落叶也是植物对不良环境(如低温、干旱等)的一种适应性,是植物长期进化过程中形成的。因落叶树种的叶全部脱落后,光合作用基本停止,水分的蒸腾大大减少,有利于植株进入休眠状态以顺利度过严寒的冬天或旱季。另外,落叶还具有排泄作用,过多重金属盐的存在对植物体有一定毒害性。伴随着落叶,某些重金属盐脱离植物体。实验发现,落叶中铝、锌、铁、铅等金属的含量均高于生活叶。

研究叶衰老的机理,从而采用相应的措施,有效加快或推迟叶片衰老、脱落,在农业生产中有重大意义。例如,在收获季节,促进棉花叶早落,有利于机械采收;在作物生长期,延缓叶片早衰,可提高其产量。植物基因、激素及营养条件等多种因素均与叶片衰老有关。目前发现,使植物缺乏营养,喷施乙烯、脱落酸、硫氰化铵及马来酰肼等物质,均可促进叶的衰老、脱落。喷施细胞分裂素、生长素、赤霉素、多胺和钙调素等多种物质,均可延缓叶片衰老。目前,以抗植物衰老为目的的基因工程,正在不断深入之中,有人曾利用转基因技术成功地提高植物体内细胞分裂素的水平,从而有效抑制叶片衰老。

2. 常绿植物与非常绿植物

植物的叶是有一定寿命的,不同植物叶的生活期可从数月至数年,如水稻等一年生植物,叶的生活期仅为几个月,当生活期终结时,叶就枯死。

有些植物,当寒冷或干旱季节到来时,全树的叶同时枯死脱落,仅存秃枝。在下一个生长季才再次长出绿叶,因而被称为非常绿植物,如该植物为树木,则称为落叶树,如悬铃木、柳、水杉(*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng)等。

有些植物,四季均生有叶,叶多为绿色,被称作常绿植物,如女贞、茶、大叶黄杨、樟、油松等。其叶的生活期可达1~3年,紫杉的叶甚至长达6~10年,当生活期终结时,也会干枯脱落,不会常绿永生。常绿植物落叶发生的时期与落叶植物不同,它是在新叶展开之后才逐渐脱落,因此全株终年常绿。

(二) 落叶的原因

1. 离层与保护层

一年生草本双子叶植物的叶,随植物体死亡,多数并不脱落。多年生植物中常见落叶现象。落叶时,有些植物在叶柄基部产生了离层,但有些植物则无离层出现,如大多数单子叶植物,叶的脱落似乎只是由于机械折断。

可产生离层的植物,在叶将落时,叶柄基部或近基部的部分薄壁组织细胞开始分裂,产生数层小细胞,这就是离区(abscission zone)。离区包括位于远茎端的离层(abscission layer)和近茎端的保护层(protective layer)两个部分。离区细胞层数多,但离层细胞仅有1~3层。离区产生不久,离层细胞开始黏液化、细胞彼此近乎呈游离

状态，在其自身重量及外力的作用下，叶从离层处脱落（图 6-21）。

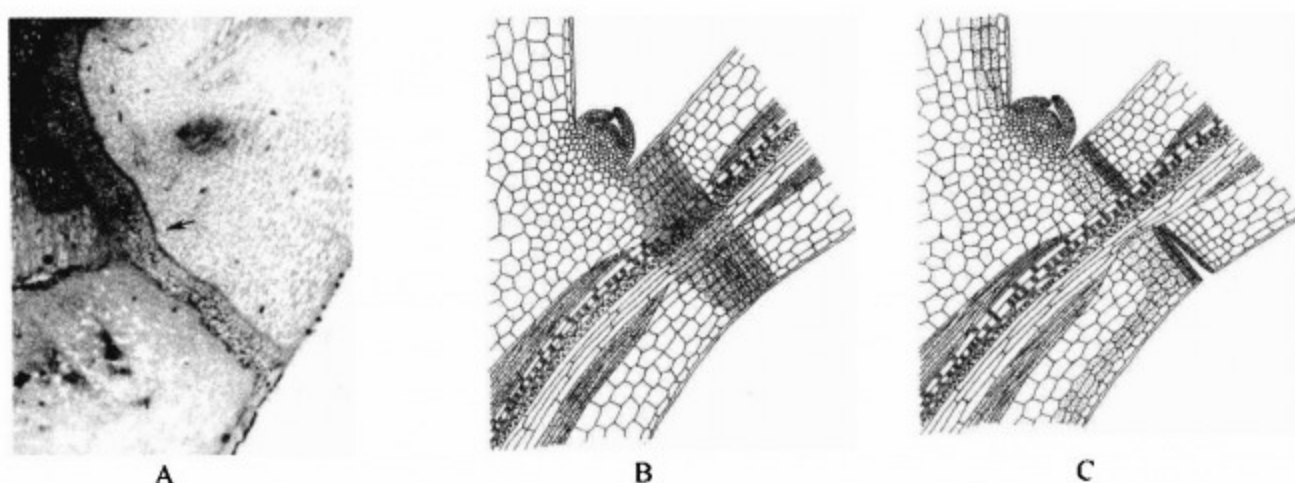


图 6-21 叶柄离层的形成

A. 杨树叶柄基部纵切，示离区（箭头处） B. 离层结构示意图 C. 离层与保护层示意图

离层下方的保护层，由数层栓质化的细胞所组成，与加速叶的脱落、承担叶脱落后初期保护有关。保护层的存在，使叶柄脱落后在茎上留下非常整齐、光滑的痕迹——叶痕。在木本植物中，保护层最终被保护层下发育的周皮所代替，并与茎的其他部分的周皮相连续。保护层的这些特点，能避免水分的散失和昆虫、真菌、细菌等对植物的伤害。

2. 环境与叶的脱落

植物的叶经过一定时期的生理活动，渐次衰老、死亡，这是落叶的内在因素。落叶树的落叶总是在不良季节中进行，这就是外因的影响。温带地区，冬季干冷，根的吸收困难，而蒸腾强度并不减低，这时缺水促进叶的枯落。热带地区，旱季到来，环境缺水，也同样促进落叶。叶的枯落可大大地减少蒸腾面，对植物极为有利，深秋或旱季落叶，可以看作是植物避免过度蒸腾的一种适应现象。植物在长期历史发展的过程中，形成了这种习性，自然选择使这类植物能在不良季节通过落叶而生存下来，成为植物的一种适应环境的特性。

总结与复习

叶的主要功能是光合作用和蒸腾作用。叶是绿色高等植物合成有机物的重要器官。

叶由叶原基发育而来，发育过程包括顶端生长、边缘生长和居间生长三种方式。一般被子植物的叶是扁平的薄片，它们以叶柄或叶鞘着生于茎的节上。双子叶植物的完全叶包括叶片、叶柄和托叶三部分，缺一则称为不完全叶。禾本科植物的叶主要包括叶片和叶鞘两部分，有的在叶片、叶鞘相接处还有叶舌、叶耳和叶环，或者只具其中一种。

典型的成熟叶片，其结构由表皮、叶肉和叶脉三部分组成。叶表皮外方常被角质层覆盖，由表皮细胞、气孔器、表皮附属物组成，表皮细胞中一般不含叶绿体。叶肉是叶片进行光合作用的主要场所，在多数双子叶植物叶片中，叶肉分化为栅栏组织和海绵组织两部分，主脉中具有微弱的形成层。

双子叶植物与单子叶植物，在叶的组成、叶脉类型、叶片结构上，都有很大差异。

双子叶植物的叶片，横切面可分为表皮、叶肉和叶脉三个基本部分。表皮由原表皮发育而来，是覆盖在叶片表面的初生保护组织。一般包括表皮细胞、气孔器、表皮附属物等。两个肾形的保卫细胞之间的裂生胞间隙称为气孔，与叶光合作用时气体交换及进行蒸腾作用有关。有些植物如甘薯等还具有副卫细胞。排水器分布于植物的叶尖和叶缘。叶肉由基本组织发育而来，是叶片进行光合作用的主

要部分。背腹型叶的叶肉分化为栅栏组织（腹面）和海绵组织（背面）。等面叶的叶肉，则没有分化为栅栏组织和海绵组织，或上下两面都同为栅栏组织。叶脉主要由原形成层发育而来。叶脉越细，其结构越简单。

禾本科植物叶片也是由表皮、叶肉和叶脉三部分组成。表皮由表皮细胞、泡状细胞和气孔器等有规律地排列而成。表皮细胞有一种长细胞和两种短细胞。泡状细胞分布在两条平行的叶脉之间的上表皮内，在横剖面上形成展开的折扇状，可调节叶片失水。气孔器由两个哑铃形的保卫细胞及其外侧的两个近似菱形的副卫细胞组成。叶肉没有栅栏组织和海绵组织的分化。禾本科植物叶脉为平行叶脉，叶脉内的维管束是有限外韧维管束，各束外围为由1~2层薄壁或厚壁细胞组成的维管束鞘。

落叶的原因与叶柄基部形成离区有关。离区可分化产生保护层和离层结构，叶脱落是离层细胞死亡和外力作用的结果。

练习与思考

1. 试列表比较单、双子叶植物叶的形态与结构异同点。
2. 叶有哪些生理功能？
3. 什么是完全叶、不完全叶？其组成上有何特点？
4. 什么是单叶、复叶？如何区分单叶与复叶？
5. 禾本科植物的叶由哪几部分组成？其特征和作用分别是什么？
6. 叶是如何发生和生长的？各个生长阶段的作用是什么？
7. 双子叶植物叶柄的结构组成如何？
8. 以棉叶为例，简要叙述双子叶植物叶片的结构特点。
9. 以水稻为例，简要叙述禾本科植物叶片的结构特点。
10. 三碳植物与四碳植物叶片的结构特点有何异同？简要说明。
11. 分别举例说明叶的形态结构与生理功能及环境的统一性。
12. 什么是离层？植物的叶为什么会脱落？试解释其原因。

第七章 植物的适应性与整体性

第一节 营养器官的变态与变态器官

通常，植物的茎总是生长在地面以上，根则生长在地面以下。但是，有些植物的根、茎却不是如此，如莲藕是从泥中挖出来的，人们总误以为它是根，其实属于茎。在自然界，有些植物在长期适应特定的环境中，其营养器官或营养器官的一部分，在形态结构和生理功能发生了显著变异，成为可以遗传的性状，这种现象称为营养器官的变态。发生变态的营养器官称为变态器官。营养器官的变态是植物长期适应某种特殊环境的结果，经历若干世代以后，变异越来越明显，并成为该种植物的遗传特性。因此，变态是一种正常的生命现象。

一、根的变态与变态器官

根的变态类型依据生长的位置不同分为地下变态根和地上变态根两大类。

（一）地下变态根

1. 肉质直根

肉质直根 (fleshy tap root) 常见于二年生或多年生的草本双子叶植物，如萝卜、胡萝卜、甜菜和人参等植物都有一个肥大的肉质直根，其突出的功能是贮藏养分、躲避不良环境，条件适宜时繁衍自身。肉质直根由下胚轴和主根基部共同发育而成。肉质直根上部来自下胚轴，没有侧根；下部主体部分来自主根，具多列侧根。肉质直根肥厚多汁，根内薄壁组织发达，细胞内贮藏着大量的营养物质 (图7-1，图7-2)。

萝卜根的增粗主要是维管形成层的活动，次生木质部远比次生韧皮部发达。在次生木质部中，主要是贮藏大量养分的木薄壁组织细胞，导管少，没有纤维 (图7-3)。部分木薄壁细胞可以恢复分裂能力，转变成副形成层 (accessory cambium) (三生分生组织)，由此产生三生木质部 (tertiary xylem) 和三生韧皮部 (tertiary phloem)，构成三生维管组织，形成三生结构。

甜菜的肉质直根的增粗生长比较复杂，当维管形成层活动时，中柱鞘恢复分裂，产生副形成层 (又称额外形成层)，通过副形成层的分裂活动，形成具有大量薄壁组织的三生维管组织。以后再由三生韧皮部外侧薄壁组织产生新的副形成层，并形成新的维管组织。如此反复，三生维管束可以达到8~12圈，根据三生维管束圈数多少，特别是木薄壁组织的发达与否，可判断甜菜品种的优劣。

2. 块根

块根 (root tuber) 由不定根或侧根经过增粗生长发育而来，所以一株植物可以形成多个块根。块根的主要功能是贮藏养分和繁殖，如主要贮藏淀粉的木薯、甘薯，主要

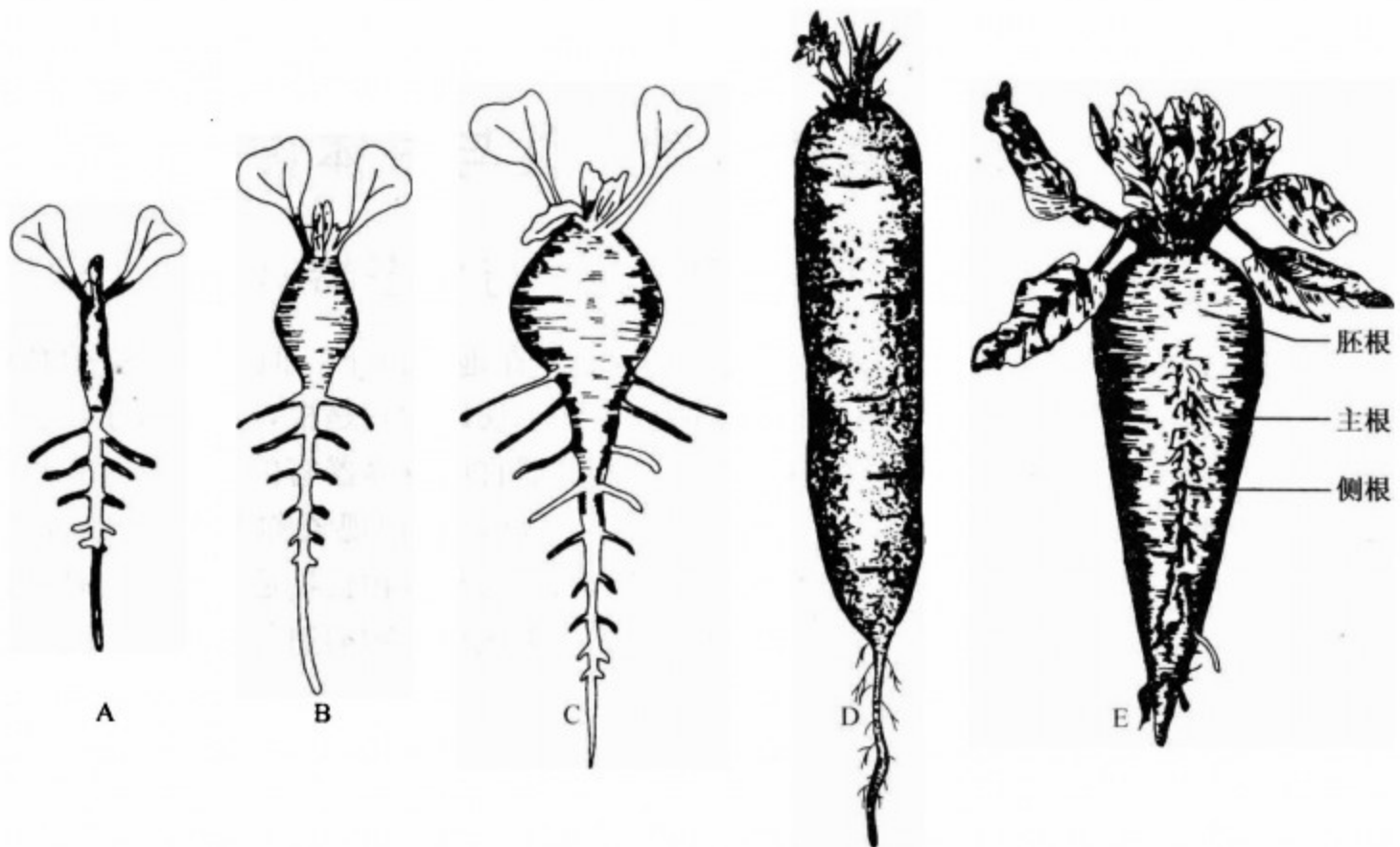


图 7-1 萝卜 (A~C)、胡萝卜 (D) 和甜菜 (E) 的肉质直根的发育过程

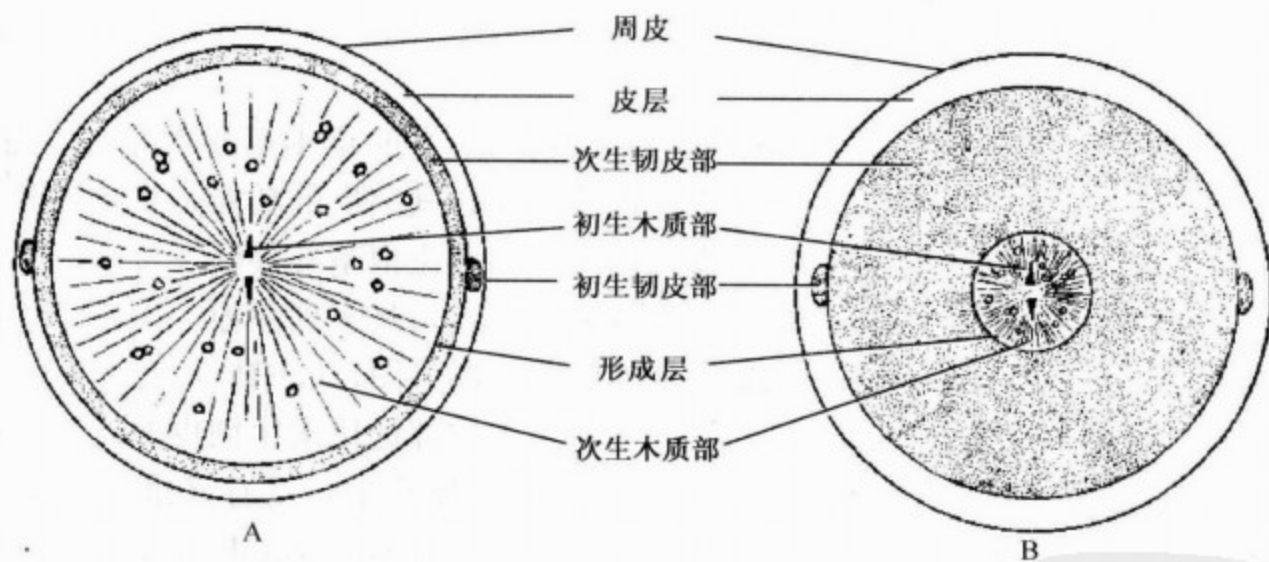


图 7-2 萝卜 (A) 与胡萝卜 (B) 肉质直根的结构层次比较

贮藏菊糖的大丽花 (*Dahlia pinnata* Cav.) 等。

木薯是不定根经过次生增粗生长而形成的肉质贮藏根。其形成过程与一般双子叶植物根的次生长相似。木薯块根的横切结构包括周皮、次生韧皮部、形成层、次生木质部和初生木质部几部分。次生木质部主要由薄壁细胞和少量分散的导管组成，薄壁细胞中贮存着大量的淀粉粒 (图 7-4)。

甘薯块根是不定根在初生长的基础上，维管形成层活动产生含有大量木薄壁组织细胞的次生木质部，此后，分散在导管周围的木薄壁细胞恢复分裂，转变为副形成层，形成三生结构 (图 7-5)。三生结构的薄壁细胞中贮藏大量糖分和淀粉，在三生韧皮部中还可形成乳汁管。随着维管形成层不断地活动，副形成层可多次发生、生长，使块根

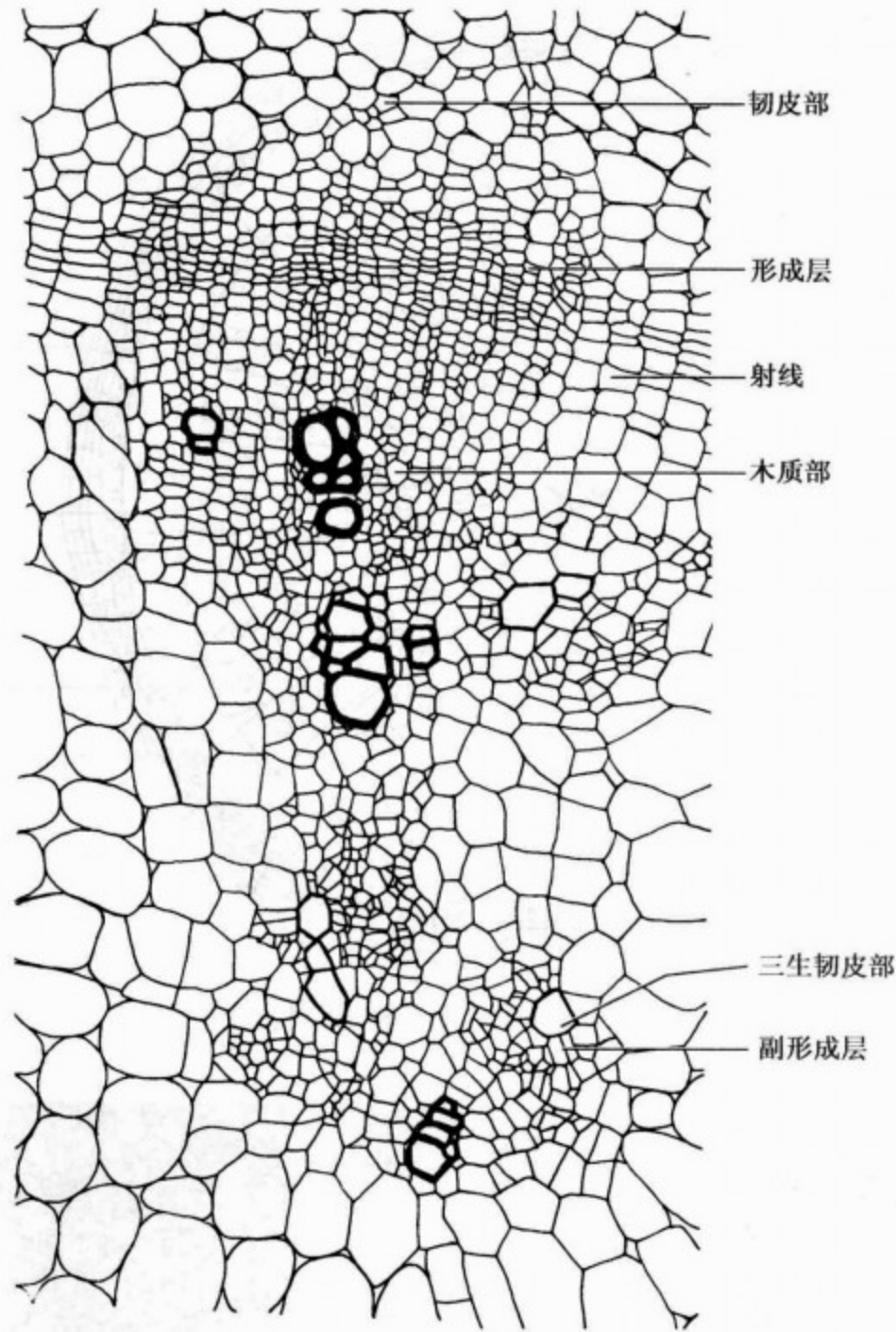


图 7-3 萝卜肉质直根的部分结构横切

迅速膨大。由于次生木质部中的导管分布不均匀，则各部位生长速度不同，使块根形状不规则。

3. 板状根

在热带雨林中，常见某些木本植物的基部，由粗大的侧根发育而来的扁平板状的根，称为板状根（buttress root）。板状根外露土面，有时高达 3~4m，对树木有较强的支持作用，并能抵御风雨的侵袭。

4. 呼吸根

一些生长在沼泽或热带海滩地带的植物所产生的一些垂直向上生长、伸出地面的根，这些根中常有发达的通气组织，可将空气贮存并输送到地下，供给地下根进行呼吸作用，这样的根叫做呼吸根（respiratory root），如水龙（*Jussiaea repens* L.）、红树（*Rhizophora apiculata* Blume）等。

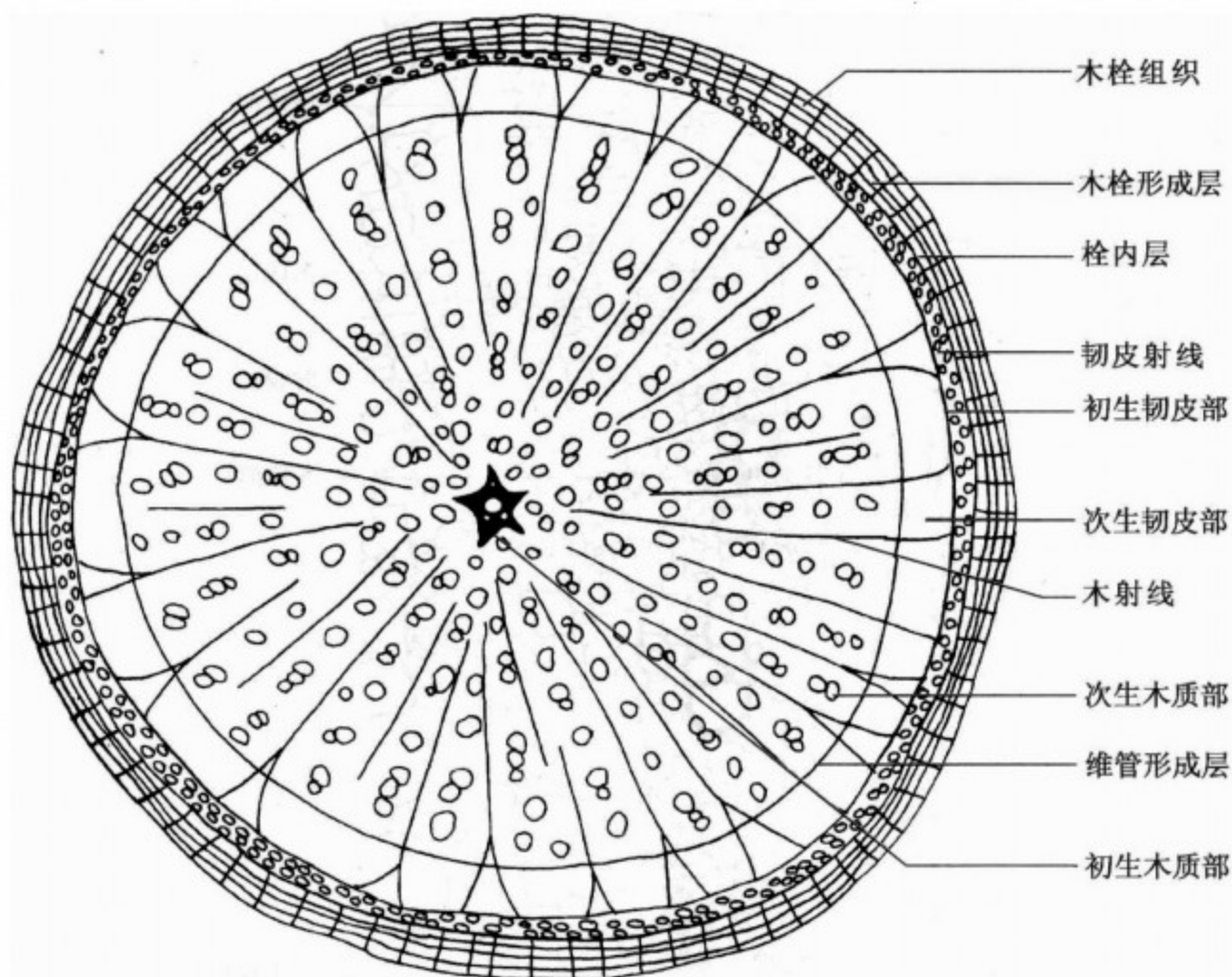


图 7-4 木薯块根横切结构

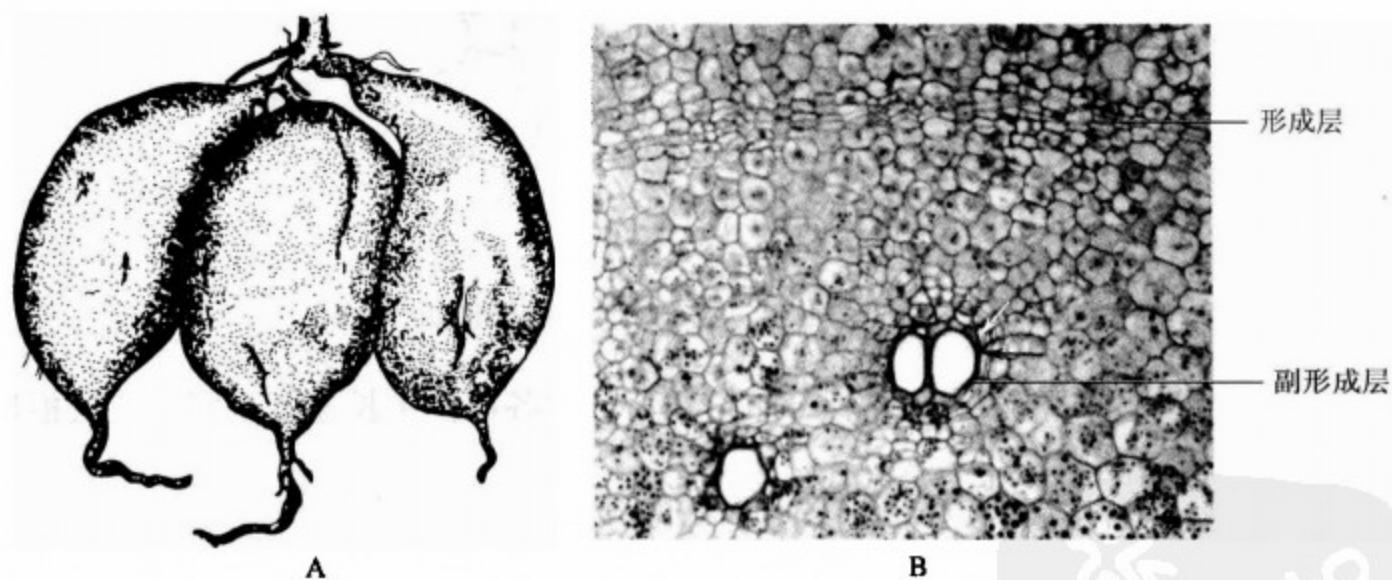


图 7-5 甘薯块根形态与部分结构

A. 块根外形 B. 部分结构横切

(二) 地上变态根

凡露出地面，生长在空气中的根均称为气生根（aerial root）。气生根根据其行使的生理功能不同，又可分为支柱根、攀缘根及寄生根等几类。

1. 支柱根

有些植物，常从茎节上生出不定根伸入土中，并继续产生正常的侧根，这些根不但

能从土壤中吸收水分和无机盐，而且显著增强了根系对植物体的支持作用，因此称这类根为支柱根（prop root）或支持根，如榕树、玉米等。

2. 攀缘根

藤本植物的茎往往细长柔软，不能直立，它们中有的从茎的一侧产生许多短的不定根，其先端扁平，且常可分泌黏液，易固着在其他植物的树干、山石或墙壁等的表面攀缘上升，这类气生根称为攀缘根（climbing root），如爬山虎 [*Parthenocissus tricuspidata* (Sieb. et Zucc.) Planch.]、络石 [*Trachelospermum jasminoides* (Lindl.) Lem.]、常春藤 [*Hedera nepalensis* K. Koch var. *sinensis* (Tobl.) Rehd.] 等。

3. 寄生根

寄生根（parasitic root）是寄生植物通过其不定根发育出的吸器伸入寄主植物的根或茎中以获取营养物质的结构。因此，寄生根又称为吸器。寄生根对寄主植物有害，如寄生于大豆等的菟丝子和寄生于向日葵等的列当（*Orobanche coerulescens* Steph.）等都属于恶性杂草（图 7-6）。

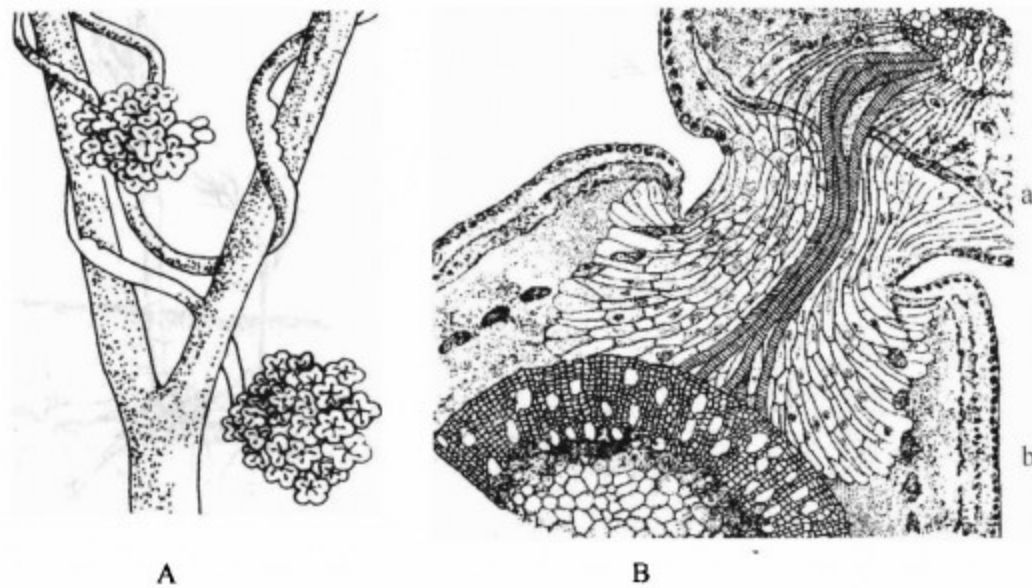


图 7-6 菟丝子寄生根

A. 缠绕在寄主上的菟丝子 B. 寄生根与寄主连接处横切结构
a. 寄生根部分横切 b. 寄主根部分横切

菟丝子的茎纤细柔长，缠绕寄生植物的茎、叶后，茎上生出许多不定根。不定根的先端首先形成一些菌丝状细胞，它们可以穿过寄主的表皮、皮层和维管组织，随后在其中分化出维管组织并与寄主的维管组织建立起联系，从寄主组织内摄取营养物质。

列当有直立的茎，但根不发育，形成吸器侵入寄主植物的根中吸取营养。其吸器细胞发育比较独特，成熟后原生质体消失，形成典型的管状分子，以纹孔与寄主细胞相连，从寄主体内吸取营养。

二、茎的变态与变态器官

茎的变态类型较多，按其生长位置，可将其分为地下变态茎与地上变态茎两大类。

(一) 地下变态茎

植株分布于土壤中的茎，称为地下茎。地下茎的形态结构常发生明显变化，但仍保持枝条的基本特征，如具有节、节间和残存的叶等，故与根不同。地下变态茎常贮藏大量的营养物质，为特殊的营养繁殖器官。常见的地下变态茎有根状茎、块茎、鳞茎和球茎。

1. 根状茎

根状茎 (rhizome) 是蔓生于土层之中，具明显的节与节间，叶退化为非绿色的鳞片叶，叶腋中的腋芽或根状茎的顶芽可形成背地性直立的地上枝，同时在节上产生不定根的一类地下茎，如莎草科的香附子 (*Cyperus rotundus* L.) 和禾本科的竹、芦苇、冰草 [*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.] 等植物的根状茎 (图 7-7)。

根状茎能存活一至多年，若因耕犁等外力被切断时，茎段上的腋芽仍可再生为新

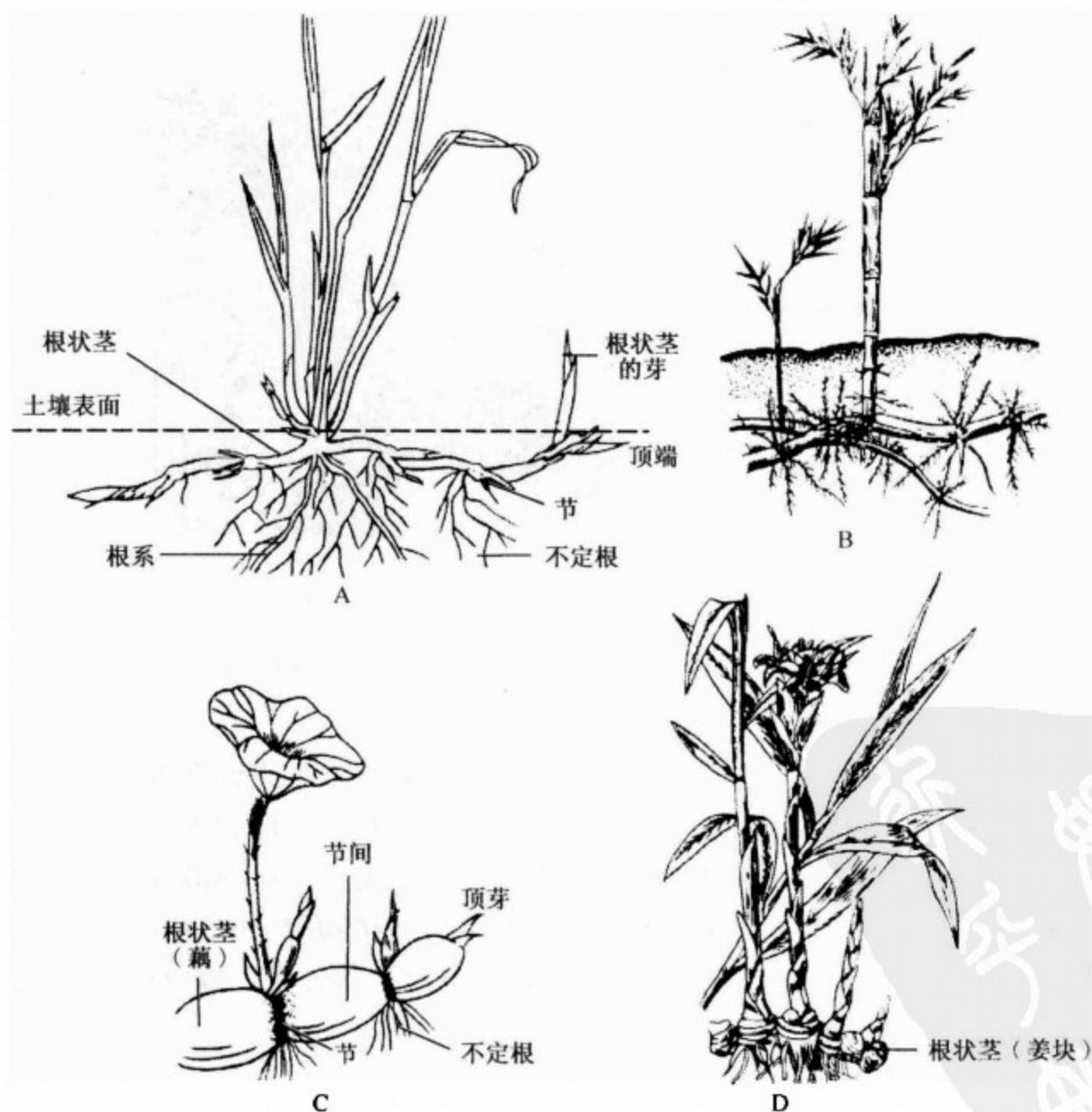


图 7-7 几种根状茎

A. 禾本科杂草 B. 竹 C. 莲 D. 姜

株，故这类杂草很难除尽。

姜与菊芋 (*Helianthus tuberosus* L.) 的根状茎短、肉质；莲的根状茎即为藕，其中具发达的通气道。这几种根状茎既是贮藏器官，同时也是营养繁殖器官 (图 7-7C, D)。

2. 块茎

块茎 (tuber) 是某些植物的顶芽节间短缩、呈不规则、块状膨大的地下茎。植物种类不同，块茎的形态也不同。块茎常肉质，能贮藏大量的营养物质，以度过不利环境，如马铃薯等。

马铃薯块茎形成于植物基部叶腋长出的入土匍匐枝顶端几个节与节间，经过特殊增粗生长而成，块茎顶端有顶芽，四周有许多作螺旋状排列的芽眼，每个芽眼内有几个芽，相当于腋芽和副芽。在块茎生长初期芽眼下方有鳞片，长大后脱落留下叶痕，称为芽眉。所以芽眼着生处为节，块茎实际上是缩短了节间的变态枝。成熟块茎的结构由周皮、皮层、维管束环、髓环区和髓等部分组成。表皮和皮层的最外层细胞变为木栓形成层，产生周皮和皮孔，覆盖于块茎之外。周皮的细胞层数及皮孔数因品种与环境等不同而异；皮层由贮藏组织组成，内含淀粉粒、蛋白质晶体；双韧维管组织呈筒状排列，外韧皮部与木质部均有发达的贮藏组织，少量的输导组织分散其中，形成层不明显；内韧皮部与髓的外层细胞共同组成环髓区，亦含大量贮藏组织；中央髓射线放射状，因细胞含水较多而较透亮 (图 7-8)。

3. 鳞茎

鳞茎 (bulb) 是节间极度缩短的地下茎，其上所着生的叶通常肉质肥厚，如百合科等植物常见的营养繁殖器官和贮藏器官。纵切洋葱鳞茎，可见其中央有一扁平、节间极短的鳞茎盘，其上有顶芽，将来发育为花序。四周有肉质鳞片叶重重包围着，它们贮藏着大量的营养物质。叶腋有腋芽，鳞茎盘下端产生不定根。可见，鳞茎是一种缩短了节间的地下枝条的变态 (图 7-9A, B)。

4. 球茎

球茎 (corm) 是肥短、呈球状的变态茎。荸荠、慈姑的球茎由根状茎的顶芽发育而成 (图 7-9C)；芋的球茎由茎的基部发育而成，球茎的顶端有粗壮的顶芽，有时还有幼嫩的绿叶生于其上。

(二) 地上变态茎

有些植物的地上茎也会发生变态，其类型较多，比较复杂，通常有下列几种。

1. 茎卷须

茎卷须 (stem dendril) 是茎的部分枝条特化而来的、呈卷须状的攀缘结构。茎卷须可分枝，以缠绕其他物体而攀缘生长，如黄瓜、葡萄等。

卷须的机械组织和输导组织均不发达，主要由薄壁组织组成。幼嫩的茎卷须感受力

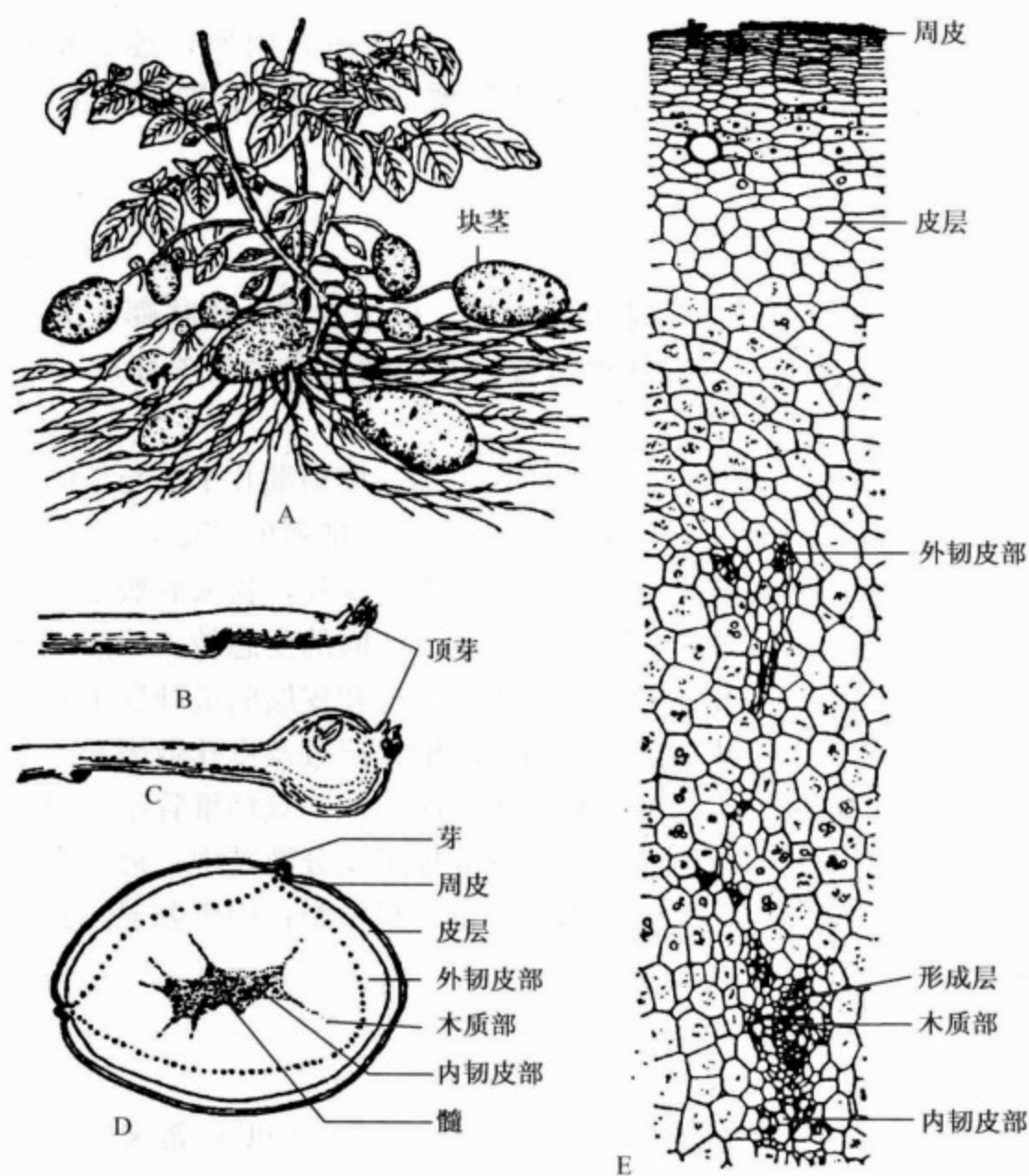


图 7-8 马铃薯的块茎

A. 植株外形，示地下部分的块茎 B, C. 地下茎端积累养料逐渐膨大形成块茎 D. 块茎横切面的轮廓图
E. 块茎横切面部分详图

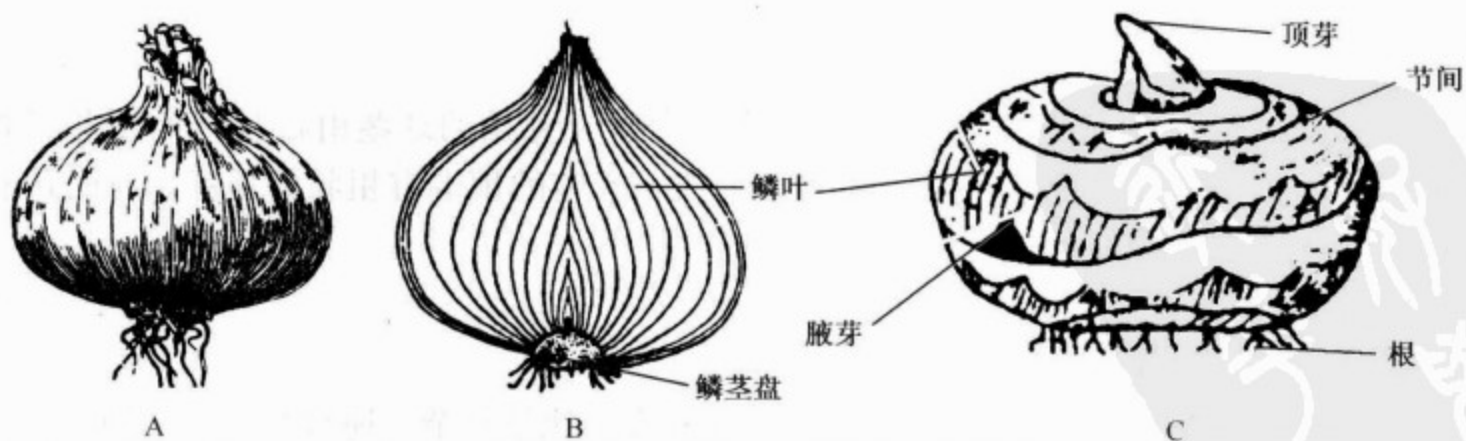


图 7-9 鳞茎和球茎

A. 洋葱鳞茎外形 B. 洋葱鳞茎纵剖面 C. 荸荠的球茎外形

敏锐，在接触支撑物后能在数分钟内作出卷曲、缠绕生长的反应，老的则失去卷曲反应能力（图 7-10A）。

2. 芽球、花球与茎刺

有些植物其顶芽肉质化肥壮，如大白菜（黄芽菜）（*Brassica pekinensis* Rupr.）等的顶芽是一个硕大的芽球，花椰菜等的顶芽成为巨大的花球，它们贮藏养分，有较高的食用价值；有些植物如火棘 [*Pyracantha fortuneana* (Maxim.) Li]、山楂、皂荚等的部分顶芽或腋芽变为刺（thorn），生于枝顶或叶腋内，有较好的保护作用（图 7-10 B, C）。

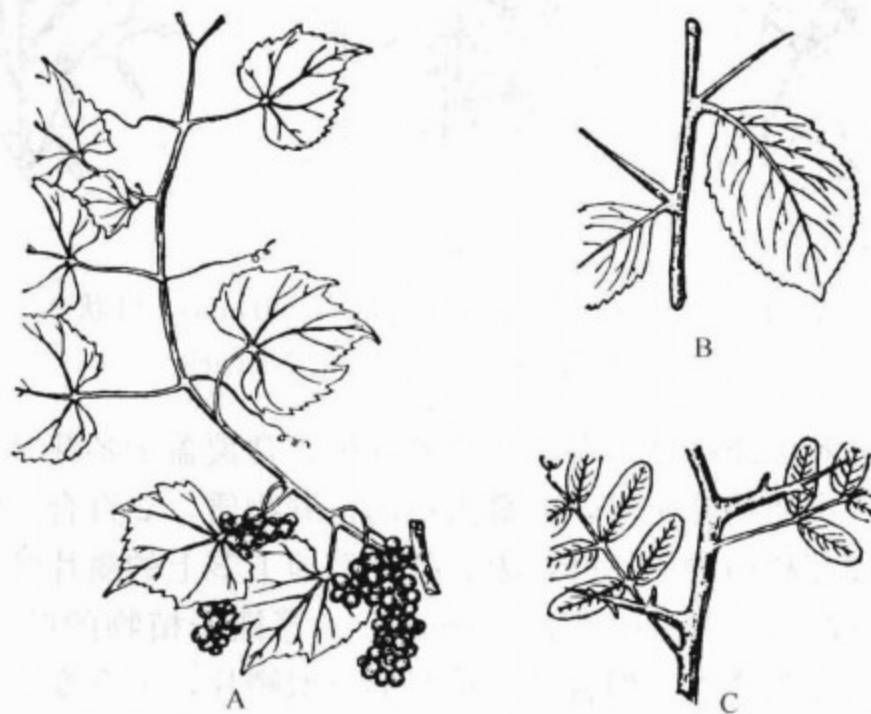


图 7-10 茎卷须和茎刺

A. 葡萄的茎卷须 B. 山楂的茎刺 C. 皂荚的茎刺

3. 肉质茎

有些植物在适应干旱环境的过程中，叶片高度退化或成刺状，其茎肥大多浆液，薄壁组织特别发达，适于贮存水分和养料，并能光合作用，这类变态茎叫肉质茎（fleshy stem）。肉质茎肥大、粗壮，常为绿色，如仙人掌类的植物（图 7-11A）。

4. 叶状茎

有些植物的叶退化或早落，茎变为扁平、绿色，行使光合作用的功能，这种茎称为叶状茎（cladode, phylloclade 或 cladophyll），如假叶树、竹节蓼、昙花、天门冬 [*Asparagus cochinchinensis* (Lour.) Merr.] 等（图 7-11B, C）。

三、叶的变态与变态器官

叶的变态器官类型主要有鳞叶、叶卷须、叶刺、捕虫叶、苞片和片状叶柄等。

1. 鳞叶

鳞叶（scale leaf）是叶特化或退化成的鳞片状叶。鳞叶一般不呈绿色。鳞叶可分为

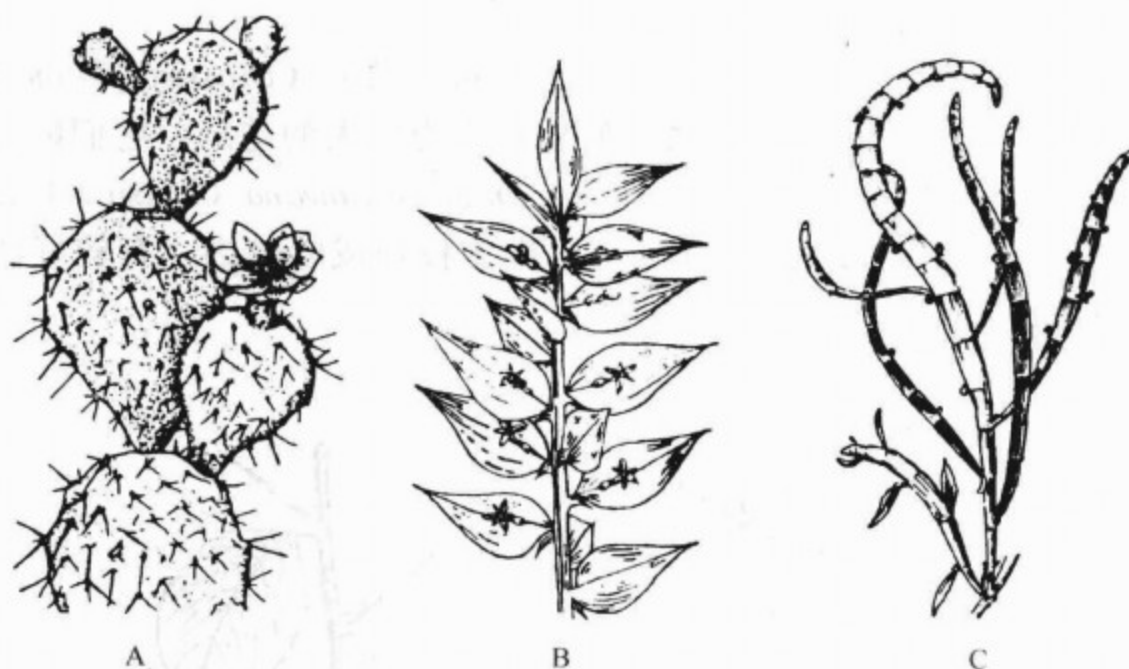


图 7-11 肉质茎 (A. 仙人掌)(依 Schumann)、叶状茎
(B. 假叶树 C. 竹节蓼)(依 Schenck)

革质鳞叶、肉质鳞叶和膜质鳞叶 3 种。革质鳞叶硬、常覆盖于冬芽外，呈褐色，保护着幼芽，又叫芽鳞片。肉质鳞叶肥厚，贮藏大量的营养物质，如百合、洋葱等鳞茎上的鳞叶。膜质鳞叶薄，如蓼科植物的托叶，姜、荸荠等地下茎上的鳞片叶等。

侧柏 [*Platycladus orientalis* (L.) Franco.] 等裸子植物的叶为绿色，主要功能为光合作用，也被描述为鳞叶，但含义是指叶形类似鳞片，不含变态意义。

2. 叶卷须

有些植物的叶，常常整个地或部分地变为纤弱、细长的须状结构，借以攀缘向上，充分接受阳光，这种由叶变来的卷须状结构称为叶卷须 (leaf tendril)，如豌豆羽状复叶的上端部分小叶变态成叶卷须 (图 7-12A)，菝葜的托叶变成卷须等。

3. 叶刺

叶刺 (leaf thorn) 是由叶或托叶变态而成的刺状结构，如仙人掌科 (Cactaceae) 植物肉质茎上的刺 (图 7-11A)、刺槐叶柄两侧的托叶刺 (图 7-12B) 和小蘗属 (*Berberis* L.) 茎上的刺 (图 7-12C) 等。虽然叶刺的来源不同，但它们都是叶的变态。

4. 捕虫叶

捕虫叶 (insectivorous leaf) 是一类利于捕捉昆虫的变态叶。含有捕虫叶的植物称为食虫植物。食虫植物的捕虫叶，其叶片或叶柄常形成囊状、盘状或瓶状的捕虫器结构，其中有许多能分泌消化液的腺毛或腺体，并有感应性。当昆虫触及时，捕虫器立即自动闭合，将昆虫捕获并消化吸收，如圆叶茅膏菜 (*Drosera rotundifolia* L.)、猪笼草 [*Nepenthes mirabilis* (Lour.) Druce] 等 (图 7-13)。

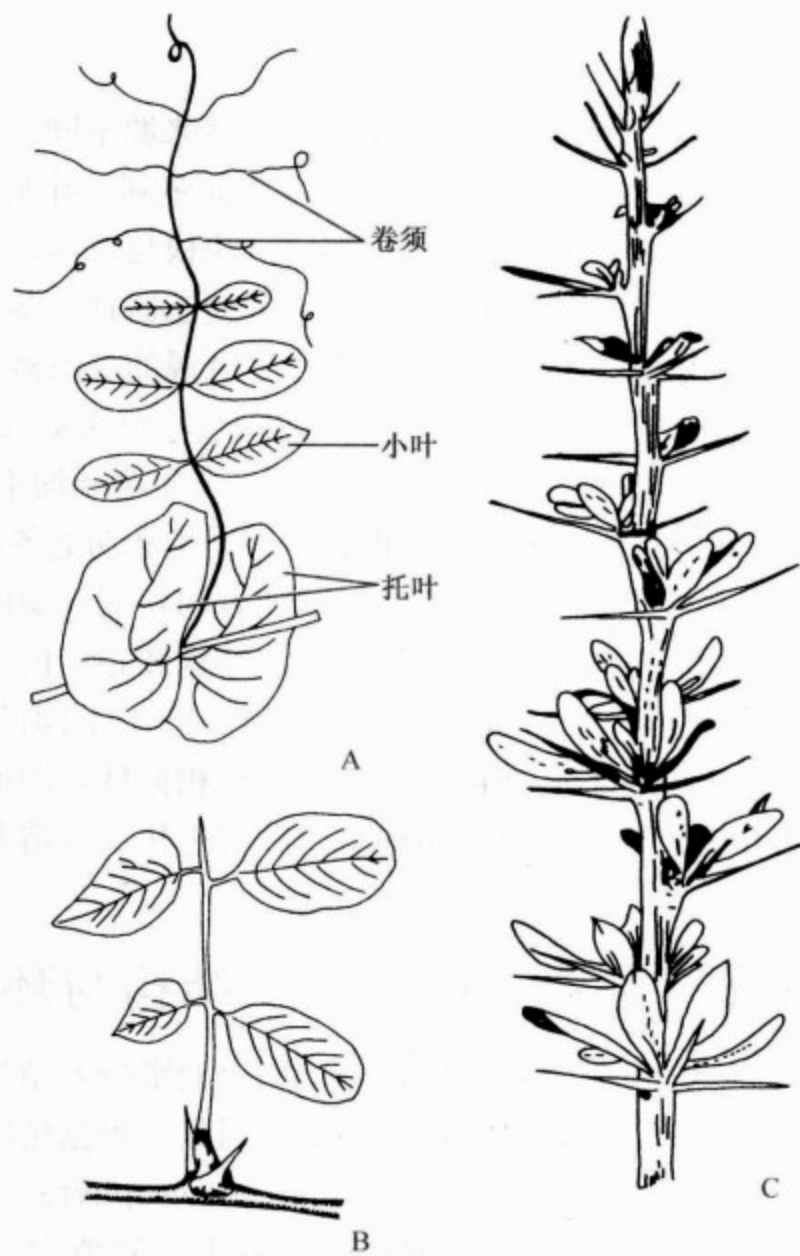


图 7-12 豌豆叶卷须 (A)、刺槐的托叶刺 (B) 和小蘗的叶刺 (C)

5. 苞片

苞片 (bract) 是被子植物的花序或花柄下的变态叶。苞片可有多种形状和色泽，即使是绿色，其形态也有别于正常的营养叶，如马蹄莲 [*Zantedeschia aethiopica* (L.) Spreng] 花序下的总苞片呈佛焰苞状，胡萝卜花序下的苞片呈叶状等。

6. 片状叶柄

片状叶柄 (phyllode) 是指有些植物的叶片退化，其叶柄扁平成绿色叶状体的变态叶，如台湾相思树 (*Acacia confusa* Merr.) 在幼苗期，具片状叶柄且叶柄上着生有正常的二回羽状复叶，以后小叶片退化，仅存叶状柄。



图 7-13 猪笼草捕虫叶

四、同功器官与同源器官

根据达尔文的观点，在各种不同的变态器官中，那些来源不同，但功能相同，形态结构相似的变态器官，称为同功器官 (analogous organ)，如茎刺、叶刺与皮刺，它们分别来源于茎和叶，均呈刺状，是具有保护功能的变态器官。块根与块茎，分别来源于不定根和地下茎，呈团块状或球块状，是兼有贮藏和繁殖功能的变态器官。茎卷须与叶卷须，分别来源于茎和叶，呈细丝状，是攀缘生长、获取更多生活资源的变态器官。此外，凡是来源相同，功能不同，形态结构不同的变态器官称为同源器官 (homologous organ)，如叶卷须、鳞叶与叶刺等，它们均由叶变态而成，但其形态结构和功能均不同。根状茎、块茎、鳞茎、茎刺等属同源器官，它们均来源于茎，但其形态结构和功能各不同。

在植物进化过程中，植物营养器官的变态，可朝着同功或同源两个方向发展。来源不同的器官，因长期适应某种环境、产生相似的形态结构和相应的生理功能，而逐渐发生同功变态；来源相同的器官，因长期适应不同环境、产生不同的形态结构和生理功能，而逐渐发生同源变态。同源器官在遗传机制上具有相似性，因而以同源器官为研究对象，研究变态发生的分子机制，对研究物种的起源与进化、改造并创造植物新器官及新种质有重要的理论指导意义。

第二节 植物营养器官的形态、结构与环境的关系

植物是在不同生境中形成和发展起来的，生境的改变影响着植物的发育与生长，水分和光照是对植物营养器官形态结构影响最大的生态因素。根据植物与水分的适应性关系，将植物分为水生植物 (hydrophyte)、中生植物 (mesophyte) 和旱生植物 (xerophyte) 三大类。旱生植物是指长期适应干燥缺水环境生长的植物，整株或植株的一部分长期浸沉在水中生长的植物叫做水生植物，中生植物是介于二者之间的植物，生活在既不太干旱也不过分潮湿或浸水的环境中。根据植物对光照强弱的适应性，把植物分为阳性植物 (sun plant) 和阴性植物 (shade plant)。阳性植物需要在阳光的直接照射下才能生长良好，不能忍受荫蔽。阴性植物适于生长在较弱的光照条件下，在全光照下光合作用反而降低，甚至受伤。

一、水生植物的根、茎、叶形态与结构

水生植物 (hydrophyte) 一般是指能够在有水的环境中生活的高等植物，是植物高度进化的又一表现形式。水生植物一般分为沉水植物、浮水植物和挺水植物三种类型。

(一) 沉水植物

沉水植物 (submerged plants) 是指整个植物体完全沉没于水中的植物。沉水植物往往根系少或无根系，如金鱼藻等，有些种类的根系无根毛 (如荇菜等)。这主要由于其茎叶表面的角质层或蜡质层薄，溶于水的养分能够不同程度地透过其表皮直接进入植物体内。另一方面，沉水植物通常没有机械组织的发育和分化或发育不完全，细胞的木质化、栓质化程度低，如苦草 (*Vallisneria spiralis* L.) 等。沉水植物细胞间隙大、排列疏松，通气组织发达、贯穿整个植物体，其内贮藏着大量空气，以适应少氧的水环

境，如穗状狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum* L.) 等；木质部、韧皮部结构细小、组成成分少，如水鳖 [*Hydrocharis dubia* (Blume) Backer] 等；沉水植物较少有次生长和次生结构的发育与分化。

沉水植物的茎大多数柔软而纤细、呈绿色，节间长，如眼子菜等；皮层较厚，细胞间有空隙、气室、通道或气腔，有的皮层中不出现厚角组织，如穗状狐尾藻等；沉水植物茎的中柱所占比例小，维管束不发达，体积小，如水鳖、伊乐藻 (*Elodea canadensis* Michx.) 等。沉水植物除韧皮部有发育良好的筛管，一般木质部仅有螺纹导管和环纹导管的分化，如毛柄水毛茛 (*Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bossche) 等，或没有导管的分化，如黑藻 [*Hydrilla verticillata* (L.) Royle]、金鱼藻等。此外，沉水植物缺少髓和髓射线的分化；水毛茛等沉水植物，茎的皮层中虽没有明显的通气组织，但茎的中央有一大气腔，维管束分散于大气腔之外，木质部中有气腔。沉水植物的叶柄不明显或很短，叶片线形、带状、丝状或很薄（如苦草、金鱼藻等），有的叶片呈羽状细裂（如狐尾藻等），有的叶片薄甚至透明（如伊乐藻等）。沉水植物的叶片表皮细胞外壁没有角质等疏水物质的沉积，细胞中一般有叶绿体；表皮上没有气孔（器）的发育或缺少具功能的气孔；叶肉组织没有明显的栅栏组织和海绵组织的分化，其内有明显而发达的气腔、气道等通气组织；多数沉水植物的叶脉中没有机械组织和明显的导管发育与分化（图 7-14）。

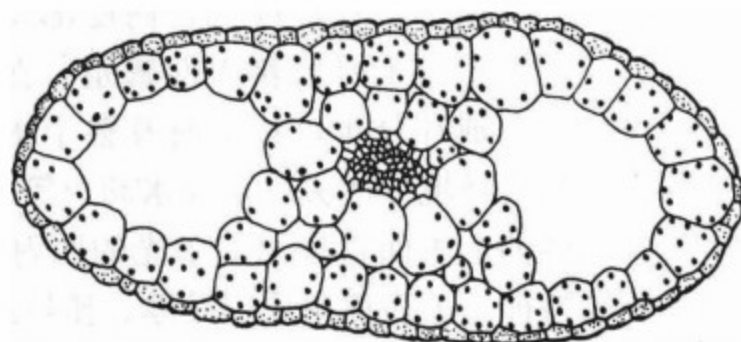


图 7-14 角果藻叶横切

综上所述，沉水植物根退化甚至消失，根、茎皮层中有发达的通气组织或胞间隙，叶片薄而纤细，细胞层数少，没有叶肉组织的分化，维管束和机械组织均不发达。

（二）浮水植物

浮水植物 (floatplant) 是指植株悬浮于水面上的植物，又称为漂浮植物。浮水植物的叶丛生，体形大小不一，须根系，根条数多少不一。浮水植物一般可分为漂浮植物和浮叶植物两类。漂浮植物均为体形小的草本植物，叶少而丛生，少根或具毛状根，如浮萍科 (Lemnaceae) 植物。有些漂浮植物的叶片或叶柄具有气囊，其根系发达，能使植物稳定于水中生长，当水少或干枯时，其根能扎入淤泥中继续生长，如水浮莲、水葫芦等。浮叶植物如睡莲、菱属 (*Trapa* L.) 等，根状茎横卧或细而直立，叶柄细长，叶常浮于水，或挺出水面，或聚生于茎的顶端，叶柄或叶片常有发达的气囊或通气组织。

浮水植物的根系特点与水生植物根的特征基本相同，即气腔发达，比例大，机械组织和木质部退化或发育程度低，韧皮部一般发育良好，不产生次生结构或次生结构不发

达。浮水植物有较强的净化水体的能力，是湿地生态系统中不可缺少的水生植物。

浮水植物茎一般节间极短，其表皮细胞分化程度低，没有气孔（器）的分布，少数浮水植物的茎有周皮的发育，但不木质化或栓质化。茎中的皮层组织比例大，很少有发达的机械组织，其内含多孔网状的通气组织，贮藏着大量的空气，有助于植物悬浮于水面，并能增强植株对水的机械应力。茎的中柱比例小，其木质部中的导管数目少，管壁木质化程度不高，甚至没有木质化的导管分化，如凤眼莲（图 7-15）等。

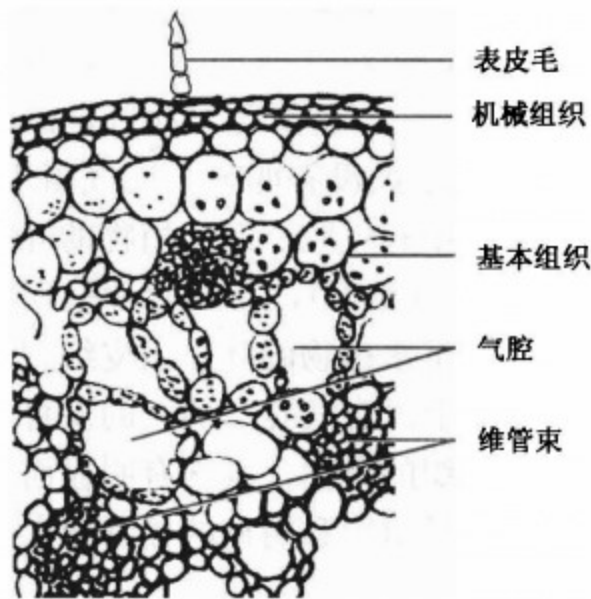


图 7-15 凤眼莲茎横切，示通气组织（金银根绘）

浮水植物的叶片呈盾形，宽厚。其上表皮细胞外壁厚、有角质膜或蜡质，具气孔（器），下表皮则不具备上述特点。叶肉细胞具栅栏组织和海绵组织的分化，但栅栏组织细胞小、细胞层数少，一般只有 2~3 层，且在叶肉中所占比例小，栅栏组织是主要的同化组织。海绵组织所占比例大，常为栅栏组织的 2~5 倍，其中具有发达的通气腔、通气道。有些植物还具有形态各异的星状细胞，有较强的支撑和保护叶肉组织的作用，这是对水生环境的一种适应性，如睡莲、凤眼莲等。浮水植物的叶脉细小，分散于海绵组织之中，木质部发育程度低，韧皮部发育完好。浮水植物的繁殖主要依赖无性繁殖，在富营养水体中，极易成片分布，甚至遍及整个水域，影响交通和水体

生物的生长与分布，堵塞河道，污染环境形成灾难，如水葫芦等。

漂浮植物的叶浮于水面，其叶的上表面直接承受阳光的照射，下表皮浸没在水中，所以上下表皮细胞呈明显不同的特征。上表皮角质层较厚、栅栏组织排列紧密等适应干旱的结构特征，下表皮无气孔且角质层薄、通气组织发达等适应水生生活的结构特征。这种叶片的上下两面朝着相反特征的方向发展的现象，表现了植物的叶在形态结构方面的高度适应性。

水生植物的沉水叶，因环境中光照及气体不足，形态结构特征主要朝着有利于接受阳光以及获得必需的气体方面发展。叶片通常较薄，有些则裂成丝状。在结构上，角质膜很薄或没有，无气孔。表皮细胞壁很薄，具叶绿体，物质的吸收、气体交换和光合作用等均可在表皮细胞内进行。叶肉不发达，无栅栏组织和海绵组织的分化，细胞间隙较大，有气室形成。机械组织不发达，维管组织减少，木质部甚至全部退化，这些结构特征均与水中生活相适应。

综上所述，浮水植物的特点是：根、茎、叶中有开放型的通气组织系统。叶浮于水面，为异面叶，气孔分布于叶的上表皮中，上表皮有蜡质或角质膜。叶肉有栅栏组织和海绵组织的分化。维管束和机械组织不发达，但较沉水植物完善。

（三）挺水植物

挺水植物（emerged plant）是指植物的根和部分茎生长在水下底泥之中，茎、叶挺出水面生长的植物。挺水植物常分布于 0~1.5m 的浅水区，是陆生植物与水生植物

的过渡类群，如香蒲、芦苇等。挺水植物的根、茎、叶内部结构特征与浮水植物相似。例如，根尖通常没有根冠，根的皮肤、茎的基本组织（参见第六章）和叶鞘（参见第七章）等结构中都有发达的通气组织等，以适应水、湿生环境（图 7-16）。

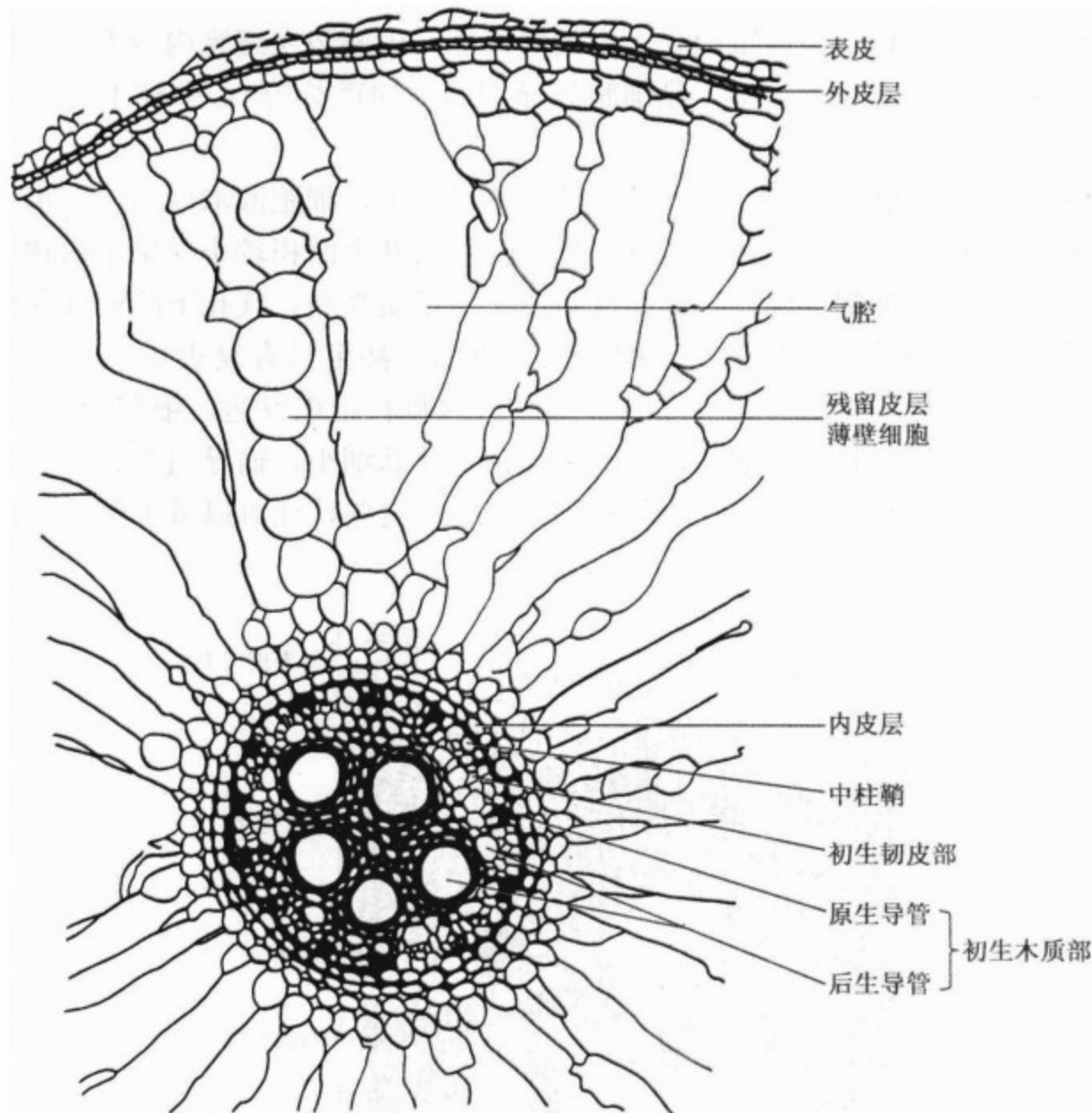


图 7-16 水稻老根横切（示通气组织）

二、旱生植物的根、茎、叶形态与结构

旱生植物通常是指能在长期缺水环境中正常生长发育的一类植物。尽管旱生植物所处的环境复杂，但其根、茎、叶形态结构特点及其对旱生环境的适应性表现相对一致，如肉质多浆、卷叶和叶片厚革质等。

旱生植物的共同点是：植株体形矮小、茎叶表面积与体积比小，根系发达，如甘草等；或不发达，如仙人掌类等。茎常肉质或肉质化、多浆质，多绿色，有“同化枝”之称，如梭梭、仙人掌类植物等（图 7-11）。叶主要朝着降低蒸腾和贮藏水分两个方面发展。叶常不发达，小而厚，常密被茸毛，或退化成鳞片状、膜状，如草麻黄（*Ephedra sinica* Stapf.）、梭梭等，或肉质化肥厚的草本植物，如中华芦荟、猪毛菜等。

解剖结构观察表明，旱生植物的根，有发达的周皮，其木栓层高度木质化、栓质

化，皮层薄、内皮层明显有凯氏带增厚，木质部发育充分、输导水分的能力强，如甘草等植物。

旱生植物的茎绿色，是光合作用的主要器官，甚至是唯一器官，如木麻黄。表皮细胞外壁特别厚、角质膜发达，气孔（器）深陷，形成纵沟；皮层比例大，细胞排列紧密，外围一至数层厚角组织细胞内含丰富的叶绿体，内侧数层细胞内液泡大，构成储水组织；有些种类还具有黏液细胞、晶细胞等异细胞（如芦荟等）；中柱木质部小，髓射线狭窄，有髓细胞等。

旱生植物，多具肥厚的肉质叶，有发达的储水组织，细胞液浓度高，保水力强。叶表面积与叶体积比值小，即同体积的叶，旱生植物的叶表面积较小。旱生植物的叶一般没有叶柄，叶片表皮细胞壁厚，外壁高度角质化，革质光亮，气孔下陷成气孔窝、气孔沟，有时气孔窝内还丛生表皮毛，以抑制水分蒸腾，甚至具有复表皮，如夹竹桃（图 7-17）、印度胶树（*Ficus elastica* Roxb.）等；叶肉栅栏组织发达，细胞大、排列紧密，内有大量的储水组织细胞和异细胞；有的多浆植物叶脉细小，输导组织、机械组织不发达；有些旱生植物的叶具有发达的叶脉和机械组织。这些特征可以减少蒸腾或使蒸腾作用滞缓以抑制水分散失，适应干旱环境。

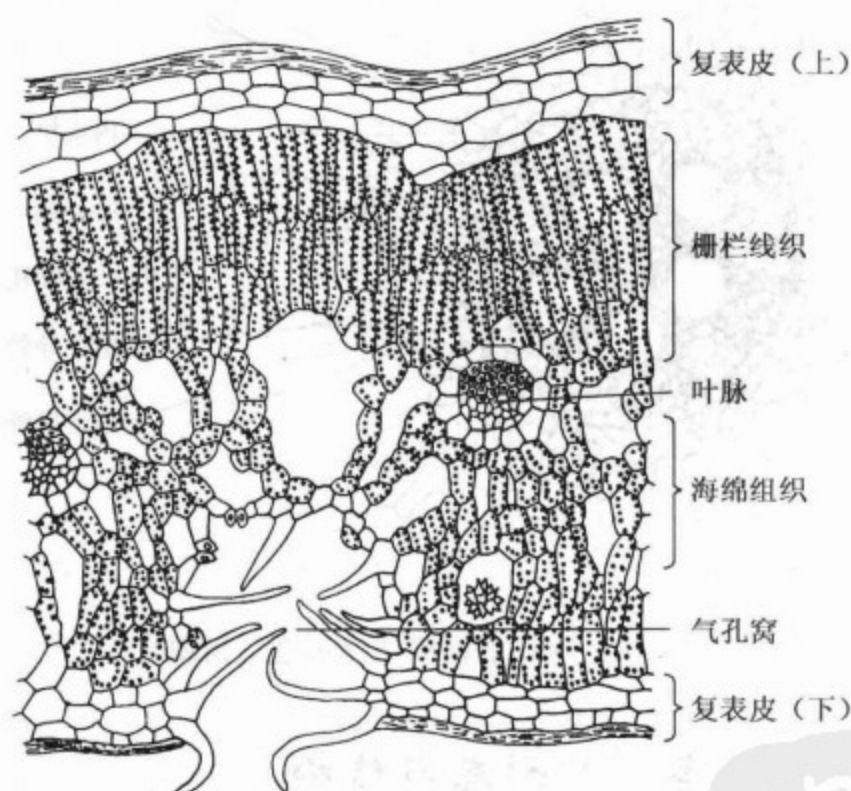


图 7-17 夹竹桃叶纵切示旱生结构

三、阳地植物与阴地植物叶的形态与结构

阳地植物（heliophyte）是在阳光充足地带生长的植物。阳地植物的叶受光、受热较强，因而它们的叶趋向于旱生植物叶的结构特征，一般叶片较厚、较小，角质膜厚，栅栏组织和机械组织发达，叶肉细胞间隙较小。但阳地植物不等于旱生植物，有些阳地植物为水生。

阴地植物（shade plant）是指耐阴性强，分布于阴地环境的植物。阴地植物因长期处于荫蔽条件下，其结构常倾向于水生植物的特点。叶片一般大而薄，角质膜薄，表皮

细胞中也常含有叶绿体，可利用散射光进行光合作用；栅栏组织不发达，细胞间隙较大，海绵组织占据叶肉的大部分空间，叶绿体较大。

在同一生境条件下，同一植株其顶部的叶和下部的叶，在结构上也存在着一些差异。越近顶部的叶或向阳一侧的叶，越倾向于旱生植物叶的结构，而下部的叶或生于阴面的叶则倾向于阴地植物叶的结构。

四、不同逆境下植物的形态、结构与适应性

逆境是指一切不利于植物正常生长发育的环境或条件，人为践踏、营养元素缺乏、重金属污染、极端温度、病虫害影响等均不利于植物的生长发育，但植物可忍受一定强度或范围的不良环境条件，并在其形态生理上产生一定的适应性变化。

生长在人为活动频繁的砖石缝隙中的地锦 (*Euphorbia humifusa* Willd.)、拟漆姑 [*Spergularia marina* (L.) Griseb.] 等，因长期受到人为踩踏、挤压，形成不同的生态类群。与较少或不受人踩踏的同类植物相比，被踩踏的植物节间细短，机械组织、维管组织发达，叶片短小，叶色深绿，花器官小，开花、结实、种子成熟脱落早等。

植物个体重演植物系统进化的历程，植物内在的适应水生的基因在进化中保留下来，一旦环境适宜，水生基因又能重现植物的表型特征，或其生理生化也会发生相应的改变。例如，发达的通气组织的形成、根毛的退化，薄壁组织更为发达，持氧能力增强等。根据这一原理，陆生植物种子或种苗可在含氧丰富的浅水层或营养液中萌发、生长，并逐渐在其根中诱导形成通气组织而适应于水中生根、生长。旱“花”水培的榕树、黄杨 [*Buxus sinica* (Rehd. et Wils.) Cheng]、桃、茉莉花 [*Jasminum sambac* (L.) Ait.] 等众多植物的水盆景艺术品已商品化、产业化。

此外，中生植物 (mesophyte) 是指不能忍受严重干旱或长期水涝，只能在水分条件适中的环境中生活的一类植物，绝大部分陆生植物皆属此类。小麦当其生长在水湿条件下，根细长、侧根发生相对较多，且根的部分皮层细胞解体形成通气组织，进一步适应水、湿生境 (图 7-18)。当其生长在较为干旱的土壤环境中，则根毛发达，根系褐色粗壮，皮层中外皮层细胞层数多，多发育成厚壁机械组织。矿质元素在植物生长发育中起着重要作用。

矿质元素过多对植物有毒害作用，矿质元素过少又引起植物营养不足，产生缺素症状。植物缺氮时，叶片从下部起逐层变黄甚至枯死。缺磷时叶色变深，呈蓝绿色甚至紫色。缺钾时叶色浅绿，在叶尖、叶缘及脉间叶肉上产生褐色枯斑甚至局部枯焦。又如缺铁则新叶失绿。土壤中某些元素过多，植物也会受到毒害。微量硼能促进植物开花结实，但如土壤中含量过多，植物缺硼或吸收过量，植物就会生长缓慢，形似“侏儒”，甚至死亡。重金属毒害的另一症状是根系短

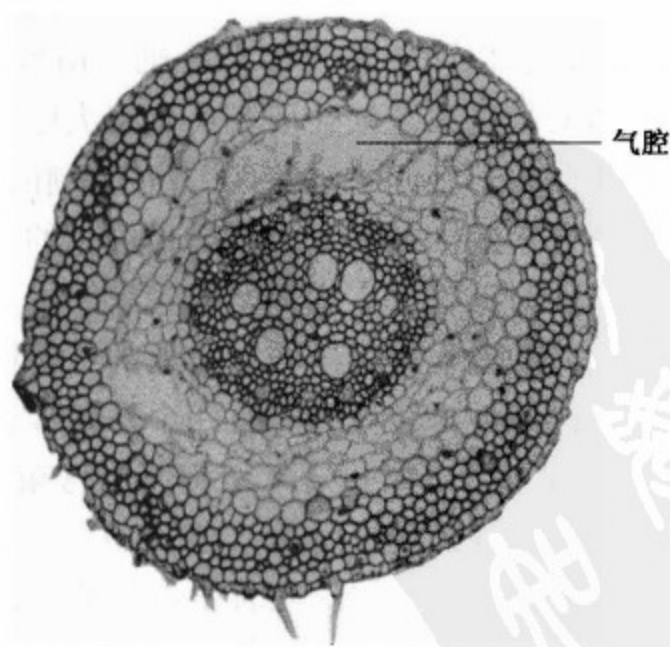


图 7-18 水湿条件下生长的小麦根横切 (金银根摄)

小根尖膨大成棒槌状，进而植株生长受阻。叶片上的症状有助于生理诊断、合理管理。

第三节 营养器官间结构的整体性

一、根、茎、叶维管系统的联系

植物的器官是其长期适应环境进化发展起来的，是植物体高度复杂完善的标记，是自然选择的结果，器官间形态结构、功能各异，共同协调完成植物体的生命活动过程。但被子植物各器官间又是密切相关的，它们彼此贯通、紧密联系，表现出植物体结构上的整体性。

(一) 根、茎维管系统的联系

种子萌发时，胚轴的一端发育为主根，另一端发育为主茎，二者之间通过下胚轴相连。然而根的维管组织的特点（即间隔排列和外始式木质部）与茎的特点（外韧维管束的环状排列和内始式木质部）明显不同。所以，在根、茎的交界处，维管组织必须从一种形式逐步转变为另一种形式，发生转变的部位称为过渡区，一般是在下胚轴的一定部位。

关于被子植物，特别是双子叶植物根茎间初生维管组织连接转换的问题，普遍接受的理论是由 Eames 和 Mac Danies (1947) 提出的“根、茎间过渡区位于植物幼苗系统中的下胚轴”学说，该学说把幼苗分成根、下胚轴、子叶节和上胚轴等部分，认为植物根茎间的“过渡区”为下胚轴，维管组织的转变与重构起始于下胚轴的基部，经过下胚轴的中部、上部而终止于子叶节。现行的植物教科书大多引用这种观点。而 Esau 等 (1953, 1977) 通过对毛茛科一些属植物幼苗发育的研究，提出“子叶节学说”，该学说把幼苗分成“根—下胚轴—子叶”和“上胚轴—苗”两个单位，主张下胚轴只是根—子叶过渡区，而与茎无关，它与上胚轴之间的连接是介于一种轴维管系统和一种与叶子的发育有关的维管系统之间的连接。他们认为根、茎两种器官维管组织的转变是以子叶节区为中心、以两条路线即上胚轴—苗区、下胚轴—根区分别演化。这个新理论成立与否，将对植物系统演化研究产生很大影响。

主张根、茎间“过渡区”位于下胚轴的学者认为：根的木质部外始式星状中柱是最原始的，茎的内始式真中柱是最进化的。维管组织在下胚轴部位发生，由根部向茎部转变。转变时维管柱有增粗，维管组织中木质部或韧皮部，或两者都发生分叉、旋转、靠拢和合并的变化过程。转变之后的维管组织在根茎间就建立起了统一联系。

以四原型根转变为具有四个外韧维管束的茎为例，每个维管束的木质部分为二叉，顺势转向 180° ，每一分叉与相邻维管束的一个分叉汇合，并与邻近的韧皮部一起构成茎中的一个外韧型维管束（图 7-19）。

主张根、茎间以子叶着生点（节区）为中心、维管组织转变沿子叶节、根端，子叶节、茎端两条路线进行的学者，认为子叶节区中始式单中柱是最原始的，分别向外始式星状中柱和内始式真中柱转变与演化。关于根茎初生维管系统之间的连接以及与子叶的关系，大部分研究者认为转变区域是根和茎这两种轴器官之间维管组织发生转变、相互

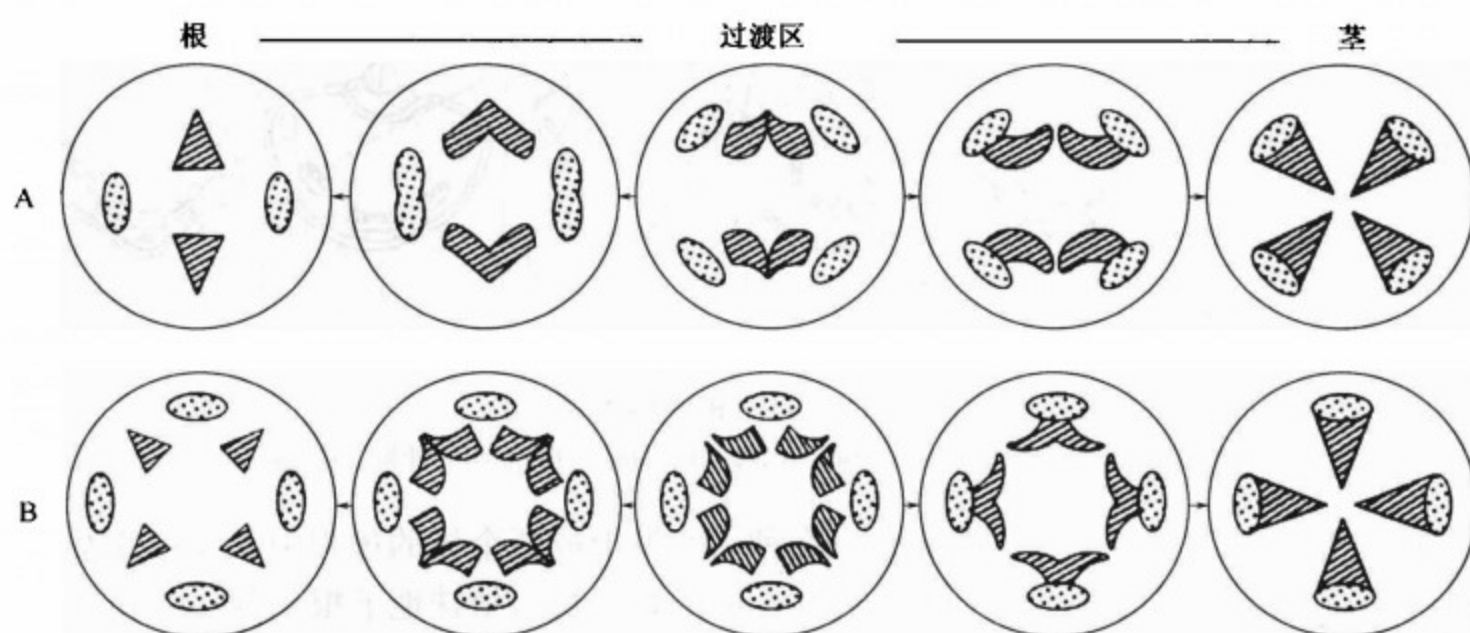


图 7-19 根茎过渡区（胚轴）中柱横切面结构简图，示根、茎维管束的转换与联系

A. 菜豆等植物维管的转变 B. 棉花等植物维管柱的转变

连接的区域。但由于茎中的初生维管组织可以认为是叶迹及叶迹延伸的综合，转变区域应被看作是轴维管系统与叶迹维管系统之间的连接。

植物根、茎间“过渡区”及其维管组织的转变与联系的研究既要分析“过渡区”维管组织的结构，也要考虑到植物形态演化、个体发育及系统发育等诸多事实依据。下胚轴为根茎过渡区的理论虽形象地解释了一些植物“根—茎”维管组织的转变与联系。但是，对根、茎初生结构较为复杂的植物则显得束手无策，同时也与植物系统发育中茎比根出现的早这一事实相矛盾。“根、茎间具有以子叶节为中心、形成‘上胚轴—茎’、‘下胚轴—根’两个过渡区”的理论显然综合了植物个体发育及系统发育的诸多事实，并有某些植物的“过渡区”解剖观察结果为依据。但是，这个理论还应对多种植物“过渡区”的结构观察结果分析之后继续完善与充实。

（二）茎、叶间维管系统的联系

在植物体中，维管束最初由下胚轴进入到子叶节，或由上胚轴进入到第一叶、继而进入到各叶内，其发生特点基本规律是：维管束先旋转、交叉、增粗和合并后，再发生分离，分别进入到下一节间和所在节部的腋芽与叶柄内。进入腋芽的维管束的发育、分布和结构特点与主茎相似；进入到叶内的维管束，如是外韧型维管束，其原本位于内侧的木质部则在进入叶内后，木质部总是朝向叶片的上（内）表面或叶结构的上表皮一侧，而韧皮部则总是位于朝向下（外）表皮或叶结构的下表皮一侧。当叶脱落后，在茎节处总是可见到叶片脱落后留下的疤痕称为叶痕（leaf scar）；而叶痕内分布的斑点，则是由茎进入叶柄的维管束断裂后留下的痕迹称为叶迹（leaf trace）（图 7-20）。

二、植物体局部与整体的统一性

（一）个体发育组成上的独立性与统一性

如前所述，组成植物体的根、茎、叶在形态结构和生理功能上是相对独立的，而各

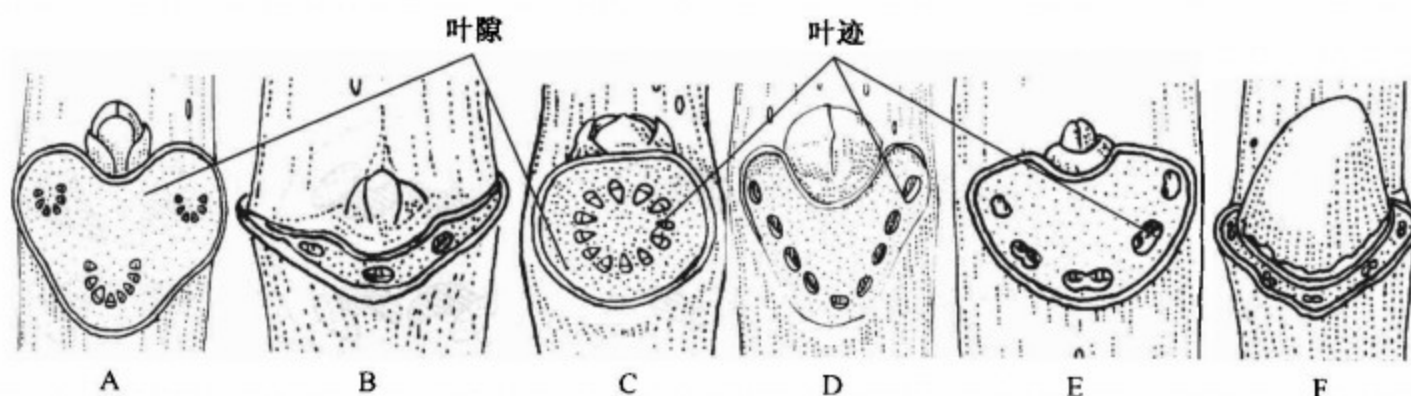


图 7-20 叶痕的不同类型

A. 核桃 B. 粉叶复叶槭 C. 金叶美国梓 D. 臭椿 E. 加州七叶树 F. 悬铃木

部分的发生生长又可能是同宗同源的。在种子萌发形成新个体的过程中，胚芽的发育生长形成新植株地上部分的茎、叶系统，胚根的发育生长与植株地下根系的形成和分布特性密切相关，胚轴连接胚芽、胚根，参与新个体茎的发育与组成，子叶或参与新个体的形成，或在新个体的发育初期提供营养、调节其生长。胚芽、胚根、胚轴、子叶四部分共同组成一个完整的胚，它们均来自于受精卵的发育和分化。从受精卵到新一代的个体的形成，是一个系统和整体发育的过程。

从组织系统的角度看，植株的根、茎、叶各组成部分，均是由皮组织系统、基本组织系统和维管组织系统三部分共同组成的。组成叶的表皮、叶肉和叶脉，组成根、茎的表皮、皮层和中柱等分别属于组织系统中的皮组织系统、基本组织系统和维管组织系统，且其组成各组织系统的细胞来源、形态结构特征和所承担的生理功能等都有其相对的一致性和独立性。例如，皮组织系统位于植株的表面，抵御和适应外界环境，保护、协调和稳定植株代谢过程中的内外环境，最大限度地保证植株正常生长代谢。基本组织系统与植物营养物质的吸收、同化和贮存等有直接关系，既保持与外界环境的密切联系，又需要借助于其他组织系统不断地将合成和积累的产物重新分配到植物所需要的部位。因此，维管组织系统就成了植物内部营养物质长距离运输与再分配必不可少的结构部分，同时还兼有支持和巩固植物体等的重要生理功能。

如前所述，组成植物体的根、茎、叶在其形态结构和生理功能上是相对独立的，而各部分的发生生长又可能是同宗同源的（图 7-21）。

（二）营养器官间生理功能的独立性与统一性

在被子植物的生活过程中，根系从土壤中吸收的水分必须通过幼根的表皮、皮层，进入根的中柱，借助于木质部的导管直接进入茎和叶，并在叶内扩散，大量的水分经由气孔蒸腾散发到大气中去，溶于水的无机盐和其余的水分则在植物体内被分配利用。因此，根系的吸水活动与茎的输导和叶的蒸腾作用密切相关（图 7-22）。

叶是植物光合作用的重要场所。叶片进行光合作用，合成和积累同化产物，部分供给叶自身的消耗，大量的养分则通过贯穿于整个植株的韧皮部中的筛管等由叶运往茎、芽、花、果实、种子和根系，或其他特定的贮藏器官，供其生长发育利用或贮存。

因此，植物体内进行的养分的吸收、合成、运输、利用和贮藏的过程是植物体内各组织或组织系统协同行使生理功能的过程。在植物体正常生长、代谢和遗传的过程中，

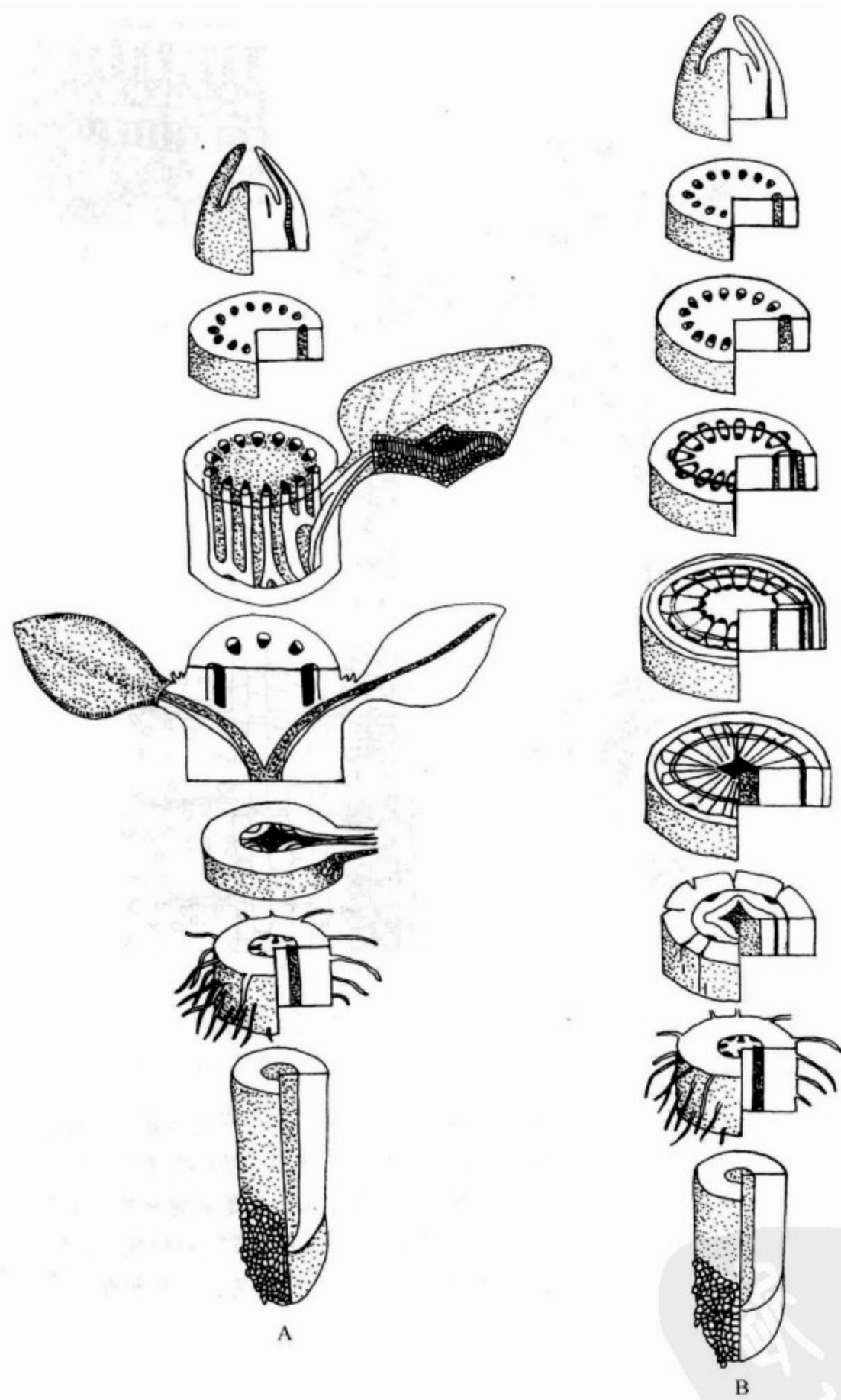


图 7-21 双子叶植物体的初生结构 (A) 与次生结构 (B)

植株的形态结构和生理功能间达到了高度的统一性。

总结与复习

在植物适应环境的过程中，有些植物营养器官的形态结构和生理功能都发生了显著变异，并且这种变异能够稳定地遗传下去，成为物种的特性，这种现象称为营养器官的变态，发生变态的器官成为变态器官。根、茎、叶都具有多种变态器官类型。

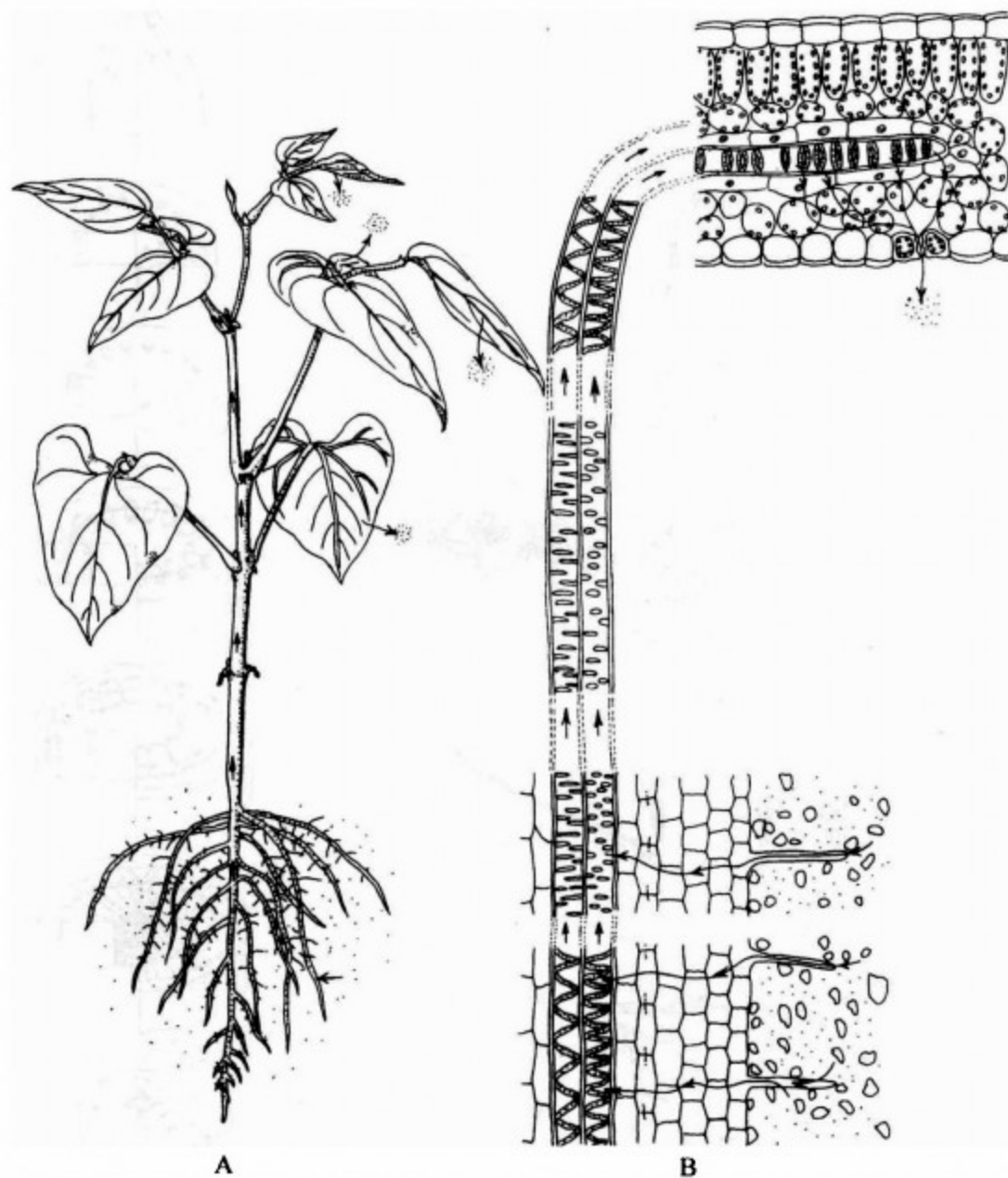


图 7-22 植株营养器官间的功能一体化

A. 植株 B. 植株吸水、输导水分和蒸腾失水的相关结构示意图

凡外形相似、功能相同、但形态学上来源不同的变态器官，称为同功器官。例如，茎刺、叶刺和皮刺，茎卷须和叶卷须，块茎和块根等都属于同功器官。反之，外形与功能有差别，而形态学上来源相同的营养器官，称为同源器官，如茎刺、茎卷须、根状茎、鳞茎等，都是茎的变态，属于同源变异。

根、茎间维管组织系统的过渡与转换区有“下胚轴”和“子叶节”两种观点，多数学者支持“下胚轴”之说，认为根茎维管组织在下胚轴区段发生初生木质部的分叉、旋转和合并，完成星状中柱向真中柱的转变和联系。

练习与思考

1. 什么是变态？什么是同功器官、同源器官？分别举例说明。
2. 植物的根、茎、叶常形成哪些变态类型？分别举例说明。
3. 肉质直根是如何发育形成的，其结构特点是什么？
4. 什么是块根？块根的发生和结构特点是什么？
5. 寄生根是如何形成的？其结构特点是什么？举例说明。
6. 什么是块茎？块茎是如何发生的？其结构特点如何？
7. 根、茎间维管束是如何转化和联系的？试简述其特征。

第八章 花的形态与结构

被子植物的有性生殖是植物界中最进化、最高级的繁殖方式。被子植物在经历一定时期的营养生长后进入生殖生长，在植株的一定部位形成花芽，然后开花、传粉、受精，产生果实和种子。花是被子植物所特有的繁殖器官 (reproductive organ)，是形成雌、雄性生殖细胞和进行有性生殖的场所。被子植物开花结实，形成果实和种子，传播和繁衍后代，使物种得以延续 (见第九章)。果实和种子是很多农作物的主要收获对象，且与植物的遗传育种密切相关。因此，要认识被子植物的生殖规律，首先必须弄清其花的发育、结构和特性。

植物的繁殖 (reproduction) 是重要的生命现象之一，是植物在漫长的演化历程中形成的特性，也是植物种群延续、进化和保持多样性的基础。植物的繁殖方式多种多样，一般分为营养繁殖、无性繁殖和有性生殖三种类型。

营养繁殖 (vegetative reproduction/ propagation) 是指通过植物营养体的一部分从母体分离开去 (有时不立即分离)，进而直接形成一个独立生活的新个体的繁殖方式。例如，甘薯的块根、马铃薯的块茎和半夏 [*Pinellia ternata* (Thunb.) Briet.] 的珠芽，以及具有克隆生长特性的植物的克隆 (株) 系 (clone) 等。营养繁殖有利于物种保持其遗传的稳定性。农林生产中，常采用分株 (division)、扦插 (cutting)、压条 (layering) 和嫁接 (grafting) 等方法进行快速繁殖，保存优良种质。

无性繁殖 (asexual reproduction) 是指植物在其生活史中的某一阶段，在植株的一定部位产生具有繁殖能力的特化细胞或孢子 (spore)，由这些特化的细胞或孢子 (离开植物体后) 直接发育成新个体的原始体或能够独立生活的新个体的繁殖方式。前者如有花植物的无融合生殖 (apomixis) 或无配子生殖 (agamospermy)，后者如藻类、菌类植物、蕨类植物的孢子繁殖等。

有性生殖 (sexual reproduction) 是植物体在其生活史的一定阶段，在其特定部位产生具有性别分化的细胞 (或称配子, gamete; 如精细胞、卵细胞等)，通过两性细胞或配子的结合 (或受精) 形成合子，再由合子发育成新的植物个体的繁殖方式。有性生殖产生的后代具有丰富的遗传变异性，是植物进化和物种多样性的基础。

第一节 花的组成与发生

一、花的形态与特征

(一) 花的形态与组成

现存的被子植物约有 30 万种，其花的形态、大小、颜色和组成数目因种而异、多种多样。被子植物的完全花 (complete flower) 通常由花梗 (或称花柄)、花托、花萼、花冠、雄蕊 (群) 和雌蕊 (群) 等几个部分组成 (图 8-1)。花柄是连接枝条的柱状结构。花托通常是花柄顶端呈不同方式膨大的部分，它的节间极短，很多节密集在一起，花器官其他组分 (如花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群) 由外至内依次着生在花托上。萼片、花瓣、雄蕊和心皮分别是组成花萼、花冠、雄蕊群和雌蕊群的单位，它们都是变态

的叶。萼片和花瓣与雌、雄性生殖细胞的发育无关，是不育的变态叶。雄蕊和心皮与雌、雄性细胞的形成直接相关，是能育的变态叶。虽然它们在形态和功能上与寻常的叶差别很大，但它们的发生、生长方式和维管系统则与叶相类似。因此，花是适应于生殖、极度缩短且不分枝的变态枝。

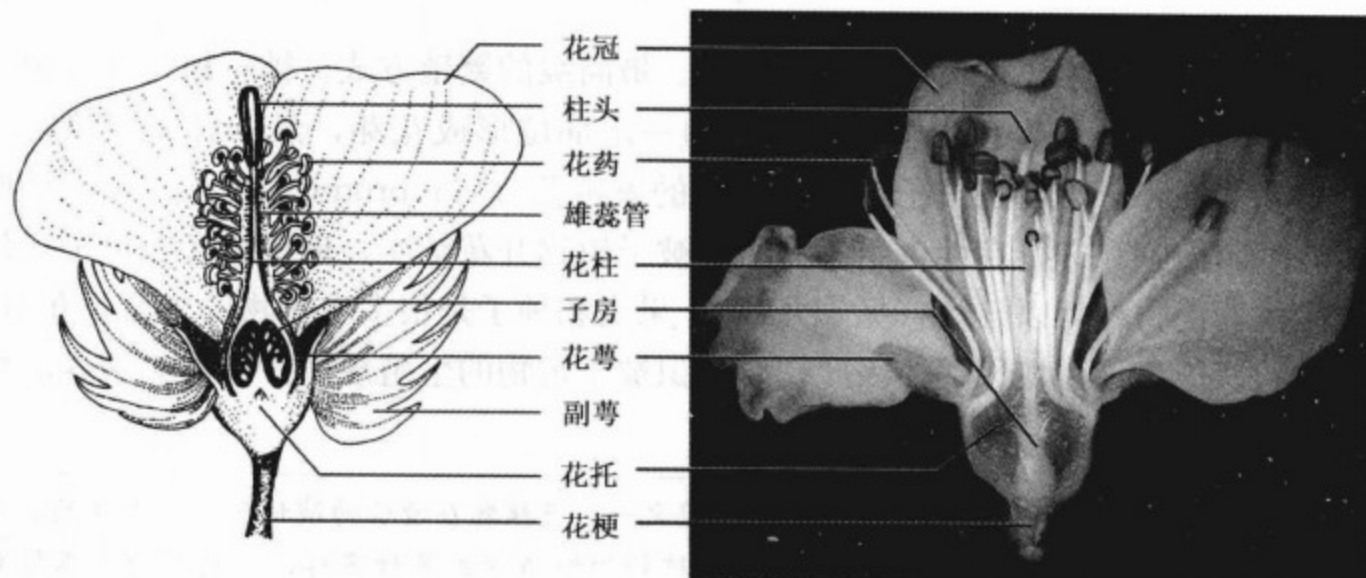


图 8-1 棉花与桃花的组成

1. 花柄和花托

花柄 (pedicel) 又称花梗，是连接花和茎的柄状结构，其基本构造与茎相似。花柄既是各种营养物质由茎向花输送的通道，又能支持着花，使其向各方展布。花柄的长短，常随植物种类而不同。有些植物的花梗较长，如梨、垂丝海棠 (*Malus halliana* Koehne) 等；有的则很短或无花柄，如贴梗海棠 [*Chaenomeles speciosa* (Sweet) Nakai]。果实形成时，花柄发育成果柄。

花托 (receptacle) 位于花柄的顶端，是花器官其他组分所着生的位置。花托的形态多种多样，常因植物种类不同而异。有些植物的花托伸长，呈圆柱状，如木兰科的植物；有的呈圆锥状，如草莓等；有的花托凹陷呈杯状，如桃等；有的花托呈壶状，且与花萼、花冠、雄蕊、雌蕊的一部分贴生或合生在一起，形成下位子房，如苹果等；有的呈倒圆锥形，如莲；有的在雌蕊基部或雄蕊与花冠之间，扩大形成扁平状或垫状的盘状体，称为花盘 (disk)，如橘、葡萄等；有的在雌蕊 (子房) 基部形成短柄状，传粉受精后，能迅速伸长，将子房插入土中结实，如花生等，这种花托类型称为雌蕊柄或子房柄 (gynophore)。

2. 花萼

花萼 (calyx) 是花的最外一轮变态叶，由一定数目的萼片 (sepal) 组成。花萼常呈绿色，其结构与叶相似，可进行光合作用，为花芽提供营养；但也有一些植物的花萼呈花瓣状，有利于昆虫的传粉，如紫茉莉 (*Mirabilis jalapa* L.) 等。根据萼片间分离或联合关系的不同，花萼有离萼和合萼两种。

离萼 (chorisepalous) 萼片之间完全分离，如油菜、桑、茶等。

合萼 (gamosepalous) 萼片之间彼此联合，合生部位称为萼筒 (calyx tube)，未合

生部位称为萼齿或萼裂片 (calyx lobe), 如茄、棉花等。萼筒具有多样性, 如杯状和筒状等; 有些植物的萼筒一边伸长或呈管状突出为距, 如凤仙花 (*Impatiens balsamina* L.); 有些植物的花萼形态发生变化, 如菊科植物的花萼常呈毛状称为冠毛, 有助于传播果实; 有的花萼变成干膜质, 如鸡冠花 (*Celosia cristata* L.) 等。

花萼常只有一轮, 而有的植物在花萼外侧还有一轮绿色的瓣片, 称为副萼 (epicalyx), 如棉花、草莓等。棉花的 3 片大型的副萼又称为叶状苞片。

一般植物开花以后萼片即落, 但也有在其果实成熟时, 花萼依然存在, 这种花萼称为宿存萼 (persistent calyx), 如茄、茶、桑、柿 (*Diospyros* spp.) 等花的花萼。

3. 花冠

花冠 (corolla) 位于花萼的内侧, 由若干花瓣 (petal) 组成, 可排列为一轮或多轮。花冠的形态和颜色多种多样。花冠的形态有钟状、蝶状、唇状和舌状等; 花色有红、黄、蓝、紫以及多样的过渡色彩; 花瓣或花冠具有多种功能, 有的花瓣基部有分泌结构, 可释放挥发油类和分泌蜜汁, 可吸引昆虫、有利传粉, 人类常用它提取精油或用于保健; 花冠还有保护雌蕊、雄蕊的作用。花色、花形、花味的多样性不仅吸引昆虫, 而且也美化了环境、美化了人们的生活。但也有些植物的花无花瓣或花冠, 如紫柳 (*Salix wilsonii* Seemen)、玉米等, 它们依赖风媒传粉。花瓣彼此分离的花为离瓣花 (choripetalous corolla), 如油菜、桃等; 花瓣彼此联合的花为合瓣花 (sympetalous corolla), 联合的部位称为花冠筒 (corolla tube), 分离的部位称为花冠裂片 (corolla lobe), 有的花瓣全部联合。花冠内花瓣的数目常随植物的种类而异。花瓣或花萼及其裂片在花芽中的排列方式, 也因植物种类的不同而不同。花瓣的形态、大小和结构的差异, 花冠类型、花冠的对称性和作用均因种而异, 常是植物分类的主要依据之一 (详见第十二章)。

花萼和花冠合称为花被 (perianth), 当花萼和花冠的形态、色彩相似时, 也可统称其为花被, 如百合等。根据花被的组成或有无, 常可分为双被花、单被花和裸花三类。双被花 (dichlamydeous flower) 是同时具有花萼和花冠的花, 如棉和桃等植物的花。单被花 (monochlamydeous flower) 一般是指只有花萼而没有花冠的花, 如桑、蓖麻、荔枝、甜菜等的花。裸花 (naked flower) 是不具有花萼和花冠的花, 有时称为无被花 (achlamydeous flower), 如柳等植物的花。

4. 雄蕊 (群)

1) 雄蕊的形态与组成

一朵花内所有的雄蕊总称为雄蕊群 (androecium)。雄蕊 (stamen) 着生在花冠的内方, 是花的重要组成部分之一, 花中雄蕊的数目常随植物种类而不同, 如小麦、大麦的花有 3 枚雄蕊; 油菜、洋葱有 6 枚雄蕊; 棉花、茶、桃等的花具有多数雄蕊。每个雄蕊常由花药和花丝两部分组成。花药 (anther) 是花丝顶端膨大成囊状的部分, 内部有花粉囊, 可产生大量的花粉粒。花丝 (filament) 常细长, 基部着生在花托或贴生在花冠基部, 有的花丝扁平如带状 (如莲), 或完全消失 [如梔子 (*Gardenia jasminoides* Ellis)], 或成为花瓣状 [如大花美人蕉 (*Canna generalis* Bailey)]。花药在花丝上的着生方式及花药的开裂方式也有几种不同情况 (详见第十二章)。

2) 雄蕊群的类型与特征

不同种类植物的花中，雄蕊可以有不同的组合特征。多数植物的雄蕊彼此分离；但有些植物雄蕊的花药合生、花丝分离；有些花丝合生成为不同的束数，而花药分离。雄蕊花丝的长短，也因植物种类而异。多数植物的雄蕊花丝等长，但有些植物花中的雄蕊花丝长短不等、特征稳定，如油菜、薄荷等。有些植物如火柴头，花中6枚雄蕊常只有2~3枚发育正常、可育，其余则畸形、不育。因此，雄蕊类型常随植物种类的不同而不同（图8-2）（详见第十二章）。

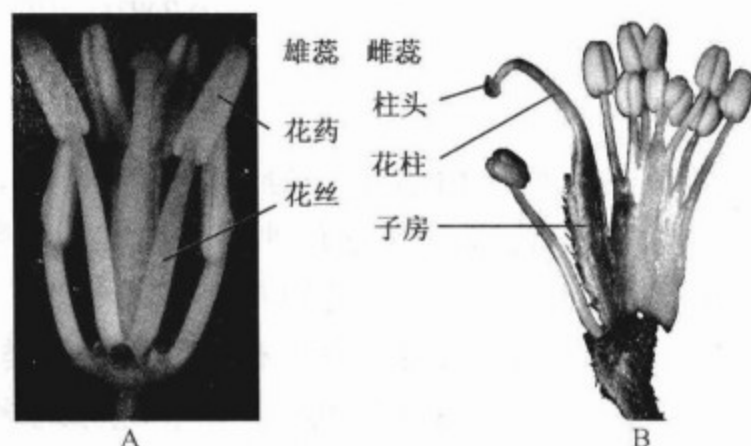


图 8-2 油菜四强雄蕊 (A) 和龙爪槐二体雄蕊 (B)

5. 雌蕊 (群)

1) 雌蕊的组成

一朵花内所有的雌蕊 (pistil) 总称为雌蕊群 (gynoecium)。雌蕊群是花的另一个重要组成部分。雌蕊位于花的中央，多数植物的花，只有一枚雌蕊。雌蕊由1个或多个心皮 (carpel) 组成。在形成雌蕊时，常分化出柱头 (stigma)、花柱 (style) 和子房 (ovary) 三部分。

柱头位于雌蕊的上部，是承受花粉粒的地方，常扩展成各种形状。风媒花的柱头多呈羽毛状，增加柱头接受花粉粒的表面积。虫媒花的柱头常能分泌水分、脂类、酚类、激素和酶等物质，有的能分泌糖类和蛋白质，有助于花粉粒的附着和萌发。

花柱位于柱头和子房之间，其长短随植物种类不同而异，是花粉萌发后花粉管进入子房的通道，与传粉的选择性有关。花柱提供花粉管生长的营养物质，增加了花粉管进入胚囊的选择性。

子房是雌蕊基部膨大的部分，外为子房壁，内有一至多个子房室。胚珠着生在子房室内。受精后，整个子房发育为果实，子房壁成为果皮，胚珠发育为种子。

子房着生在花托上，它与花托的连接方式也存在很大差异，同时与花萼、花冠、雄蕊群的相对位置也因植物种类不同而有变化（详见第十二章）。

2) 雌蕊 (群) 的类型

根据组成雌蕊的心皮数目和心皮间分离和联合情况，常将雌蕊分为单雌蕊、离生单雌蕊和复雌蕊三种类型（图8-3）。

单雌蕊 (monogynous) 是指只由一个心皮发育成的雌蕊，如豆目 (Fabales) 植物。离生单雌蕊 (apocarpous gynoecium) 是指一朵花中有多个彼此分离的雌蕊的类型，如八角 (*Illicium verum* Hook.) 等。复雌蕊 (compound pistil) 是指由2枚和2枚以上

心皮合生的雌蕊，如油菜等。复雌蕊中的子房、花柱、柱头可全部合生，也可能是花柱、柱头分离或仅柱头分离（详见第十二章）。

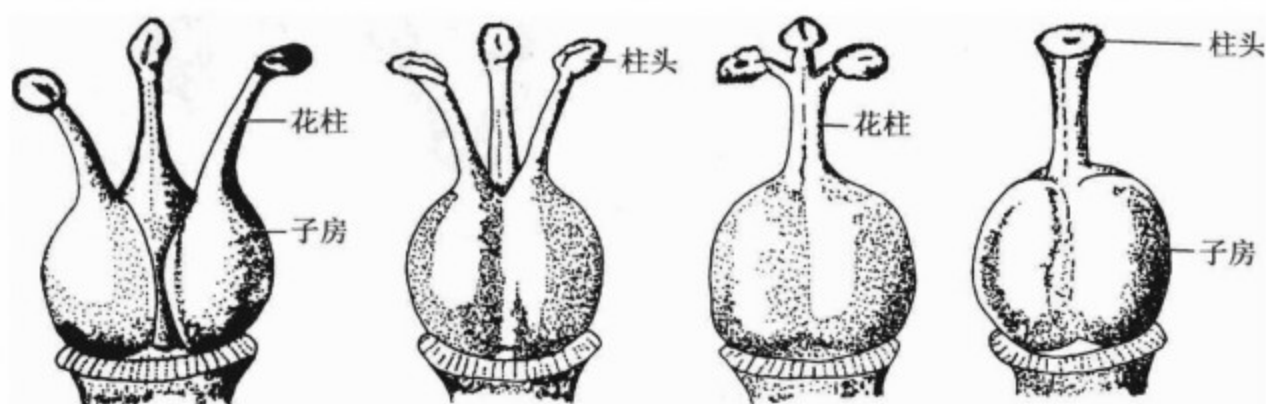


图 8-3 雌蕊的类型

根据花中雌雄蕊的有无，可把花分为两性花 (bisexual flower)、单性花 (unisexual flower) 和无性花 (asexual flower) 三类。两性花是兼有雄蕊和雌蕊的花，又称为雌雄同花 (hermaphroditic)，如玉兰和锦葵等，约占被子植物总数的 80% (Yampolsky, 1922)。只具有雌蕊的花，称为雌花 (pistillate flower)，其所在植株叫雌株 (gynoecy)；只具有雄蕊的花，称为雄花 (staminate flower)，其所在植株叫雄株 (androecy)。如果雌花和雄花生长于同一植株，则称为雌雄同株 (monoecious)，如蓖麻、玉米等植物；如果两性花和单性花都存在于同一植株上，则称为杂性同株 (polygamo monoecious)，如柿、皂角等植物。杂性同株包括雄全同株 (andromonoecy)，即雄花、两性花同株；雌全同株 (gynomonoecy)，即雌花、两性花同株；三全同株 (trimonoecy)，即雌花、雄花、两性花生于同一植株。在植物的种群层次，如果雌花和雄花或两性花分别生长在不同植株上，则称为雌雄异株 (dioecious)，如大麻、菠菜和柳等植物；或是雄全异株 (androdioecious)、雌全异株 (gynodioecious)、三全异株 (tridioecious) 等。无性花是既无雌蕊又无雄蕊的花，又称为中性花，如向日葵头状花序边缘的舌状花等。

(二) 禾本科植物的花及小穗

水稻、小麦、大麦、玉米、高粱及甘蔗等禾本科植物的花与一般双子叶植物花的组成不同。它们通常由 2 枚浆片 (鳞片, lodicule)、3 枚或 6 枚雄蕊及 1 枚雌蕊组成。在花的两侧有 1 枚外稃 (外颖, lemma) 和 1 枚内稃 (内颖, pelea)。浆片与花被片同源，是变态的叶。外稃与内稃是花基部的苞片，都是变态叶。开花时，浆片吸水膨胀，撑开外稃，使雄蕊和柱头露出稃外，适应于风力传粉。

禾本科植物的花和内、外稃组成小花 (floret)，再由 1 至多朵小花与 1 对颖片 (glume) 组成小穗 (spikelet) (图 8-4)。颖片着生于小穗的基部，相当于双子叶植物花序分枝基部的小总苞片 (变态叶)。具有多朵小花的小穗，中间有小穗轴 (racilla)。只有 1 朵小花的小穗，小穗轴退化或不存在。不同的禾本科植物可由许多小穗集合成为不同的花序类型。

二、花芽分化与调控

花在植物体上着生的方式因种而异，可一朵花单独着生，可多朵花有规律地排列在同一个花轴上，形成花序 (inflorescence)。花或花序均可生于枝条的顶端或叶腋，是由

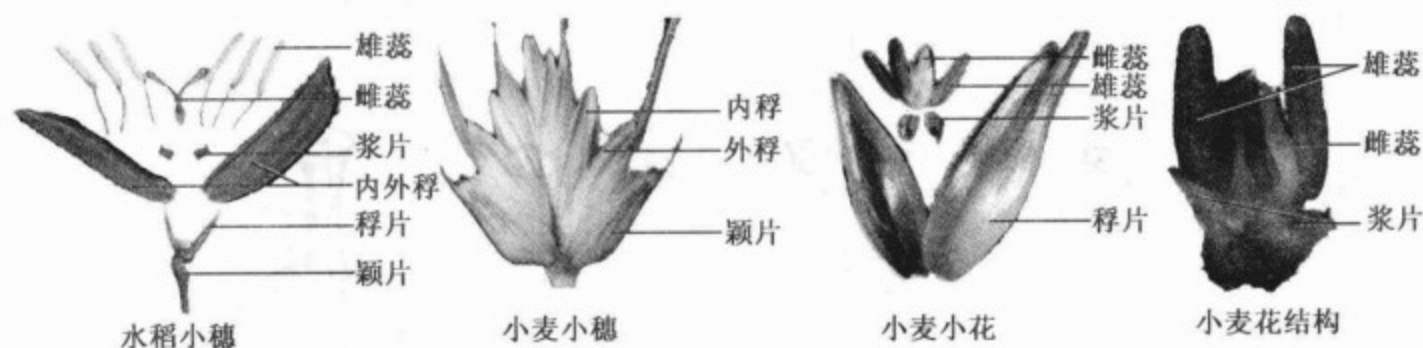


图 8-4 水稻和小麦小穗、小花与花的组成

花和花序的原始体——花芽发育而来的结构。

植物经一定时期的营养生长后，在适宜的温度、光照和营养条件下，植物的叶和茎生长锥分别对特定的光周期和温差产生感受反应，茎生长锥不再形成叶原基和腋芽原基，而发生花原基或花序原基，逐渐依次形成花或花序的各组成部分，最后分化成花或花序，这一过程称为花芽分化 (flowerbud differentiation)。

花的形成是植物生活史上的重大转折。植物体能够对成花所需条件起反应而必须达到的生理状态称为成花状态 (ripeness to state)，而在此之前时期称为幼年期 (juvenility) 或营养阶段，幼年期的长短，随植物的种类而不同，草本植物较短，木本植物较长，“桃三杏四年五年，核果白果公孙见”就说明这个问题。

植物在进入生殖生长时，茎尖顶端生长锥发生了一系列形态学、细胞学和组织学的变化。营养茎端 (茎生长锥) 在发生叶原基之前多为丘状或为圆锥状，进入生殖生长后，中央区的细胞分裂活动增强，消除了中央区和周围分生组织区的界限和差别，形成了罩状的分生组织套区 (分生组织罩) (meristematic mantle zone)，顶端逐渐增宽变平或呈半球形。分生组织套区由茎端的周缘区、中央区和原套合并而成，外侧细胞小、染色浓，内侧细胞大、染色浅，这种改变与生殖端产生大量的花以代替营养茎端的侧面产生少数叶这一特性有关。

花芽分化时，生殖端原套的层数常发生变化，原体的体积也相对缩小，如水稻在营养端时为两层，幼穗分化后减少为一层或不清晰的两层。细胞的活动既不会使茎端伸长，也不会再保留分生组织的原始区域，而是全部用来分化花部器官的原基，由于茎轴不再伸长，花部原基的发生比较紧密，间隔时间短。因此，生殖茎端的形成标志着茎顶端生长的结束。

被子植物由营养茎端向生殖茎端转化时，细胞分裂频率增高，DNA、RNA 合成增多，最终营养茎端的大液泡变成许多小液泡，线粒体和核糖体的数量增加，总蛋白质含量增多，前质体不再分化成叶绿体，这些都加快了细胞分裂的频率，导致花部原基的依次形成。

花部各原基分化的位置和规律，与同一植物的叶原基的分化特性基本相同，一般都起源于生殖茎端的外侧 (分生组织罩) 部分，有时雄蕊和雌蕊起源于中部较深的位置。花芽分化开始时，各相应部位的细胞先进行平周分裂，接着进行垂周分裂及各个方向的分裂，使各原基逐渐突起；复雌蕊在发生时，心皮原基常先各自突起，然后再按不同的方式连接，形成复雌蕊。当心皮原基形成雌蕊后，茎顶端的分生组织消失。

花芽各部分原基的分化和发育成熟的顺序通常由外而内、由下而上有序地进行。花芽分化发育最早出现的是萼片原基，以后依次向内产生花瓣原基、雄蕊原基和雌蕊 (心皮) 原基。植物种类的不同，花芽分化和发育成熟的顺序常有某些变化，如牡丹属 (*Paeonia*) 植物的花有多轮雄蕊，各轮的分化顺序则是离心式的。油菜和金粟兰 [*Chloranthus spicatus* (Thunb.) Makino] 等的花芽分化和成熟的顺序与一般植物无

异,但其雄蕊的生长发育进程却快于花瓣。也有些植物,甚至是同一种植物的不同群体内,同一朵花中雌、雄蕊成熟的先后顺序不同,有的花中雄蕊先成熟,有的花中雌蕊先成熟,这种特性有利于异花传粉(见本章第四节)。

花序的发生和分化与花相似,各组成单位由外而内、由下而上依次进行。花序基部或外侧的总苞通常最早分化,然后向顶或自外向内地进行小苞片和各苞片腋内花芽的分化。

(一) 花芽分化

1. 双子叶植物的花芽分化

1) 桃的花芽分化

桃的花芽分化始于夏季,持续时间较长。分化初期,生殖茎端隆起成宽圆锥状至短柱状,顶端逐渐平宽,并从生殖茎端的周边由外向内依次产生5个萼片原基和5个与之互生的花瓣原基。秋季,随着萼片、花瓣原基的顶端生长和边缘生长的进行,在花瓣原基的内侧陆续分化出许多雄蕊原基。此后,萼片、花瓣基部和雄蕊贴生向上发育形成萼筒,构成杯状花托。最后,生殖茎端中央渐渐隆起,形成一个大的心皮原基(图8-5)。

在桃的花芽分化过程中,雄蕊发育快于雌蕊。在秋季,雄蕊已分化出花药和花丝,花药内部亦开始分化。雌蕊分化稍慢,待心皮完全卷合后,才出现柱头、花柱和子房的分化。子房内部的分化则要延至次年早春。

2) 棉花的花芽分化

棉的花芽由每一侧枝的顶芽分化发育而来。花芽分化时,生殖茎端首先分化出的3个副萼(苞片)原基迅速增大,后期发育成3个大型叶状副萼包于花外,使花蕾呈三角形。在此过程中,内轮基部出现5个萼片原基突起,随着萼片原基的顶端生长和边缘生长的进行,萼片原基基部彼此联合,上端保持分离状态,形成5浅裂的花萼。花瓣原基与雄蕊原基的分化为同起源型,即在萼片原基生长初期,花萼原基内侧开始形成新的原基突起,新形成的原基外侧将来发育成花瓣,其内侧将来分化产生雄蕊,故成熟的花中,花瓣基部与花丝联合形成的雄蕊管基部相连。伴随雄蕊管的形成,花芽近中央部分出现3~5个心皮原基。以后,心皮原基继续增大,相互愈合,分化出现柱头、花柱和子房,最后形成具有3~5室、中轴胎座的复雌蕊(图8-6)。

2. 禾本科植物的花芽分化——小麦的幼穗分化

小麦等禾本科植物的花序由小穗组成,小穗由小花组成,它们的花芽(或花序)的分化一般称为幼穗分化。

小麦的花序是复穗状花序,小穗无柄,着生在穗轴的两侧,每一小穗含数朵小花。花芽分化时,生殖茎端迅速伸长,并在其两侧由下而上逐渐形成一系列环状的苞叶原基(苞叶是退化的变态叶),此阶段称为单棱期。接着,从幼穗中下部开始,分别向上、向下依次发育,在各苞叶原基的腋部分化出小穗原基。由于小穗原基也呈隆起,与苞叶原基构成二棱,故称二棱期。以后,小穗原基继续发育增大,苞叶原基不再发育,被小穗原基盖没而不明显。

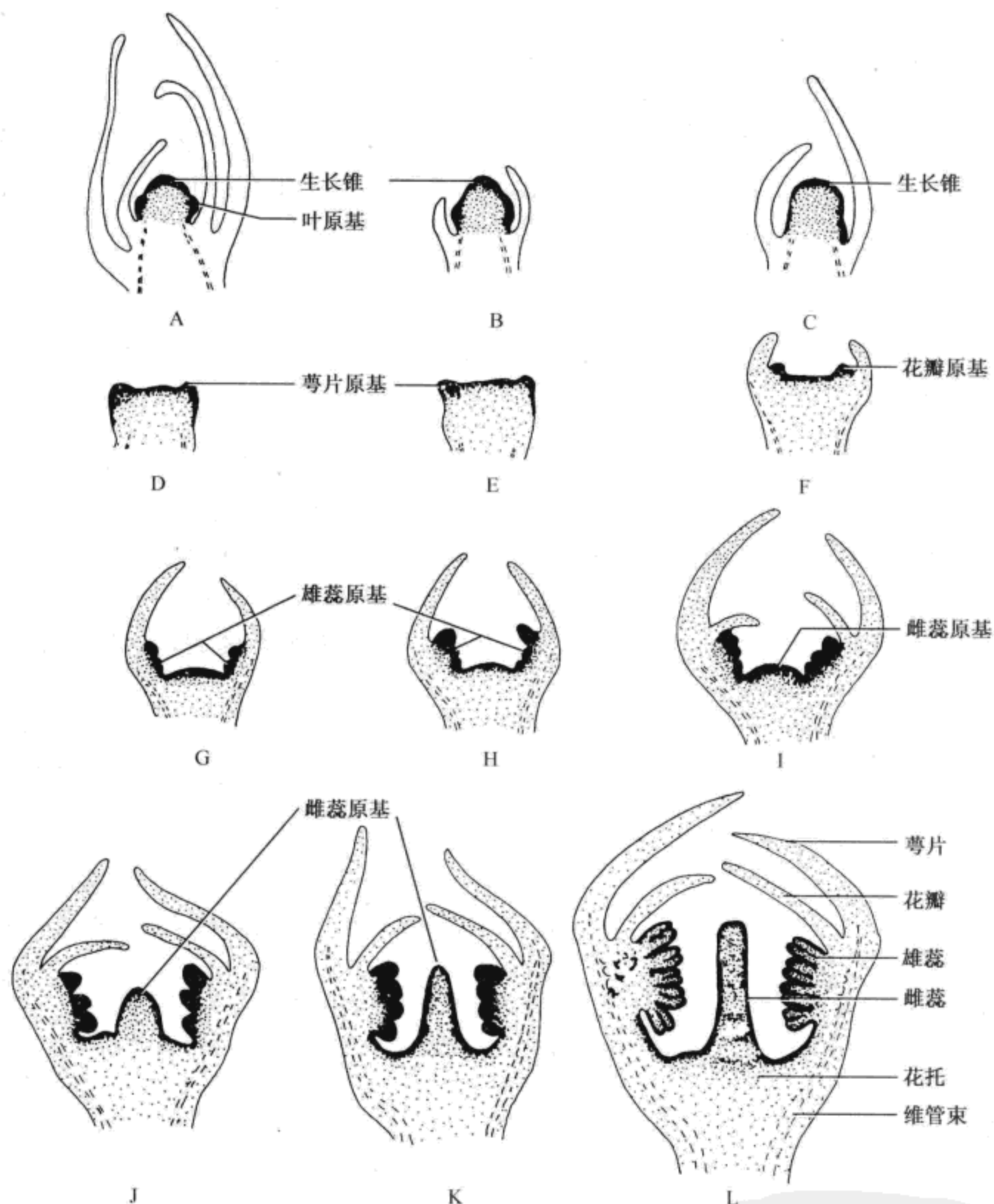


图 8-5 桃花芽分化

A. 营养生长锥 B、C. 生殖生长锥分化期 D、E. 萼片原基分化期
F. 花瓣原基分化期 G、H. 雄蕊原基形成期 I~L. 雌蕊原基形成期

小穗的分化源于小穗原基。先在其基部两侧依次分化出 2 枚颖片（第一颖和第二颖）原基，中央部分向上发育成小穗轴，并在小穗轴的两侧由下而上地进行小花原基的分化。小花的分化则依次形成 1 枚外稃原基、1 枚内稃原基、2 枚浆片原基、3 枚雄蕊原基及 1 枚雌蕊原基（图 8-7）。小麦的雌蕊由 2 枚心皮组成，雌蕊原基初发生时，心皮合生，成环状结构，包围着突起的单生胚珠，以后环状结构闭合，上部形成两个花柱，并发育出羽毛状柱头。小穗上部小花的雌雄蕊常退化，形成不孕花（图 8-4）。

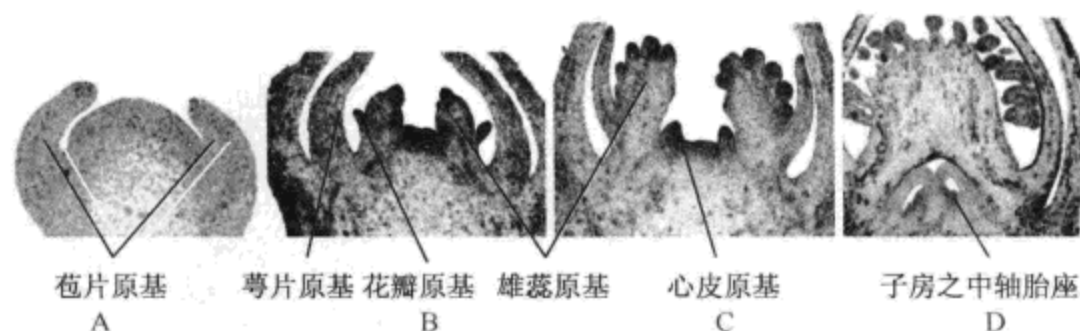


图 8-6 棉花芽分化过程

- A. 苞片原基分化形成期 B. 花萼原基分化形成期
C. 花瓣—雄蕊原基分化形成期 D. 雌蕊心皮原基分化形成期图

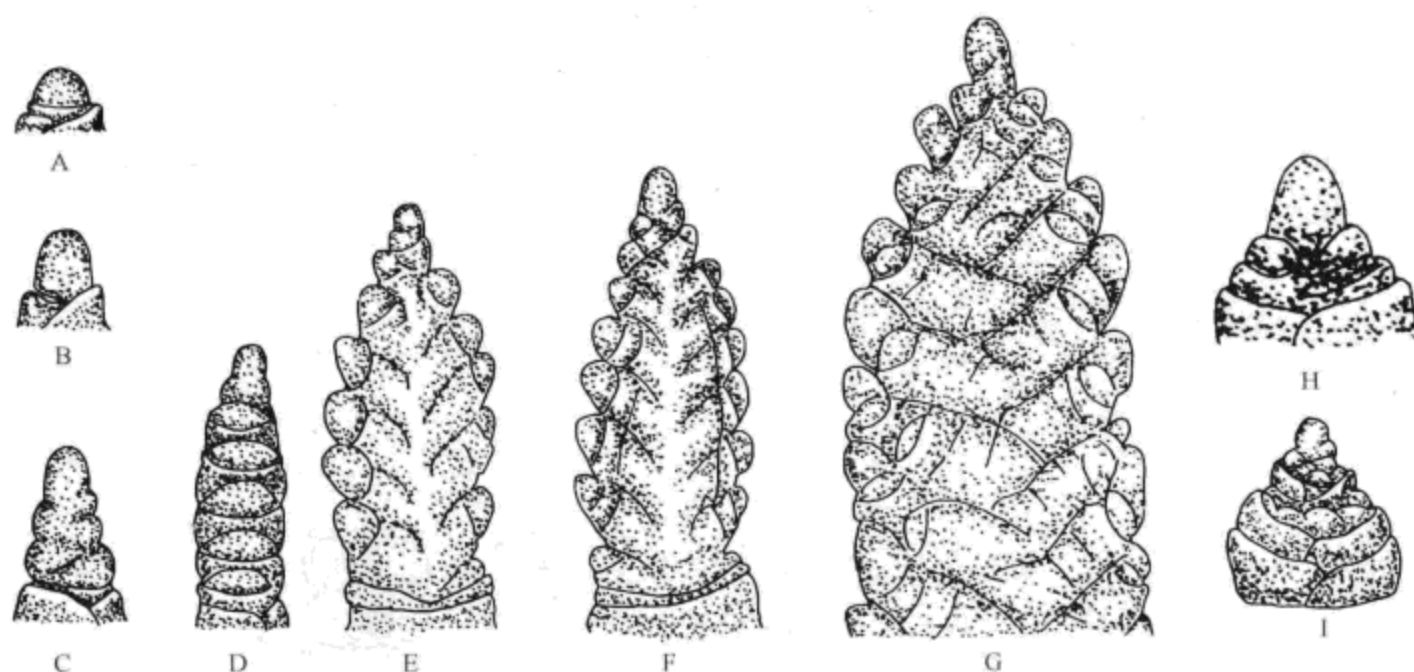


图 8-7 小麦的幼穗分化过程示意图

- A. 生长锥初期 B. 生长伸长期 C. 苞叶原基分化期（单棱期） D. 小穗原基分化初期（二棱期）
E. 小穗原基分化末期 F. 颖片分化期 G. 小花原基分化期 H. 小花原基的分化 I. 花器官的分化期

水稻的幼穗分化 水稻的幼穗分化和小麦有些不同。由于水稻为圆锥花序。当生长锥伸长，出现一系列的苞叶原基后，在各苞叶原基腋部分化出的一次枝梗原基。在一次枝梗上再分化出苞叶原基和二次枝梗原基。然后，在一次枝梗顶端及二次枝梗上进行小穗原基的分化。水稻小穗各部分原基的分化顺序为：先分化出现 2 枚颖片原基和两枚退化小花的外稃原基，再依次发育出顶端可育小花的外稃、内稃、浆片、雄蕊和雌蕊的心皮原基。水稻小花中有 6 枚雄蕊，分列为内外二轮，每轮各三枚（图 8-4，图 8-8）。

（二）花器官发育的“ABC”模型与“四元体”模型

植物在完成成花诱导后，花器官的发育经历以下两个阶段：首先是营养茎端的分生组织转变为生殖茎端的分生组织，然后是花模式的发育和花器官各部分的形成。在成花过程中，顶端分生组织经历各种变化，如呼吸基质及一些酶活性的增加，呼吸速度加快，蛋白质、氨基酸组分的改变等。现代分子遗传学研究证明，植物发育到花器官形成阶段，通常由一组全新的基因控制和表达，利用模式植物拟南芥和金鱼藻等克隆到多种影响花器官形态建成的基因，如 AP1、AP2、AP3、PI、AG 等，并提出了花器官分化的“ABC”模型。认为 A 基因（AP1、AP2）决定花萼的

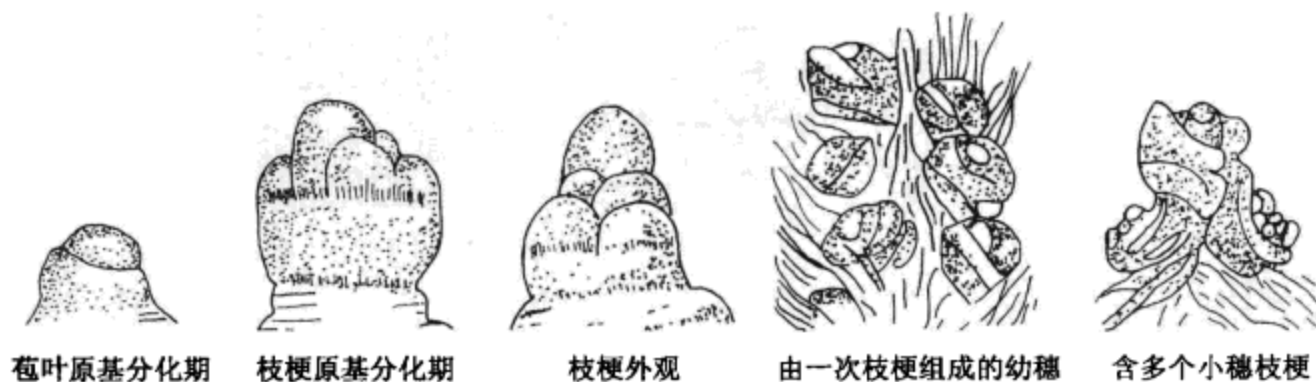


图 8-8 水稻幼穗分化不同时期示意图

发育，A 基因与 B 基因 (AP3、PI) 同时作用决定花瓣的发育，B 基因与 C 基因 (AG) 同时作用决定雄蕊的发育，而 C 基因本身决定心皮的发育。随着研究的深入，人们又发现 E 基因 (SEP) 与花器官的发育有关。SEP 与 AP1 参与花萼的发育，SEP 与 AP1、AP3、PI 参与花冠的发育，SEP 与 AP1、AP3、AG 参与雄蕊的发育，SEP 与 AG 参与雌蕊的发育，在此基础上又有人提出了花器官发育的“四元体模型” (图 8-9)。

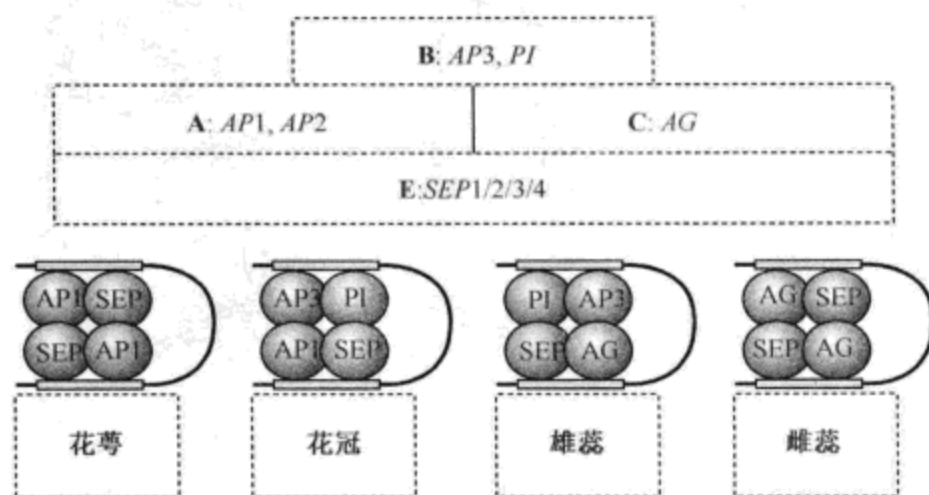


图 8-9 花器官发育决定的“ABC 模型”和“四元体模型”

(三) 花芽分化的调控研究

花芽分化是有花植物发育的关键阶段，同时也是一个复杂的形态建成过程，是在植物体内、外因子的共同作用、相互协调下完成的。了解植物花芽分化的机理对于制定合理的栽培措施，进行花期调控、实施观赏植物的周年生产及实现植物的遗传控制具有重要意义。

花是被子植物特有的繁殖器官。花的发育取决于一个复杂的涉及多个基因和过程的调控体系。因此，花的起源和多样化过程实际上可以理解为这个调控体系的进化过程。所以，要全面地理解花和被子植物的起源和多样化，就必须研究花发育基因的功能和进化，即花发育进化遗传学。花芽分化是复杂的形态建成过程，除遗传基因起着决定作用外，环境因素有着不可忽视的作用。

从 20 世纪开始，人们逐渐发现环境条件影响植物由形成营养性叶到形成花器官各部分的转变。如果施氮过多，则推迟花器官的发育。后来又发现，植物花器官的发育与光周期有关。有的植物在长日照下得以形成花器官，有的植物则需经一定时间的短日照作用后才形成花器官，这种现象称为植物开花的光周期现象。同时，也发现一、二年生植物的种子经低温处理能促进花器官的形成，该现象称为春化作用。

近年来,通过对拟南芥基因突变的研究,人们对植物叶性器官向花器官转变的遗传机制的认识有了重大突破。这类基因有两类:一类是不依赖于环境信号的花器官发生控制基因,如 *LFY*、*FVE* 和 *FCA* 等与花器官的形成及其产生速率有关;另一类是介入环境信号传递途径而影响花器官形成的基因,如 *FHA*、*CO* 以及玉米中的 *ID* 基因参与光周期信号的传递,通过影响叶片的发育而影响茎端形态建成信号和开花时间。

对花瓣颜色的研究最早起始于孟德尔时代,生化研究表明花色取决于花瓣中黄酮类物质的积累,通过对金鱼草花色突变体的研究知道, *PA1* 突变改变了花色素物质代谢调控区,而 *DE1* 突变导致花瓣不同区域的某些转录因子的改变,即改变了花色模式。

对花型的研究知道, *CYCLOIDEA* (*CYC*) 基因和 *DICHOTOMA* (*DICH*) 基因与金鱼草花器官的对称性有关;用 RNA 原位杂交技术研究表明, *CYC* 仅在花器官形成的早期表达,其作用部位在靠近花序轴的腹面区域,影响花原基的形成及生长。

对花性别的研究认为,在花芽分化的早期,每朵花中都有雄蕊和雌蕊原基的形成,只是在器官的分化过程中,雄蕊原基或雌蕊原基会停滞在某个发育阶段,导致单性花的形成。

例如,玉米的单性花在雌雄蕊发育早期决定,白麦瓶草 (*Silene alba* L.) 在雌蕊或雄蕊成熟过程中退化,石刁柏 (*Asparagus officinalis* L.), 在大、小孢子发生期退化其一,而草莓则在雌、雄配子形成时决定花的性别。另有研究表明,外源激素可人为地改变单性花的发生特点,玉米的性别可能与编码一种与赤霉素代谢有关的醇脱氢酶基因 *TS2* 有关,酸模 (*Rumex acetosa* L.) 等植物的单性花的形成受到位于类似动物中的性染色体的特殊染色体中的基因控制。

玉米矮化突变体 (dwarf mutant) *d1*、*d2*、*d3*、*d5* 和花药雌蕊突变体 *an1* (anther ear1) 的雌蕊部位发育形成良好的雄蕊。其中 *AN1* 和 *D3* 基因已被克隆,分别编码类异戊二烯环化酶 (贝壳杉烯合成酶) 和细胞色素 P_{450} 酶,这两种酶均参与 GA 的生物合成。*D1*、*D2* 和 *D5* 也编码与 GA 生物合成有关的蛋白质。因此,GA 在玉米花的性别决定或花器官败育中具有重要作用。玉米 *TS1* 和 *TS2* 基因 (雄穗结籽基因) 使雄花穗完全雌性化,而 *TS4*、*TS5* 和 *TS6* 促使雄花穗具有不同程度的两性现象。因此,花的性别受基因控制,并且很可能通过 PCD 机制来实现性别决定。

植物控制开花过程的基因,可根据其作用阶段的不同分为开花决定基因和器官决定基因。开花决定基因控制营养茎端分生组织转变为生殖茎端分生组织,即花的诱导过程,这些基因的表达影响开花的早晚。通常将参与诱导的基因分成两类,即与开花时间有关的基因和分生组织的特异基因。

在农业生产上,花或花序分化的好坏,直接关系到产品的产量和质量。各种植物在花芽分化前,都需要良好的光照 (光周期、光质、光强)、温度、水分和肥料等营养条件。我们可以按各种作物要求的不同,在花芽或花序分化前,或分化中的某一阶段,采取相应的措施,调节作物的发育。例如,水稻在二次枝梗分化前,巧施穗肥或花前肥,水稻田的晒田及以后的浅水灌溉等,都能促进生殖生长,为花芽分化、争取穗大粒多创造有利条件,奠定丰产的基础。

对温室栽培的瓜果类蔬菜和多种花卉,可以喷洒植物生长调节物质,以促进或延迟花芽分化,调节开花和结果的时间,这对蔬菜的周年供应、弥补淡季不足、丰富品种等,均能起到积极的作用;对许多花卉,也可调节市场的时间,或可使原来在不同季节开花的名贵花卉,在节日期间开放,这对美化环境和提高人们精神生活水平都有意义。

此外,如用乙烯利 (α -氯乙基膦酸) 处理幼小的花芽可改变瓜类蔬菜如黄瓜、瓠子等的性别分化途径,增加雌花的分化,显著提高瓜类蔬菜的产量。

第二节 雄蕊的发育与解剖结构

雄蕊由花丝和花药组成。雄蕊原基形成后，经过顶端生长和局部有限的边缘生长，原基迅速伸长，顶端分化发育成花药，基部形成花丝。通常，花丝呈细长的丝状，与花药的界限分明，但在木兰科 (Magnoliaceae) 等的植物中，花药花丝之间通常没有明显的界限。

一、花丝的结构与功能

花丝的结构简单。横切花丝，最外层为表皮，内为基本组织，中央有一个维管束，上连花药的药隔，下连花托。

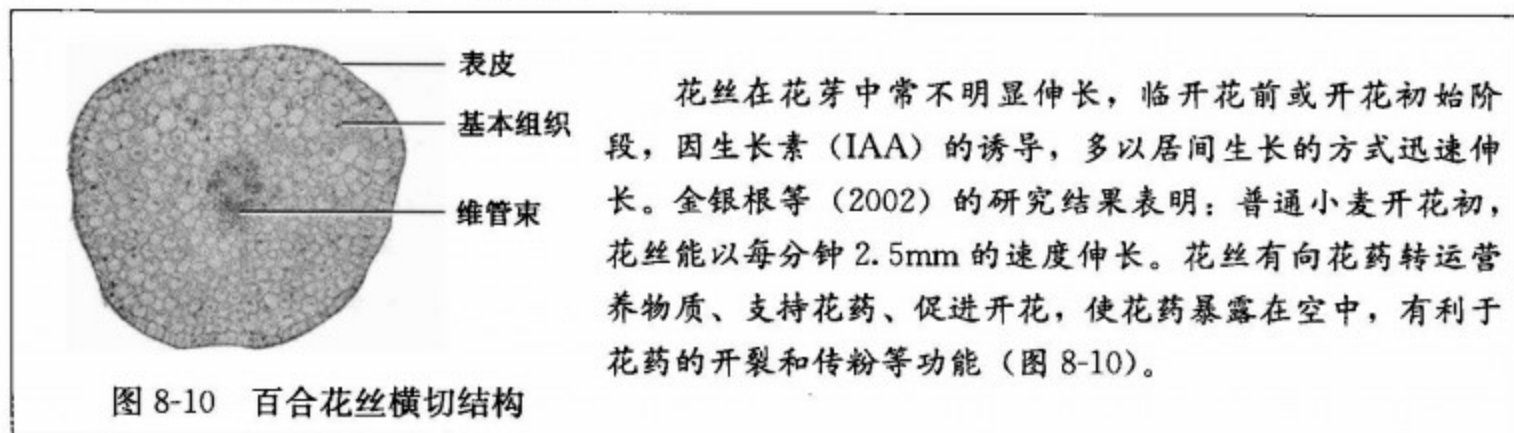


图 8-10 百合花丝横切结构

二、花药的结构与功能

(一) 花药的发育和结构

花药是雄蕊产生花粉的结构，由花粉囊 (pollen sac) 和药隔 (connective) 组成。多数植物的花药有 4 个花粉囊，少数种类如锦葵科植物的花药只有 2 个花粉囊。花粉囊是产生花粉 (pollen grain) 的囊状结构，药隔是花药中部连接花粉囊的部分。药隔由通入花丝的维管束和周围的薄壁细胞所组成。

1. 幼嫩花药的发育与结构

雄蕊原基经顶端生长和边缘生长基本完成幼嫩花药的发育。幼嫩花药最初为一团分生组织，外面为一层原表皮，垂周分裂将来形成花药的表皮；内方是基本分生组织，参与药隔和花粉囊的发育；原基的近中央部分为原形成层，将来形成药隔维管束，与花丝维管束相连。

幼小花药经细胞分裂而逐渐长大，由于 4 个角隅处的细胞分裂较快，横切面上由近圆形变成四棱形。以后在四棱处原表皮层下面的第一层基本分生组织细胞分化成为多列的孢原细胞 (archesporial cell)，其细胞较大，核大、质浓，分裂能力较强。有的植物如小麦、棉花等只有一列孢原细胞，这样，在幼花药的横切面上，可见 4 个角隅各有一个孢原细胞。随后，孢原细胞进行平周分裂，形成内外两层，外层为初生周缘层 (primary parietal layer)，内层为初生造孢细胞 (primary sporogenous cell)。花药中部的原形成层细胞逐渐分裂、分化形成维管束，并和其他基本分生组织发育来的薄壁细胞一起构成药隔 (图 8-11)。

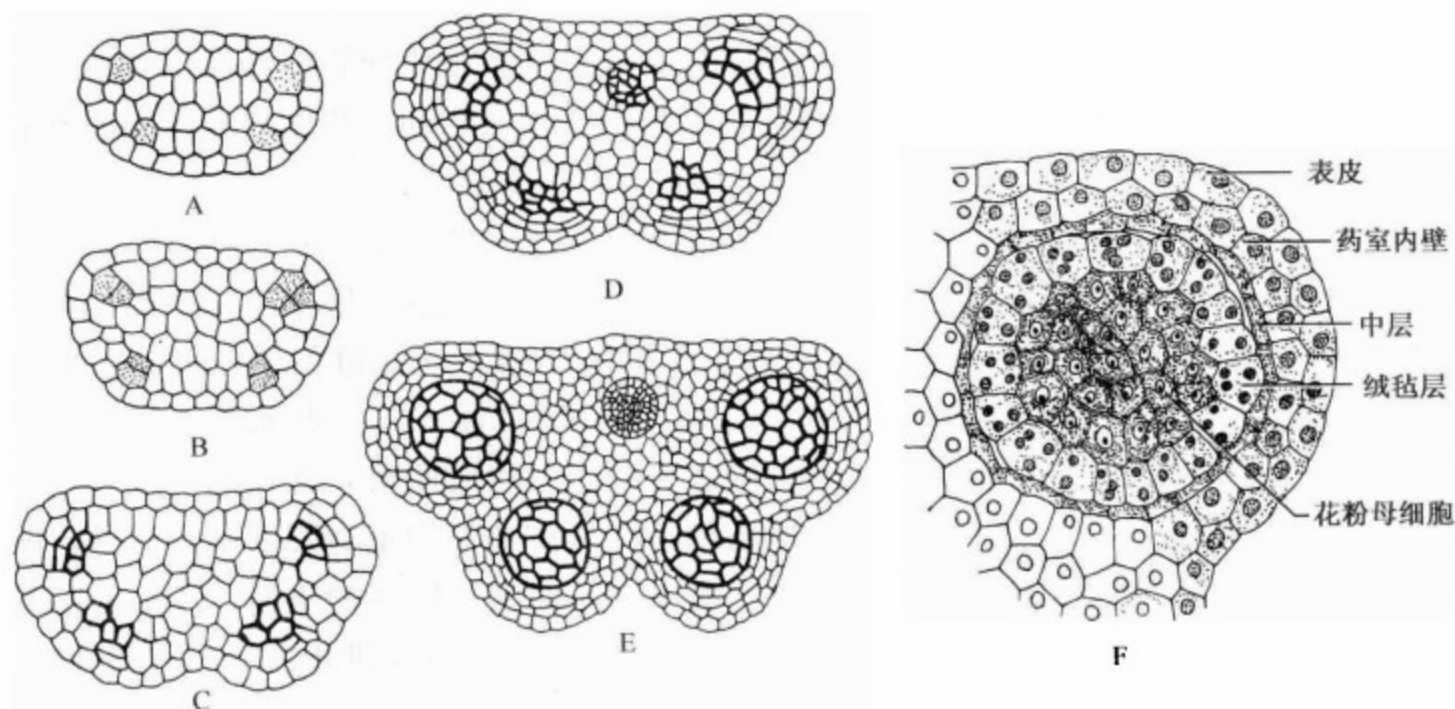


图 8-11 花药的发育与结构

A. 孢原细胞 B. 初生周缘层(外)与初生造孢细胞(内) C、D. 初生壁细胞与初生造孢细胞分裂 E. 药隔与花粉囊发育形成 F. 一个花粉囊结构详图

表皮为整个花药的最外层细胞,以垂周分裂增加细胞数目以适应内部组织的生长。

初生周缘层细胞继续进行平周分裂和垂周分裂,自外而内逐渐形成药室内壁(endothecium)、中层(middle layer)和绒毡层(tapetum),与表皮(epidermis)一起构成花粉囊壁。药室内壁常为一层细胞,初期常贮藏大量的淀粉和其他营养物质;中层由一至数层较小而扁平的细胞组成,并有大量的淀粉等营养物质;绒毡层是花粉囊壁的最内一层细胞,其细胞较大,初期为单核,中期可形成多核细胞。绒毡层细胞质浓,细胞器丰富,含较多的RNA及蛋白质以及丰富的油脂和类胡萝卜素等营养物质和生理活性物质,对小孢子的发育和花粉粒的形成起重要的营养和调节作用(图8-11,图8-12)。初生造孢细胞经有丝分裂或经过有丝分裂发育成花粉母细胞。在花药成熟过程中,花粉母细胞经减数分裂、发育成花粉粒(图8-11,图8-12,图8-13)。

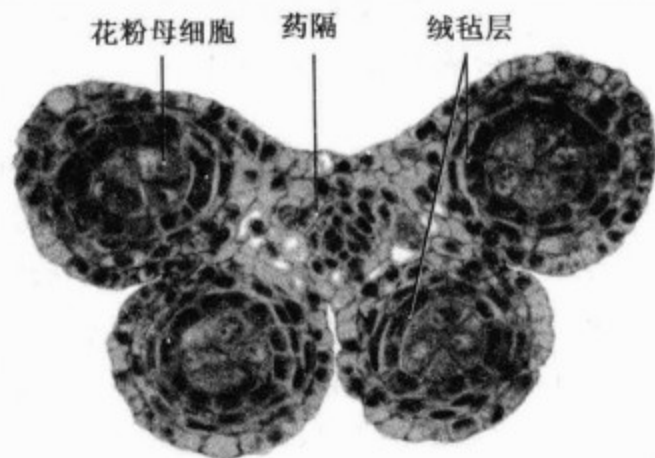


图 8-12 小麦幼嫩花药横切

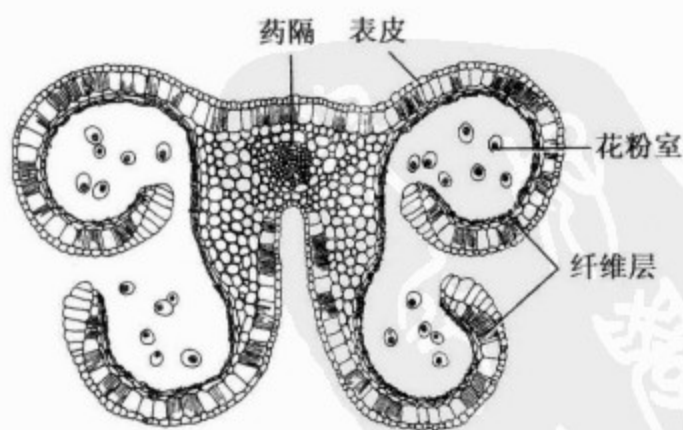


图 8-13 成熟花药的结构

2. 花药的成熟与结构

成熟的花药由药隔和花粉囊两部分组成。药隔是连接花丝和花粉囊的重要结构,包

括表皮、药隔基本组织和药隔维管束三部分。表皮和药隔基本组织细胞中的淀粉等贮藏物质被逐渐分解转移，药隔维管束则进一步分化成熟，表现为导管壁增厚、腔明显。花粉囊（或称药室）由花粉囊壁（分为药室外壁与药室内壁）和花粉室（花粉囊腔和花粉粒）组成。

花药表皮细胞呈扁长形，外壁可外凸，通常具明显的角质层，有气孔器。

药室内壁细胞径向伸长，细胞壁内五面呈斜纵向条纹状的次生加厚（有的植物为螺旋状加厚），加厚的壁物质主要为纤维素和少量的木质素。在此过程中，细胞内的贮藏物质逐渐消失，此时的药室内壁又称为纤维层（fibrous layer）。一些水生植物和闭花受精植物的药室内壁不发生带状加厚。药室内壁在纤维束状增厚时，常在两个相邻花粉囊交接处不发生加厚，留下一狭条状的薄壁细胞（有人称此类细胞为唇细胞）区域。开花后，花药暴露，细胞失水，因纤维层外切向壁不增厚而产生较多的皱缩，所形成的机械力使邻近的花粉囊交接处断开，并形成裂口（lacuna）。花粉粒则由花粉囊的裂口或裂缝处散出。

中层细胞在花药成熟过程中，其细胞内的贮藏物质被分解和转移，成为花粉粒发育成熟过程中的养分，其细胞壁被挤压变扁逐渐解体并被绒毡层吸收和利用。所以，成熟的花药中，无中层或仅有残留的中层。

绒毡层在花粉母细胞开始减数分裂时，其细胞核分裂但不伴随细胞质的分裂，常形成具有双核或多核的细胞。绒毡层细胞的生长过程可分为两个时期：①前期，从花药特异组织的分化到花粉粒形成的早期，绒毡层处于一种旺盛的生长状态，它对花粉粒发育的影响也主要集中在这时期。②后期，随着单细胞花粉粒的中央大液泡的形成及第一次有丝分裂的进行，绒毡层细胞程序性死亡而逐渐衰退、直至消失。根据绒毡层发育后期的形态差别，可将其分为腺质（分泌）绒毡层和变形（周原质团）绒毡层两种类型。

绒毡层的作用有以下几个方面：①提供或转运营养物质至花粉囊，花药成熟时，绒毡层解体，它的降解产物可以作为花粉合成DNA、RNA、蛋白质和淀粉的原料。②提供构成花粉外壁中的特殊物质——孢粉素，以及成熟花粉表面的脂类和胡萝卜素。③合成和分泌胼胝质酶，分解包围四分孢子的胼胝质壁使小孢子分离，如胼胝质酶过早或过迟释放均能导致花粉母细胞减数分裂不正常和雄性不育。④提供花粉外壁中一种具有识别作用的识别蛋白，在花粉与雌蕊的相互识别中对决定亲和与否起重要作用。绒毡层的发育和活动对花粉的发育与成熟起多种重要作用，如果绒毡层行为不正常，则花粉发育受阻，导致雄性不育。

研究表明，绒毡层细胞在花药成熟之前退化。①绒毡层细胞退化的特征：细胞壁变薄，细胞收缩，细胞质电子密度增加和极化。拟南芥绒毡层细胞在退化前，其质体中形成了嗜铁体和电子透明区，然后膜结构破裂，释放出内含物（Owen and Makaroff, 1995）。在光敏核不育水稻花药发育过程中，可育花药小孢子时期的绒毡层细胞开始退化，表现为细胞质基质电子密度增加，细胞器结构模糊，内吞噬泡出现。但在不育花药中，绒毡层细胞的结构没有明显变化并一直保存到开花期（Tian et al., 1998）。②Papini等（1999）发现 *Lobiviar auschii* Zecher 和 *Tillandsia albidula* Mez 两种植物的绒毡层细胞程序性死亡的超微结构特征，细胞和细胞核收缩、染色质在核周缘区域浓缩、内质网增大、包围细胞质形成内吞噬泡、线粒体束缚在微丝束上等。③绒毡层细胞程序性死亡与线粒体异常有关。在玉米T型细胞质雄性不育系中，线粒体DNA重组产生一个新基因，它编码一个只在线粒体中存在的13kDa多肽（URF13）。这种多肽位于线粒体内膜上，干扰了

线粒体中的电子传递过程和 ATP 合成,很可能由于线粒体功能的异常引起了绒毡层细胞提早死亡,进而导致了雄性不育 (Dewey et al., 1986)。④绒毡层细胞程序性死亡与液泡膜透性增加有关。Jones (2000) 将细胞接受某种信号而启动液泡中水解酶的释放,导致细胞程序性死亡的现象,称为液泡退化性细胞死亡 (vacuolar degenerative cell death)。绒毡层细胞退化前,其径向壁和内切向壁先降解 (Tian et al., 1998; Papini et al., 1999)。细胞程序性死亡过程中细胞壁的降解可能释放出低分子量的寡聚糖,这些寡聚糖又成为调控其他发育过程的信号 (Eberband et al., 1989)。

花粉母细胞经减数分裂,形成四分体,四分体解离,发育成单细胞花粉,经 1~2 次有丝分裂,逐步发育成为成熟花粉粒。

当花粉粒发育完成后,花药也已成熟,此时,因绒毡层解体而消失或仅存痕迹,成熟的花粉囊只剩有表皮、纤维层和成熟的花粉粒。

(二) 花粉粒的发育、形态与结构

1. 花粉粒的发育

在花粉囊壁发育的同时,初生造孢细胞也进行分裂。大多数植物的初生造孢细胞经几次分裂后,形成花粉母细胞 (pollen mother cell, PMC)。刚形成的花粉母细胞在双子叶植物中多呈多边形,单子叶植物中多为近圆形,体积较大、细胞核大、质浓且无明显的液泡。花粉母细胞之间以及与绒毡层细胞之间有胞间连丝存在,表明其结构与生理上保持密切联系,花粉母细胞逐渐积累胼胝质,形成胼胝质壁,并逐渐加厚直至胞间连丝被阻断,原有的纤维素壁消失。花粉母细胞发育到一定时期开始减数分裂 (meiosis)。

1) 花粉母细胞的减数分裂

减数分裂是植物生活周期 (life cycle) 中的一个重要阶段,与被子植物的有性生殖密切相关。减数分裂与花粉 (小孢子) 母细胞形成单细胞花粉粒 (小孢子) 和胚囊 (大孢子) 母细胞形成单细胞胚囊 (大孢子) 直接相关。减数分裂包括两次连续的有丝分裂,但 DNA 的复制只有一次,染色体也仅分裂一次。因此,一个花粉母细胞或胚囊母细胞经过减数分裂后,形成 4 个子细胞,每个子细胞染色体的数目 (以 $1n$ 表示) 比母细胞 (以 $2n$ 表示) 减少了一半,减数分裂因此而得名。例如,水稻花粉母细胞的染色体为 24 ($2n=24$),经过减数分裂所产生的花粉粒,染色体数目只有 12 ($n=12$)。

减数分裂间期,称为减数分裂前间期 (premeiotic interphase)。高等植物减数分裂前间期所持续的时间比有丝分裂长得多,绝大部分的 DNA 在此期中合成,极少量的 DNA 在减数分裂前期 I 中的偶线期和粗线期合成。细胞进入减数分裂就绪状态 (state meiotic readiness) 后,即可进行减数分裂 (参见第一章)。

减数分裂的胞质分裂有连续型和同时型两类。

连续型 (successive type) 减数分裂第一次分裂末,随即产生新壁形成二分体,然后在第二次分裂末,再在二分体各自的细胞中产生细胞板,形成四分体。由于第二次的分裂面与第一次的分裂面相垂直,四分体排列在一个平面上。其壁的发育为离心式,即胼胝质先在细胞板的中央沉积,然后向两侧扩展,直到和母细胞外围的胼胝质壁相接。该类型多见于单子叶植物,如水稻、小麦、玉米、百合等,少数双子叶植物如金鱼藻、夹竹桃等也是如此 (图 8-14A)。

同时型 (simultaneous type) 细胞壁发生在减数分裂的第二次分裂期末, 形成四个子细胞核以后, 因细胞壁互不垂直, 故四分体呈四面体型。其壁的发育为向心式, 胼胝质从绒毡层一侧的壁开始, 逐渐向四分体的中央积累, 同时把四分体中的细胞彼此隔开。该类型多见于双子叶植物, 如棉花、油菜、烟草、花生、蚕豆、茶等, 单子叶的兰科、灯心草科以及莎草科等也属于此类型 (图 8-14B)。

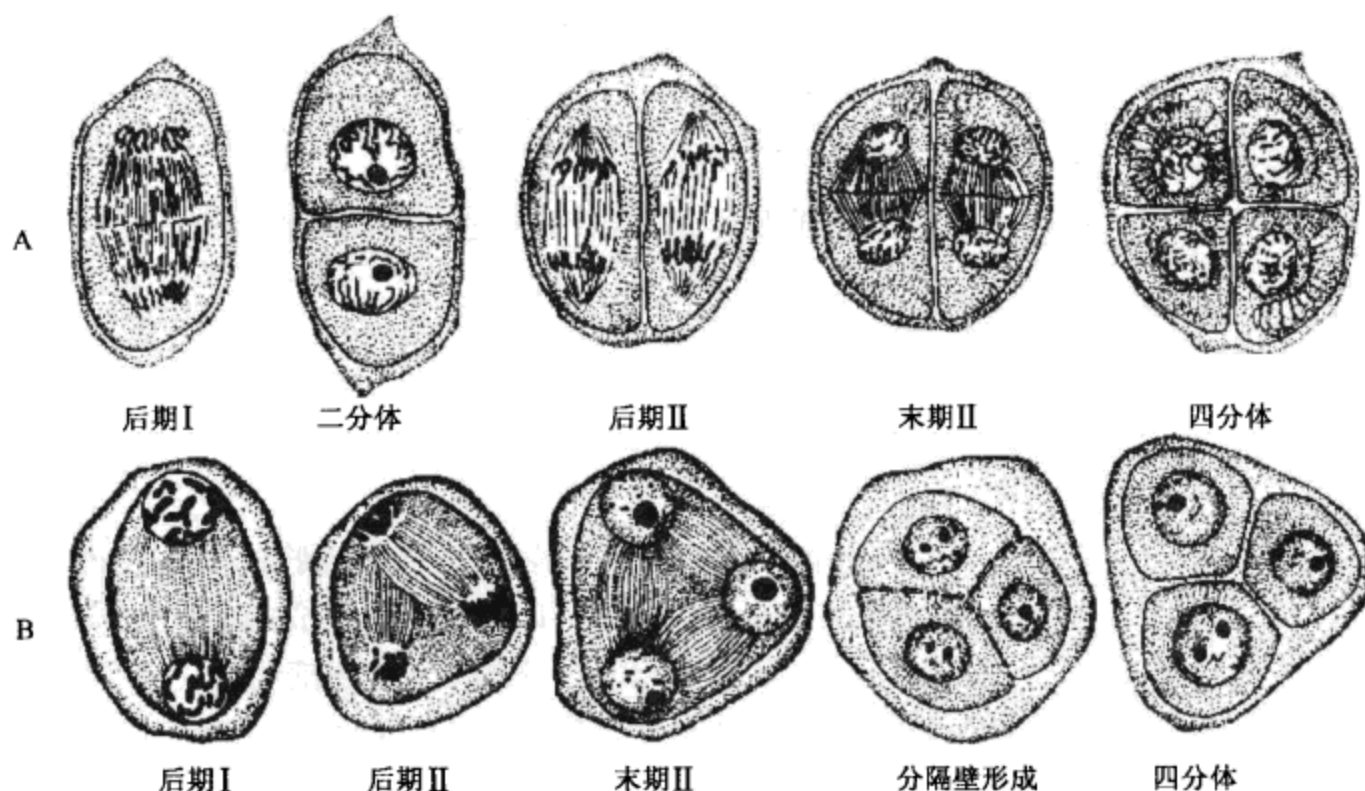


图 8-14 花粉母细胞减数分裂的胞质分裂类型

A. 连续型 (小麦) B. 同时型 (蚕豆)

花粉母细胞经减数分裂形成四分体以后, 四分体的细胞逐渐彼此分离, 形成四个单核的花粉粒 (小孢子)。但有些植物由同一花粉母细胞形成的四个花粉粒始终结合在一起, 保持四分体的状态, 如杜鹃、香蒲的花粉。兰科、萝藦科的花粉粒多数胶着成块, 叫做花粉块。

减数分裂对保持遗传的稳定性和变异性有十分重要的意义。通过减数分裂形成单核花粉粒和单核胚囊, 由它们分别产生的精细胞和卵细胞都是单倍体, 精细胞、卵细胞结合后, 形成的合子再发育成胚, 恢复了二倍体, 从而使物种的染色体数目保持相对的稳定性; 同时由于同源染色体的联会与交叉, 使遗传物质发生交换与重组, 提供了新的变异, 使后代增强了生活力和适应性, 同时, 研究植物的减数分裂对于探讨植物遗传和变异的内在规律和进行有性杂交育种等都有着重要的意义。

不同种植物减数分裂所持续的时间不同。牵牛为 12h, 荠菜为 18h, 小麦为 4h, 洋葱为 96h, 延龄草可长达 274h。在减数分裂各期, 前期 I 所需的时间最长, 其余各期较短。

花粉母细胞进行减数分裂的过程中, 生理上处于十分活跃的状态, 一般农作物、果树、蔬菜在花粉母细胞减数分裂期间 (特别在前细线期和从四分体到单核花粉粒形成初期), 对环境条件的变化甚为敏感。例如, 水稻花粉母细胞减数分裂时期, 正是水稻生育中的孕穗期, 此时若遇到干旱、低温、光弱、日照过短、缺乏营养或氮肥过多等, 都会影响正常花粉粒的形成, 从而影响结实, 降低产量。

各种农作物花粉母细胞的减数分裂时期, 常以植株的形态指标进行预测, 如水稻、大麦和小麦

等作物，可根据剑叶的叶环与下一叶的叶环间距离的数值、小穗的长度、幼穗的长度、幼穗开始分化后的天数和积温指数来判断。例如，水稻剑叶和下一叶环重叠，叶环距为0，颖花长度达到全长的55%~60%时为减数分裂盛期；棉花的花粉母细胞减数分裂期，约为花瓣即将露出萼片的时候，此时花蕾长度约3~4mm；油菜的减数分裂在花蕾约为2mm左右的时候。不同作物、不同品种或不同地区，花粉母细胞减数分裂的盛期常有差异，应根据具体情况参照不同的方法，综合鉴别，提高测报的准确性。

2) 花粉粒的发育

减数分裂后，由于胼胝质壁的溶解，单核花粉粒从四分体中游离出来，释放到花粉囊中。它们还需要进一步的发育，才能形成成熟的花粉粒，进行传粉。

花粉粒初期细胞壁薄，细胞质浓，核位于细胞的中央。它们不断地从周围吸取绒毡层的分泌物或其降解物，体积增大，细胞质中的小液泡合并成中央大液泡，细胞质成一薄层，细胞核通常被挤向与花粉粒壁上萌发孔相对的一侧（单核靠边期），如水稻、小麦等禾本科植物。此后，细胞核在近壁处不均等分裂，其纺锤体多与花粉粒的壁垂直，细胞板呈弧形弯向生殖核一侧。分裂结果，形成一大一小两个细胞，大的为营养细胞（vegetative cell），小的为生殖细胞（generative cell）。两者所处位置或分化结果不同，其细胞特征亦不同（图8-15）。

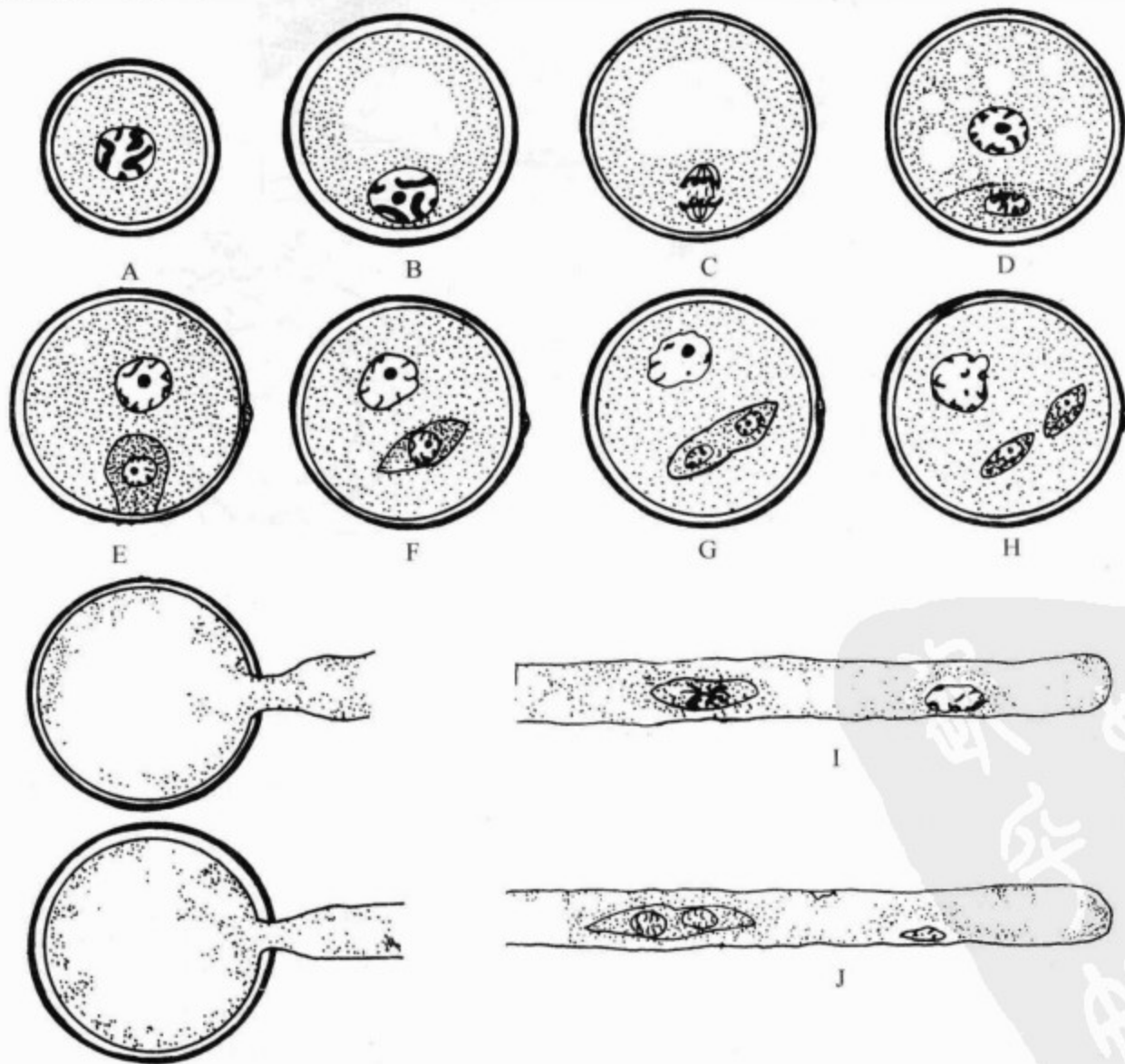


图8-15 花粉粒的发育与花粉管中精细胞的形成

A. 单核居中期 B. 单核靠边期 C. 单核分裂期 D~F. 营养细胞与生殖细胞形成期
G、H. 三细胞花粉形成期 I、J. 花粉管中精细胞的形成（仿 Maheshwari）

营养细胞包含了单核花粉的大液泡及大部分细胞质，细胞器丰富，代谢活跃，并含有大量的淀粉、脂肪、色素及生理活性物质等，营养细胞的功能主要与花粉发育所需营养以及花粉管的生长有关。两个子细胞之间的壁不含纤维素，主要由胼胝质组成。在花粉粒的壁和生殖细胞的质膜之间也有胼胝质渗入。

生殖细胞最初紧贴着花粉粒的内壁，呈凸透镜形或半球形，核大，只有少量的细胞质。随着生殖细胞收缩、内移，细胞渐渐变圆，与花粉粒的内壁分离，游离在营养细胞之中，出现细胞中有细胞独特现象。此时，生殖细胞变为球形，胼胝质壁消失，成为裸露的细胞，成为细胞中细胞（与营养细胞共壁）。以后，生殖细胞渐渐伸长，呈纺锤形（图 8-16）。

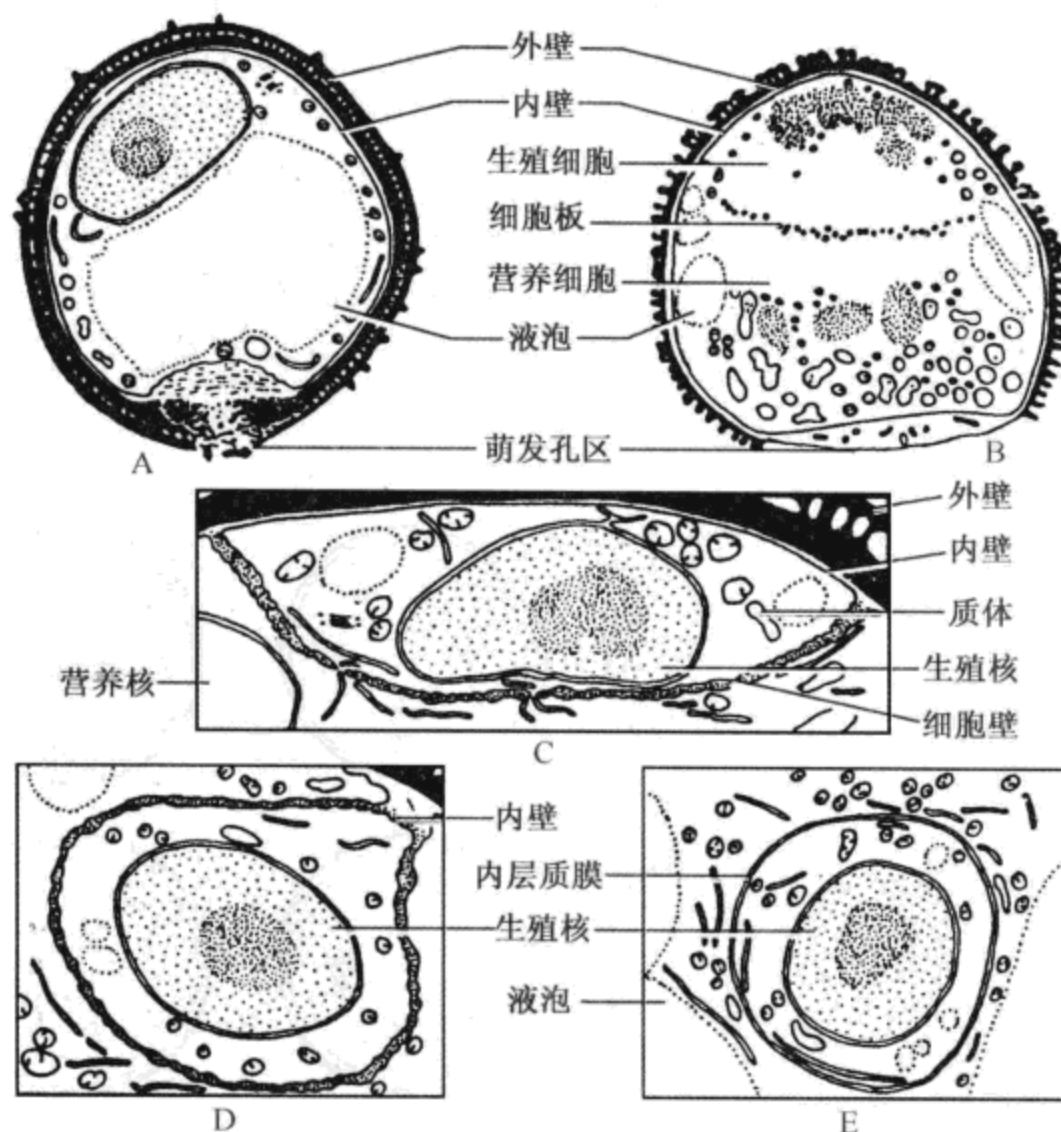


图 8-16 花粉粒内生殖细胞的形成

A. 菊头桔梗 (*Jasione montana* L.) 有丝分裂前的单核花粉粒，细胞核位于与萌发孔相对的位置 B. 绣球百合 (*Haemanthus katharine* Baker.) 单核花粉粒有丝分裂后的胞质分裂，主弧线的细胞板把生殖细胞和营养细胞分开 C. 亚麻生殖细胞核一侧的弧形细胞壁已与花粉粒的内壁相连，生殖细胞呈凸透镜形 D. 亚麻生殖细胞与花粉粒的内壁脱离，仍可见到与内壁有很少的连接 E. 亚麻生殖细胞被两层质膜包围，浸没在营养细胞的细胞质中

花粉粒壁发育始于四分体形成之后。最初，在四分体的胼胝质壁与子细胞质膜之间，四分体质膜表面的“多糖-蛋白质”复合物指导纤维素沉积成颗粒状原外壁 (primexine)，由此发展为孢粉素受体颗粒 (sporopollenin acceptor particles, SAPs) 或沉积点 (nucleation points) 积累孢粉素。这样，四分体的质膜表面由最初出现的许多球状颗粒逐渐发展成若干圆柱状突起，作辐射状排列于花粉粒的表面，进一步积累孢粉素，形成基粒棒。基粒棒基部扩展，并互相连接形成基足层 (foot layer)。基粒棒的顶端自组织沉积孢粉素，使其扩展、联结，形成覆盖层 (tectum)。覆盖层、基粒棒层 (baculum) 构成花粉外壁 (exine) 的外层 (sexine)，基足层又称为花粉外壁内层 I，花

粉的质膜分泌纤维素物质,形成外壁内层Ⅱ,它与基足层(内层Ⅰ)共同构成花粉外壁内层。内壁(intine)通常在花粉粒分裂阶段开始形成。花粉内壁与外壁内层Ⅱ相同,主要是纤维素等。最新研究表明,不同植物花粉外壁的形态结构差异,与花粉母细胞减数分裂后的四分体膜表面的“多糖-蛋白质”复合物的种类、数量、分布格局密切相关(Nina Gabarayeva and Alan R. Hemsley, 2007)。

花粉成熟时,只有生殖细胞和营养细胞的花粉粒称为二细胞花粉粒,约70%的被子植物,如双子叶植物的棉花、茶、桃、梨、柑橘等;单子叶植物的百合、薯蓣、香蒲及许多兰科植物等的花粉粒成熟时是二细胞花粉粒。另外一些植物如水稻、小麦、玉米、莎草和向日葵等,它们的花粉粒在花药中尚需进一步的发育,其生殖细胞进行一次有丝分裂,形成两个精细胞(sperm),成为三细胞花粉粒(图8-15)。

2. 花粉粒(小孢子)发育中胼胝质壁、淀粉粒、细胞器的动态变化

(1) 胼胝质壁的动态

胼胝质在小孢子母细胞角隅处的初生壁和质膜之间沉积(Bhatia and Malik, 1993),与胞内粗糙内质网和高尔基体有关(Shukla et al., 1998),是小孢子母细胞进入减数分裂的一个先决条件(Bhatia and Malik, 1993);减数分裂Ⅰ的后期或末期,胼胝质开始在母细胞的赤道区沉积,形成环状胼胝质带,并逐渐向中央延伸,直至将母细胞均等地分隔成两部分。随后在两部分细胞质的中部再次出现胼胝质带,并与减数分裂Ⅰ时所形成的胼胝质带相连,并向中心部位伸展,最终将花粉母细胞分隔为4个单细胞花粉粒(肖德兴和陈祖铿, 1990; Chen et al., 1994; 肖德兴, 1994)。

胼胝质壁隔离花粉母细胞与孢子体组织,保证花粉形成和发育成配子体;1~2 μ m的通道(胞接管)有利于花粉母细胞(间)内含物的交换,保证减数分裂的同步性(胡适宜, 1982)。

四分体时期,胼胝质的积累量和成壁表面特征与植物所处生境环境有关。与水生植物相比,旱生植物的四分体胼胝质壁厚、密度大,说明胼胝质能减少水分的散失(A. F. Popova et al., 2008)。

从单核小孢子到成熟花粉这一时期胼胝质壁的动态变化在一些松杉类植物中研究较多(肖德兴和陈祖铿, 1990; Chen et al., 1994; 肖德兴, 1994)。随着胼胝质壁的解体,小孢子游离出来。

(2) 细胞器和淀粉粒的动态

在早前期Ⅰ,所有线粒体和质体都聚集成团,部分质体仍继续分裂。聚集后的细胞器在中前期Ⅰ分开。在小孢子发生时期质体和线粒体聚集(Went and Cresti, 1989)。

细胞器的第二次聚集发生在前期Ⅰ的末期,在末期Ⅰ或末期Ⅰ后的赤道板处聚集成带状,一直延续到末期Ⅱ。末期Ⅰ晚期成膜体解体,此时没有胞质分裂,细胞器明显在赤道板处聚集。在一些植物中,减数分裂Ⅱ后,细胞器改变聚集状态,主要集中于细胞壁形成和胞质分裂的位置,以利于质体和线粒体同等比例的分配于减数分裂后的细胞中(Rodkiewicz and Duda, 1988)。

研究松杉类植物小孢子发育过程中淀粉粒动态表明,淀粉粒与细胞器的变化有相似之处。在二分体时期有赤道板分布现象,四分体时,淀粉粒主要集中于细胞质的分裂面(陈祖铿和肖德兴, 1990; 肖德兴, 1994)。细胞器和淀粉粒的动态变化可能与细胞质的重组和新细胞壁的形成有关。

(3) 花粉粒发育过程中的特异基因

SPL基因在孢原细胞和小孢子母细胞中表达,促进小孢子母细胞的形成(Yang and Enkatesan, 2000),是拟南芥小孢子发生初始阶段的必需基因。在突变体spl花药中,花药壁和绒毡层的

形成被破坏,说明 *SPL* 基因与花药壁的发育也有一定关系。已知在花粉发育中表达的基因可分为早、晚两个时期 (Mascarenhas, 1990), 早期基因的转录在减数分裂后即可检测到, 而在成熟花粉中减少或完全消失。例如, Roberts 等 (1991) 从油菜中分离到的 *I3* 基因在小孢子有丝分裂时表达最高, 然后随着花粉的成熟逐渐减弱。晚期基因的转录最早发生于小孢子有丝分裂时期, 并且随着花粉的成熟继续累加。例如, 油菜的 *Bp10* 基因 (Albani et al., 1990)、烟草的 *NTP303* 基因 (Weterings et al., 1992) 等都在成熟花粉中表达最高。Spielman (1997) 和 He 等 (1999) 报道了几个影响减数分裂的基因和突变体, 其中 *MS5* 基因已被克隆, 它编码一个与联会复合体蛋白和细胞周期调控蛋白具有有限同源性的蛋白。该基因能导致小孢子在减数分裂 II 后又经历一次额外的分裂。*ASK1* 基因的表达使减数分裂后期 I 的染色体不分离, 产生含有不正常染色体核型的小孢子 (Yang et al., 1999)。*SYN1* 基因则在减数分裂 I、II 过程中导致染色体不分离, 结果产生不育小孢子 (Bai et al., 1999)。*MEI1* 基因影响减数分裂, 导致四分体的数目、大小和 DNA 的含量均不正常 (He and Mascarenhas, 1999)。

(4) 花粉发育——不对称分裂和细胞的命运

小孢子第一次不对称分裂产生两个大小不等、结构和命运不同的细胞, 即营养细胞和生殖细胞。大量资料表明, 小孢子的不对称分裂和细胞不同的发育命运是花粉发育过程中特异基因表达的结果。

不对称分裂是分化形成生殖细胞的必要条件。西红柿花粉的特异启动子 *LAT52* 特异地在营养细胞中表达, 是一个检测细胞命运的配子体分子标记因子 (Twell, 1992), 决定两种细胞的命运。利用微管抑制剂或秋水仙碱处理等, 可以诱导小孢子在第一次分裂时发生对称分裂, 形成两个同等大小的细胞 (Tanaka and Ito, 1981; Terasaka and Niits, 1987)。在营养细胞内特异表达的基因也在这两个细胞中表达, 这两个细胞均具有营养细胞特性。

Eady 等 (1995) 提出主动抑制模式和被动抑制模式解释配子体决定因子。在被动抑制模式中, 配子体因子从生殖细胞的一端除去, 抑制了营养细胞特异基因在生殖细胞内的活性。在主动抑制模式中, 生殖细胞中存在一种特异抑制子, 阻碍了营养细胞特异基因在生殖细胞内的表达。小孢子内部的极性因子影响不对称分裂。

Twell 和 Howden (1998) 认为, 染色质的浓度也是影响特异基因表达的一种因子。细胞核的位移与纺锤体轴的决定, 均是保证小孢子正常不对称分裂的两个重要过程。影响不对称分裂的另一重要因素是小孢子内部极性因子的分布, 保证核迁移到细胞壁附近; 为不对称分裂建立垂直于小孢子壁的纺锤体轴。

在拟南芥中, 与不对称分裂和细胞极性有关的突变体有多种, 其中 *stud* 和 *tes* 突变体的基因图谱相近, 抑制突变体的小孢子在减数分裂 II 后形成胼胝质壁, 成为在同一细胞质内含有 4 个核的多核小孢子, 且小孢子正常发育, 最后形成含有 4 对精细胞的成熟花粉。说明在同一细胞质内的 4 个核均经历了迁移和不对称的分裂过程, 且减数分裂后胞质分裂和分隔对小孢子的不对称分裂并不十分重要 (Hülkamp, 1997; Spielman, 1997)。*solo* 突变体是由于纺锤体等的基本结构或调控元件损伤而导致的细胞周期缺陷型。在其成熟花粉中, 多数只含有一个核, 说明在小孢子第一次分裂时核分裂和胞质分裂失败, 且 *LAT52* 基因高效表达, 类似于营养细胞的命运, 说明小孢子不发生分裂的缺陷程序化过程的产物是营养细胞 (Twell and Howden, 1998)。*scp* 突变体的花粉提前发生对称分裂, 其中, 一个子细胞分裂形成两个精细胞, 而另一个子细胞不再分裂, 说明只有一个子细胞保留着极性和不对称分裂的能力。这证明了极性因子早期在径向壁上的不对称分布 (Chen and McCormick, 1996)。

尚待探究的问题: 研究花粉发育中减数分裂及生殖细胞和营养细胞的分化等关键问题时, 分子技术和新的细胞生物学方法的应用; 细胞质的重组和细胞器与细胞壁形成之间的关系; 与花粉发育有关的基因表达和细胞学现象及遗传规律; 小孢子不对称分裂特异基因的分子机理等。

3. 成熟花粉粒的形态

花粉粒的形态和构造十分多样，其形状、大小、外壁上纹饰的差异，萌发孔的有无、数量和分布等特征，都随植物种类而异，且其特征非常稳定。

成熟花粉粒的形状一般多呈球形、椭圆形，也有略呈三角形或长方形的。水稻、小麦、玉米、棉花、柑橘、桃、番茄、紫云英等为球形；油菜、蚕豆、桑、梨、苹果等为椭圆形；茶略呈三角形；此外，有的呈线形或四方形等（图 8-17）。

大多数植物花粉粒的直径为 $15\sim 50\mu\text{m}$ ，水稻花粉粒的直径为 $42\sim 43\mu\text{m}$ ，玉米为 $77\sim 89\mu\text{m}$ ，桃为 $50\sim 57\mu\text{m}$ ，棉花为 $125\sim 138\mu\text{m}$ ；最大的如紫茉莉为 $250\mu\text{m}$ ，属巨粒型；最小的花粉粒为高山勿忘草 (*Myosotis sylvatica* Hoffm.)，仅为 $2.5\sim 3.5\mu\text{m}$ ，属微粒型。

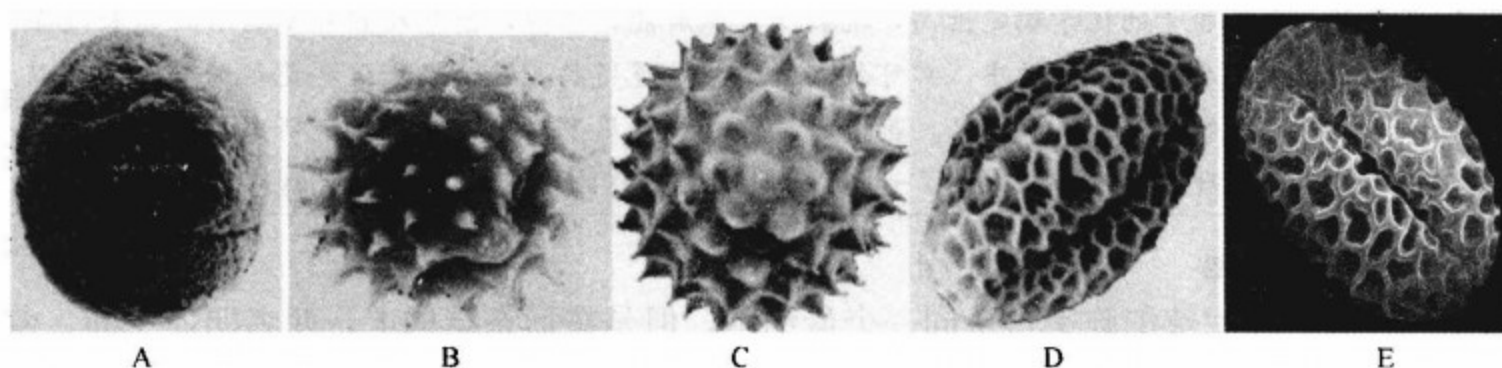


图 8-17 花粉粒的形态

A. 桉 B. 扁果 C. 棉 D. 香雪球 E. 华丁香 (冯大领供)

4. 成熟花粉粒的结构

成熟花粉粒有二细胞花粉粒 (two-celled pollen grain) 和三细胞花粉粒 (three-celled pollen grain) 2 种类型。它们除了都具有 1 个共同的花粉壁 (pollen wall) 和营养细胞 (又称管细胞, tube cell) 外，二细胞花粉粒还含有 1 个生殖细胞，三细胞花粉粒则还含有 2 个精细胞。花粉壁具有外壁和内壁两层结构，营养细胞与生殖细胞分别具有不同的形态、结构和生理功能（图 8-18）。

(1) 花粉壁

花粉壁包括外壁和内壁两层结构。外壁较厚、硬而缺乏弹性。除少数植物的花粉粒表面光滑外，多数植物的花粉外壁上常具有条纹、皱波纹及网纹等不同形式的雕纹，并有刺、疣、棒状或圆柱状等各种附属物。花粉壁上有萌发孔，萌发孔是外壁上不增厚的部位，仅有增厚的内壁，它直接或间接地与花粉粒的萌发有关。

花粉粒的内壁较薄，软而有弹性，在萌发孔处常较厚。内壁的主要成分为纤维素、果胶质、半纤维素及蛋白质等。

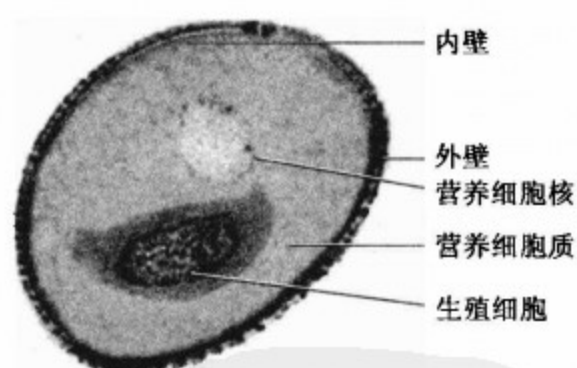


图 8-18 成熟花粉粒的结构

花粉粒的外壁和内壁不同于一般植物的细胞壁，最大的区别在于含有蛋白质及酶类。外壁蛋白质与内壁蛋白质的来源、性质及功能有很大差别，外壁蛋白质由绒毡层制造并转移而来，来自植

物的母体,具有基因型的特异性。传粉后,在和柱头的相互识别过程中,起着重要的作用。内壁蛋白质是花粉粒本身制造的,受单倍体基因的控制。此外,外壁和内壁上所含酶类也有所不同,内壁主要含有与花粉萌发及穿入柱头组织有关的酶类。花粉蛋白质或酶类容易在湿润以后被释放到周围环境中去,从而发生催化反应。此外,花粉蛋白质还是致人花粉过敏症的主要过敏源,如豚草(*Ambrosia artemisiifolia* L.)的花粉能引起淌眼泪、流鼻涕等症状。

花粉壁上的萌发孔有多种形态,长的为沟(colpus),短的为孔(pore)。萌发孔的数量变化较大,如水稻、小麦等禾本科植物的花粉粒只有一个萌发孔,棉花有8~16个萌发孔,其他锦葵科植物的萌发孔可多至50个以上,但樟科植物的花粉粒却无明显的萌发孔。萌发沟的数量变化较少,如油菜等十字花科植物的花粉粒有3条沟;梨属、苹果属及烟草等的花粉粒3条沟中有孔。花粉粒外壁的主要成分为孢粉素,此外尚有纤维素、类胡萝卜素、类黄酮素、脂类及蛋白质等,所以花粉粒常呈黄色、橙色。

花粉粒外壁孢粉素的化学稳定性高,抗酸及抗酶解能力很强,使花粉粒外壁的雕纹能长期保存。所以在古代地层或泥炭积层中,常可找到古代植物遗留的花粉,根据这些花粉的特征,可以推断当时生长的植物种类和分布情况。花粉的这些特征被用来鉴定植物种类、研究植物的系统分类、演化关系和地理分布等,已形成了一门专门的学科,称为孢粉学(palynology)。

(2) 营养细胞

营养细胞和生殖细胞来自于同一个母细胞,但是在形态结构上,两者明显不同。营养细胞较大,核结构疏松,核质常向外扩散,含酸性蛋白质较多,染色较浅,通常没有核仁,有的植物营养细胞核呈不规则的瓣裂状。营养细胞的细胞质多,细胞器丰富,有大量的质体、线粒体、内质网、多聚核糖体、高尔基体及小泡。RNA含量较高(对花粉管的生长和生殖细胞的分裂是必要的)。贮藏物质的含量也丰富,花粉成熟时,营养细胞中贮藏有大量的淀粉、脂肪等,还有各种酶、维生素、无机盐等,在花粉粒的发育后期,质体中常积累大量的淀粉粒,营养细胞的代谢活动较旺盛,这对以后花粉粒萌发和花粉管生长有利。

(3) 生殖细胞

在二细胞型花粉粒中,生殖细胞无细胞壁,纺锤形的裸细胞,核结构紧密,组蛋白丰富,染色较深,核仁1~2枚,细胞质较少,内质网较不明显,线粒体小,有成群的微管,与细胞的长轴平行分布,对维持细胞的形状起重要作用。

(4) 精细胞

精细胞体积小,大的为 $50\mu\text{m}\times 8\mu\text{m}$,中等的为 $20\mu\text{m}\times 4\mu\text{m}$,小的为 $6\mu\text{m}\times 2\mu\text{m}$,在三细胞花粉粒中,精子已经形成,其形状在不同的植物中常有变化,有纺锤形、球形、蠕虫形、带形、弧形、椭圆形等。精细胞的结构较为简单,缺少细胞壁,细胞核大,细胞质呈薄层,含线粒体、高尔基体、核蛋白体、内质网和微管等多种细胞器,无质体。

20世纪80年代以来,应用电镜技术和计算机三维重组技术,发现在某些被子植物成熟三细胞花粉中,两个精子在形态、结构和遗传上存在差异。较大的一个与营养核紧密连接,较小的一个不与营养核连接。较大的精细胞中,只有极少的质体,但有大量的线粒体,在双受精时,这个精细胞将与中央细胞融合,而较小的精细胞却有丰富的质体和少量的线粒体,将来与卵细胞融合,这种来源于同一生殖细胞的一对姐妹精细胞之间的差异,称为精子的异型性。精子的异型性可导致选择性受精。被子植物在精细胞与营养核之间和一对精细胞之间存在物理上的连结(physical

association) 与结构上的连接 (structural connection) 的结构单位, 称为雄性生殖单位 (malegerm unit, MGU) (图 8-19)。例如, 油菜花粉粒中, 营养核高度卷曲, 中央部位有一个显著的凹陷, 两个相连的精子都具有尾部, 其中一个尾部较短靠近营养核但不穿入, 另一个精子尾部长 $10\mu\text{m}$ 左右, 穿入营养核, 所有的雄性核和细胞质的遗传物质包容在一起, 成为一个完整的传递单位 (图 8-19)。目前, 已在十种植物中观察到雄性生殖单位, 雄性生殖单位的功能可能是作为传递精细胞的装置, 使精细胞有序地到达雌性的靶细胞, 它的更深刻的生物学意义还有待于进一步研究。这一新概念的提出与确认, 无疑对植物受精机制的认识方面起重要的推动作用, 并将为植物的育种和改良带来深刻影响。

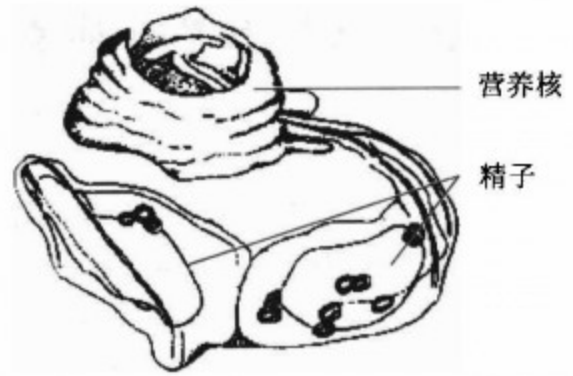


图 8-19 雄性生殖单位

(5) 花粉的内含物

花粉的内含物主要贮藏于营养细胞的细胞质中, 包括营养物质、各种生理活跃物质和盐类等。成熟花粉的化学成分主要为: 蛋白质 $7.0\% \sim 26.0\%$, 糖类 $24.0\% \sim 48.0\%$, 脂肪 $0.9\% \sim 14.5\%$, 灰分 $0.9\% \sim 5.4\%$, 水分 $7.1\% \sim 16.0\%$ 。花粉贮藏物质以淀粉和脂肪为主。通常风媒植物的花粉多为淀粉质的, 虫媒植物的花粉则多为脂肪质的。此外, 花粉中还含有果糖、葡萄糖、蔗糖、蛋白质以及人体必需的多种氨基酸, 这些必需氨基酸含量越丰富, 花粉的营养价值就越高。脯氨酸在花粉中的数量与作用较为突出, 玉米花粉中的脯氨酸含量为其氨基酸总量的 72% , 水稻二胞花粉期的脯氨酸含量也达到 50% 。脯氨酸的含量常是花粉育性的重要标志, 不育花粉中的脯氨酸显著减少。

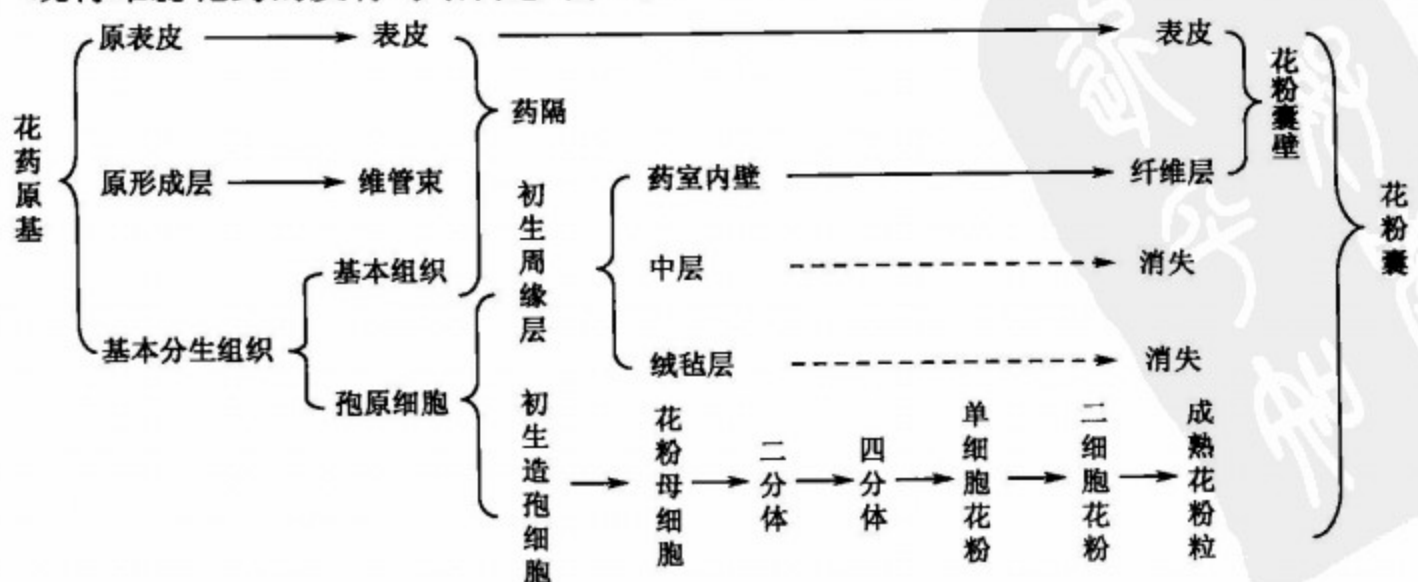
花粉含有多种维生素, 且含量很高, 其中尤以 B 族维生素最多, 但缺乏脂溶性维生素。

花粉中的生长调节物质通常包括植物生长素、细胞分裂素、赤霉素、芸苔素、乙烯等。葡萄、百合花粉中含有赤霉素, 柑橘花粉产生乙烯, 油菜花粉中提取出芸苔素, 花粉的生长调节物质有抑制或促进花粉生长的作用。

花粉中含有各种不同的酶, 主要是水解酶或转化酶、淀粉酶、脂肪酶、蛋白酶、果胶酶和纤维素酶等。酶对花粉管生长过程中的物质代谢、分解花粉的贮藏物质以及同化外界物质起重要作用, 近年来花粉同工酶的研究为鉴定植物的亲缘关系开辟了一条新的途径。例如, 苹果属花粉同工酶可作为鉴定种的标准, 玉米花粉同工酶可用来鉴定不同的基因型。

花粉中还含有花青素、糖苷等色素以及占干重 $2.5\% \sim 6.5\%$ 的无机盐。色素对紫外线起着滤光器的作用, 能减少紫外线对花粉的伤害, 使花粉能保持较高的萌发率。

现将雄蕊花药的发育与结构总结如下:



三、花粉植物与单倍体育种

(一) 花粉的生活力

花粉的生活力因植物种类不同而差异很大,花粉生活力的长短,既决定于植物的遗传性,又受到环境因素的影响。在自然条件下,大多数植物的花粉从花药中散出后,只能存活几小时、几天或几周。一般木本植物的花粉生活力长于草本,如在干燥凉爽的条件下,苹果的花粉能存活 10~70d,柑橘为 40~50d,麻栎则为一年。草本植物中,棉属的花粉在采后 24h 内,存活率 65%,超过 24h 很少存活;多数禾本科植物的花粉存活不超过 1d,玉米为 1~2d,水稻的花粉在田间条件下,经 3min 就有 50% 丧失生活力,5min 后几乎全部死亡。

花粉粒的类型也与生活力有关,通常三细胞花粉粒因多分裂一次而消耗一部分营养,其生活力较二细胞的低,不耐贮存,对外界不良条件耐受力较差。

影响花粉生活力最重要的环境因素是温度、相对湿度和气体环境。控制这几个因素,最大限度地降低花粉的代谢水平,使花粉处于休眠状态,这是延长花粉生活力的基本原则。近年来,在贮藏花粉方面利用超低温(-192°C 的液态空气或 -196°C 的液氮)、真空或降低氧分压以及快速冷冻干燥等方法,大大延长了花粉的生活力,取得良好的效果。

花粉的生活力与农林业,特别与植物育种和栽培的关系很大。在生产和杂交育种时,人们常常需要采集和贮藏花粉,进行人工辅助授粉和杂交授粉,以提高结实率或获得优良的杂交组合。在进行远距离或不同开花期的亲本间杂交育种时,更需要贮存有活性的花粉粒。因此,研究花粉粒的生活力和贮存条件很有实践意义。

(二) 单倍体育种

利用花药和单(核)细胞靠边期的花粉粒离体培养,使其产生愈伤组织(callus)或胚状体(embryoid),然后分化成植株的方法已得到普遍应用。这种来自花粉粒的植株,称为花粉植物(pollen plant),因花粉粒的染色体是单倍体,故又称其为单倍体植物(haploid plant),不过这种植物比较矮小,不能正常开花结实,其细胞中的染色体需经过人工或自然加倍后,才能产生正常开花结实的纯合二倍体植物(pure diploid plant)。

由花粉诱导形成单倍体植株有两种方式。一种是由花粉直接形成“胚状体”,“胚状体”一般经过与合子胚相类似的各个发育时期,形成单倍体植株。一种是由花粉形成愈伤组织,再将愈伤组织转移到分化培养基上,诱导出单倍体植株。在花药和花粉培养中,花药的不同发育时期对诱导分化有很大的影响,由于培养条件及培养基成分的不同,同一植物的花药,其适于培养的发育时期也相应地发生变化,一般多采用处于单核中期或晚期的花粉。

花粉植物的培养,不仅是育种方法上的一种新手段,同时也具有较大的现实意义。应用这种方法育种,可以减少杂种分离,缩短育种年限,提高选择效率,减少田间实验用地和人力,对异花传粉的植物能迅速获得自交系。对品种提纯、复壮或开展对植物器官的建成和遗传等的研究很有意义。

我国于 1970 年起,正式进行单倍体育种,在较短的时间内获得较快的进展,共育出约 60 种经济植物的花粉植物,其中近 20 种是我国首先培养出来的,其中烟草、水稻、小麦花培新品种已投入大面积生产。无论在基础理论还是在育种实践上都获得显著成绩,使我国的单倍体育种进入世界先进行列。

四、雄性不育与利用

被子植物开花时,一般都能散出正常发育的花粉粒。但也有一些植物,散出的花粉发育不正常,

没有正常的精细胞或精子，这一现象称为花粉败育 (abortion)。花粉败育的原因包括：①结构 (花药退化) 型，如花药瘦小或畸形；或药隔维管组织中的导管、筛管分化不完全；或花粉囊壁的绒毡层肥大宿存或过早解离等。②生理 (花粉败育) 型，如花粉母细胞不能正常进行减数分裂；或减数分裂后，花粉停留在单核或双核阶段，不能产生精细胞；或绒毡层的细胞代谢异常等。③营养型，因营养因素导致雄蕊发育不良，一般无花粉。④环境型，温度过低，或严重干旱等导致雄蕊发育异常等。

有些植物由于受其遗传、生理或环境等的因素影响，而花药或花粉不能正常发育的现象称为雄性不育 (male sterility)。雄性不育植物其雌蕊一般发育正常，这种现象已见于 40 多个科的几百种植物或种间植物中。生产上，由水稻、高粱、玉米、油菜、棉花、番茄等植物育出的雄性不育植株群体，称为雄性不育系。这样的雄性不育系有的属于遗传型雄性不育，如细胞核雄性不育 (genic male sterility)、细胞质雄性不育 (cytoplasmic male sterility) 和核质互作型雄性不育 (genic cytoplasmic sterility) 等；有的属于环境型雄性不育，受特定环境的影响导致雄性不育，如水稻的光敏核不育和温敏核不育等，它们分别在长日照和低温条件下才表现出雄性不育现象等。

此外，应用化学杀雄等方法诱导，也可产生非遗传性的雄性不育植株。

雄性不育在杂交育种中有很重要的作用，作物的杂种一代有着很强的杂种优势，利用雄性不育系进行杂交育种，可免去人工去雄这一复杂的操作过程，既能节约大量人力，又保证了种子的纯度。在雄性不育的基础上开展杂交优势的利用是多种作物育种的主要手段之一，最成功的例子是我国科学家袁隆平院士在水稻杂交育种方面进行的研究与实践，使我国在这方面的工作居世界领先水平。

第三节 雌蕊的发育与解剖结构

从形态发生上，雌蕊由一至数个变态的叶卷合而成。组成雌蕊的基本单位叫心皮 (carpel)，心皮是适应于生殖的变态叶。每一心皮通常有三条维管束，其中相当于叶片中脉的维管束称为背束 (dorsal carpellary bundle)，两侧的维管束称为腹束 (ventral carpellary bundle)。心皮在形成雌蕊时，常向内卷合，使近轴的一面 (或称腹面) 闭合起来，心皮边缘连接处称为腹缝线 (ventral suture)；与近轴相背的一面为远轴面 (或称为背面) 称为背缝线 (dorsal suture)。心皮卷合成雌蕊后，其上端为柱头，中间为花柱，下部为子房。

单雌蕊或离生心皮雌蕊，每一心皮只有 1 条背缝线和 1 条腹缝线 (图 8-20)。复雌蕊或合生心皮雌蕊，由于合生的心皮多于 2 枚，则背缝线和腹缝线的数目与心皮数相同。

人们对心皮是如何发育成雌蕊的问题至今知之甚少，近年来通过对拟南芥突变体的研究，开始了解到 *ettin* 和 *tousled* 突变体会改变柱头、花柱等的形态分化，而 *fiddlehead* 突变体则影响心皮边缘的连接方式与特征。

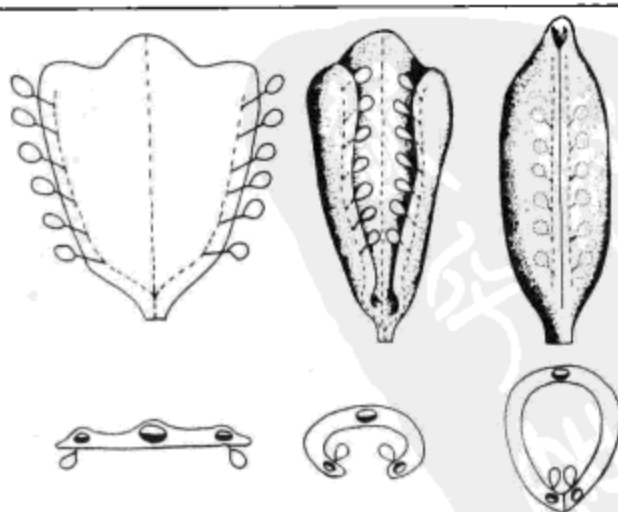


图 8-20 心皮形成雌蕊的过程示意图

一、柱头的形态与结构

柱头位于雌蕊的顶端，是承接花粉的处所，一般略膨大或扩展成不同形状。大多数被子植物的柱头表皮细胞常变为乳突状，其表面凹凸不平，也有的伸展为单细胞或多细胞的毛状，有利于接受更多的花粉。柱头表皮及乳突的角质膜外侧覆盖着一层亲水的蛋白质薄膜（pellicle），可截获与识别花粉，有利花粉萌发。

（一）干柱头（dry stigma）

干柱头是指开花时其表面并不产生分泌物的柱头，如油菜、棉、柿和禾本科等植物的柱头。干柱头的外表存在蛋白质薄膜，具有亲水性，可以通过其下层的角质膜不连续处吸收水分，使得花粉萌发和花粉管生长。

（二）湿柱头（wet stigma）

湿柱头是指开花时能产生液态分泌物的柱头，如烟草、茄、苹果、梨等植物的柱头。柱头分泌物常因植物的不同而不同，主要为脂类、糖类、酚类化合物、氨基酸和蛋白质等。其中脂类有助于粘住花粉粒，减少柱头失水或防湿；蛋白质参与花粉粒和柱头的识别反应；酚类化合物被认为有助于防止病虫害对柱头的侵害，可以有选择地促进或抑制花粉粒的萌发；糖类主要是阿拉伯糖，它们是花粉粒萌发及花粉管生长时的营养物质（图 8-21）。

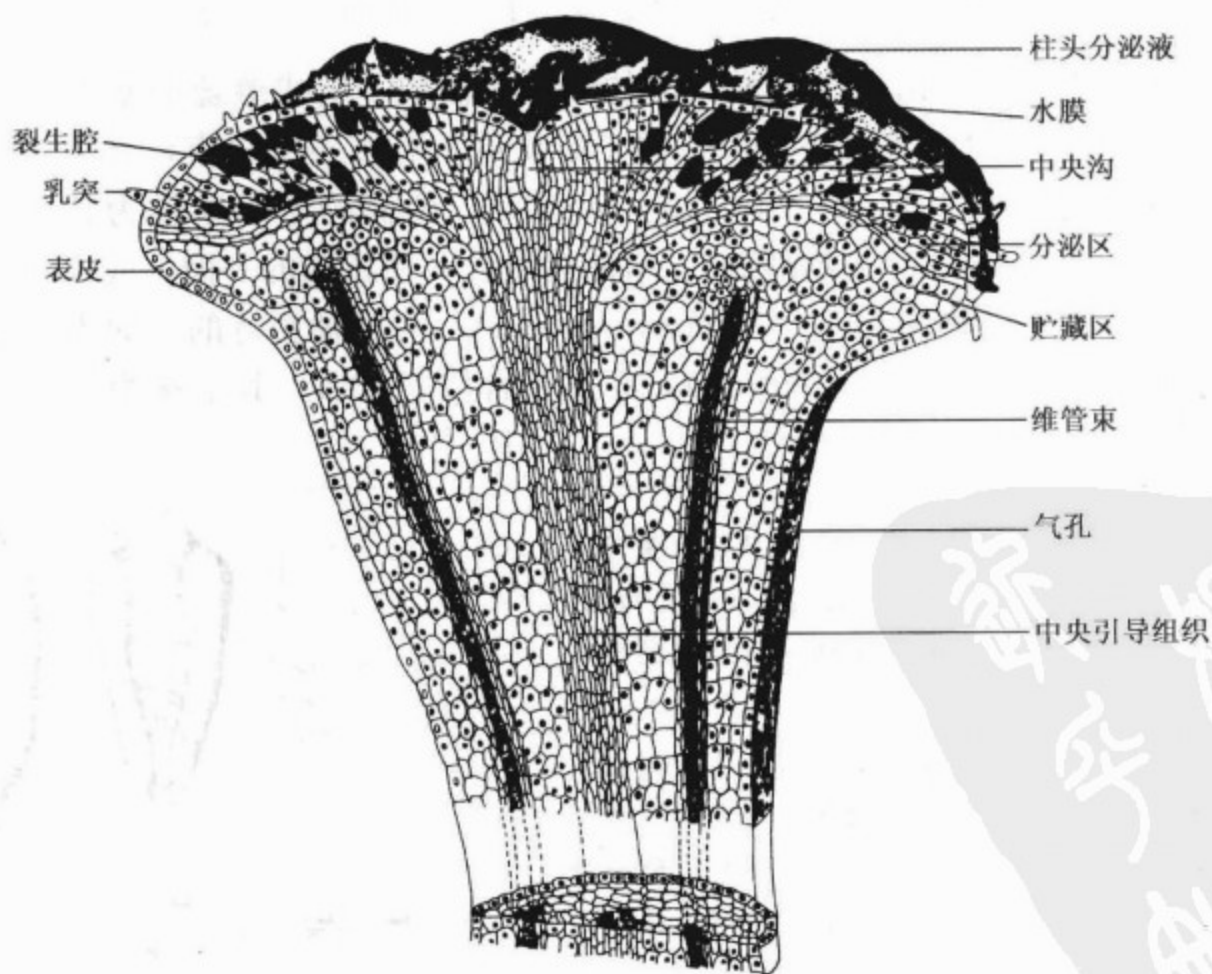


图 8-21 矮牵牛湿柱头及部分花柱纵剖结构示意图

二、花柱的形态与结构

花柱是连接柱头和子房的柱状结构，是花粉管进入子房的通道。花柱常细长，如玉米的须状花柱；也有的花柱短而不明显，如小麦、水稻等。花柱的数目可有1~5枚，因种而异。花柱主要有空心型花柱 (hollow style) 和实心型花柱 (solid style) 两大类型。

(一) 空心型花柱

空心型花柱在花柱的中央有一条至数条纵行的沟道，称为花柱道 (stylar canal)，自柱头通向子房，蝶形花科植物和油菜、百合等的花柱属于这种类型。空心型花柱沟道的表面为高度腺性的花柱道细胞 (style canal cell)，其所产生的黏性分泌物释放到花柱道的表面。传粉后，花粉粒萌发所形成的花粉管沿着花柱道生长并吸收、利用花柱道表面的分泌物营养自身而进一步穿行。

(二) 实心型花柱

实心型花柱没有中空的花柱道，但花柱中央具有富含细胞器、代谢旺盛的引导组织 (transmitting tissue)，如棉花、烟草、荠菜、芝麻等大多数双子叶植物。在花柱的横切面上，引导组织细胞多呈圆形、细胞间隙大，其中充满糖类 (果胶质)、蛋白质等分泌液。传粉后，多数植物的花粉管从引导组织的胞间物质中通过。但水稻、小麦等的实心花柱无引导组织，花粉管通常在花柱中央的薄壁细胞间隙中穿过。

三、子房的结构

子房是雌蕊基部膨大的部分，与花托相连。横切子房，其结构由子房壁 (ovary wall)、子房室 (locule)、胚珠 (ovule) 和胎座 (placenta) 等组成。

子房壁位于子房外围，其结构可分为外层、中层和内层。外层表皮上有气孔和表皮毛。中层具多层细胞，多数植物的中层细胞内含有叶绿体，而使子房呈现绿色；维管组织分布于中层之内。内层与外层相近，但气孔和外壁上的角质层分化不完全。

子房室是子房内的空腔，其数目因植物种类、心皮数目和心皮联合方式的不同而异。单雌蕊或离生单雌蕊，仅由一个心皮构成，子房内仅有一个子房室，如大豆、桃、白玉兰等；复雌蕊由2个以上的心皮连合而成，其子房内有一个 (如石竹、葫芦等) 至多个子房室 (如锦葵、百合等)。

胎座是心皮边缘愈合处 (腹缝线) 增生的薄壁组织结构；胎座有多种类型，因种而异 (参见第十二章) (图 12-18)。

胚珠是着生在胎座上的卵形小体，是种子发育的前体结构 (图 8-22，图 12-19)。

(一) 胚珠的发育与结构

随着雌蕊的发育，在子房中胎座的一定部位发育产生胚珠。胚珠的发育起于胎座表皮下层的一个或几个细胞经平周分裂，产生一团细胞，使胎座一定部位突起成为胚珠原基。原基的前端为珠心 (nucellus)，是胚珠中最重要的结构部分。胚珠中的胚囊就是由珠心细胞发育而成的。原基的基部发育成珠柄 (funiculus)。以后，由于珠心基部的表

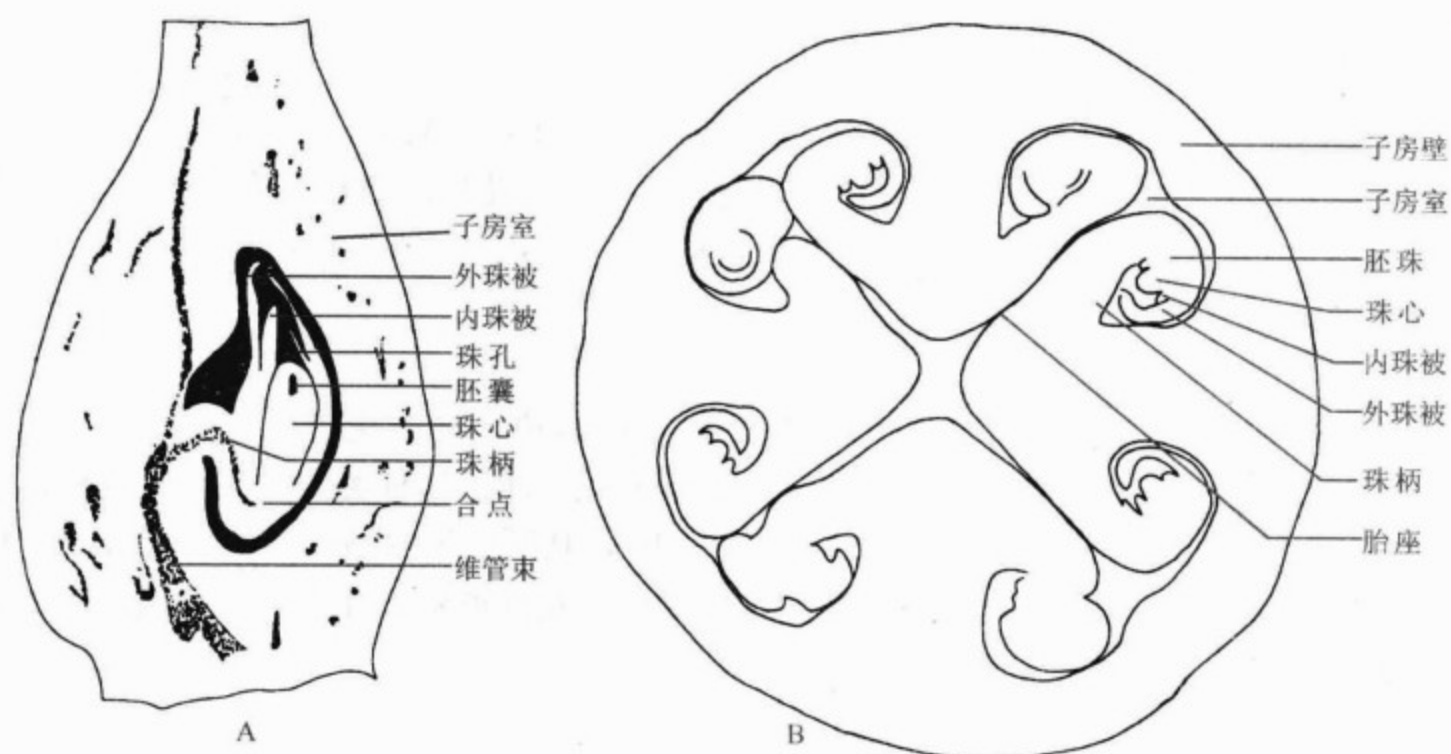


图 8-22 百合子房纵横切结构简图

皮层细胞分裂生长快速，产生环状的突起，并逐渐向上扩展，形成珠被，将珠心包围，仅在珠心的前端或一定部位留下一个小孔，此小孔称为珠孔 (micropyle)。许多双子叶合瓣花植物，如番茄、向日葵等，及一些离瓣花植物，如胡桃等，只有一层珠被；但多数双子叶离瓣花植物（如油菜、棉花、桃、百合等）和单子叶植物（如水稻、大麦、小麦等），它们的胚珠有内、外 2 层珠被。一般内珠被 (inner integument) 发生早于外珠被 (outer integument)。在珠心基部或其一侧，珠被、珠心和珠柄汇合的部位称为合点 (chalaza)。心皮中的维管束分支从胎座经过珠柄到达合点而进入胚珠内部，成为胚珠输送养料的途径。因此，一个发育成熟的胚珠，其结构包括珠心、珠被、珠柄、珠孔和合点等几部分 (图 8-23)。在胚珠发育成熟过程中，由于珠柄和其他各部分的生长速度常不均等，胚珠在珠柄上的着生方位也有所不同，从而形成直生胚珠、横生胚珠、弯生胚珠和倒生胚珠等不同的胚珠类型 (参见第十二章)。

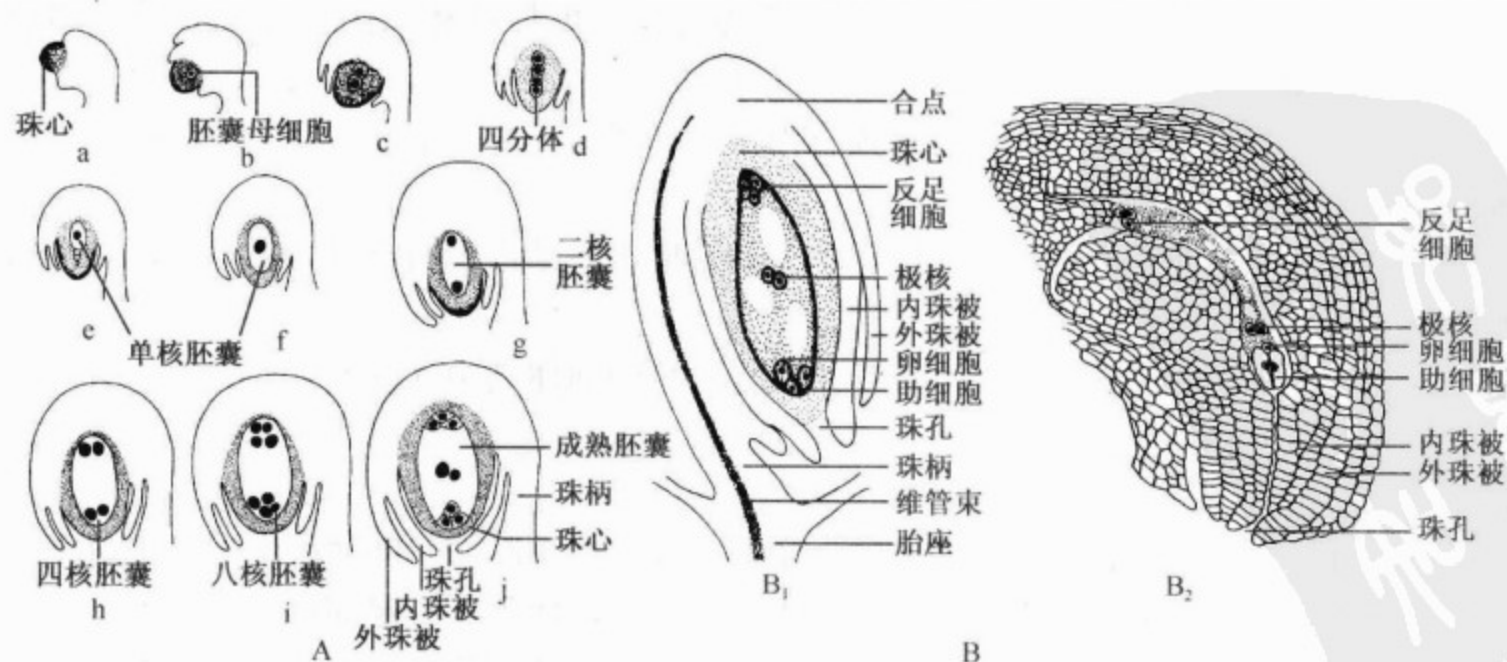


图 8-23 胚珠与胚囊发育过程 (A) (依 Holman 和 Robbins) 胚珠结构模式图 (B)

胚珠的形态建成是受特定基因控制的。现已从拟南芥突变体中找到了7种直接与其胚珠形态建成有关的基因,其中 *short integument1* (*sin1*)、*ovule mutant3* (*ovm3*) 和 *antegument1* (*ant1*) 突变体的珠被发育受阻,而 *ovule mutant2* (*ovm2*)、47H4 和 54D12 突变体的配子体早期发育受影响。*ovm3* 和 *ant1* 突变体的胚珠不能产生珠被, *bell* 突变体的内珠被缺失和外珠被异常, *sin1* 珠被不能正常生长。矮牵牛中的 *FBP7* 和 *FBP11* 基因被抑制时,胚珠发育成类似心皮的结构;当 *FBP11* 过量表达时,花瓣上也发育出许多胚珠。

(二) 胚囊的发育

1. 胚囊母细胞的发育

胚囊发育于珠心组织。珠被原基开始形成时,在靠近珠孔一端的表皮层下发育出一个与周围不同的孢原细胞 (archesporial cell), 其细胞的体积较大,细胞质较浓,细胞器丰富,液泡化程度低,细胞核大而显著。棉等植物的孢原细胞可先进行一次平周分裂,形成内、外两个细胞:外侧的一个称为周缘细胞 (parietal cell),内侧的一个称为造孢细胞 (sporogenous cell),由造孢细胞发育成胚囊母细胞 (embryo sac mother cell, EMC),或称为大孢子母细胞 (macrosporal mother cell);周缘细胞可继续进行垂周分裂和平周分裂,在珠孔端增加珠心的细胞数量,形成厚珠心。向日葵、百合、水稻、小麦等的孢原细胞可直接发育成胚囊母细胞,这类珠心称薄珠心。

目前还不知道是哪个珠心细胞、什么因素决定其发育成为孢原细胞。在拟南芥中,如果 *SPL* 基因突变,则花药和胚珠中均没有孢子母细胞的形成。

2. 胚囊发生的多样性

根据胚囊母细胞 (大孢子母细胞,下同) 减数分裂后参加形成胚囊的子细胞 (大孢子,下同) 核数目的不同,被子植物胚囊可分成单孢、双孢和四孢胚囊3种主要类型 (图8-23,图8-24,图8-25)。单孢型胚囊的特点是胚囊母细胞经过减数分裂Ⅰ和Ⅱ产生4个线形排列的子细胞,其中3个退化,只有一个子细胞进一步发育成胚囊。双孢型胚囊的特点是胚囊母细胞进入减数分裂Ⅱ,另一个二分体细胞退化。有功能的二分体细胞在进行减数分裂Ⅱ时,不形成细胞壁,这样产生的两个子核都参与胚囊形成。四孢胚囊的特点是减数分裂Ⅰ与Ⅱ都不产生壁,结果形成4个子核,并全部参与胚囊形成。由于胚囊发育的细节有很大差异,因此上述3种主要类型的胚囊又可再分为若干不同类型。P. 马赫什瓦里 1950 年根据大孢子分裂次数、是否存在核融合、成熟胚囊中细胞数目、排列和染色体倍性等特征,把胚囊划分为10个类型。

1) 单孢型胚囊

单孢型胚囊,又称蓼型胚囊,是指胚囊母细胞减数分裂形成四个单倍体的大孢子,4个大孢子沿珠心呈线形或T形排列,其中靠近珠孔端的3个细胞相继程序性死亡,仅远离珠孔端的一个具功能的大孢子继续发育,形成单细胞胚囊 (embryo sac),再由单细胞胚囊发育为成熟胚囊的方式。单细胞胚囊的细胞体积增大、具大液泡,细胞核连续三次有丝分裂,第一次分裂形成两核,随着液泡的形成,这两个核分别

移至胚囊两端，形成二核胚囊，二核胚囊连续进行2次分裂，形成四核胚囊、八核胚囊。胚囊细胞在其分裂过程中发育长大和液泡化增强。在每端的4个核中，各有一核向胚囊中部移动，互相靠拢，这两个核称为极核（polar nucleus）。极核与周围的细胞质一起组成胚囊中最大的细胞，称为中央细胞（central cell）。在一些植物中，中央细胞中的两个极核常在传粉和受精前相互融合成一个二倍体的核，称为次生核（secondary nucleus）。近珠孔端的三个核，一个分化成卵细胞（egg cell）、两个分化为两个助细胞（synergid），它们常合称为卵器（egg apparatus）。卵器中的这两类细胞在形态、极性和细胞壁的分化上有许多相似之处，彼此间有胞间连丝，协同完成卵的受精过程。近合点端的3个核分化形成3个反足细胞（antipodal cell）。至此，单核胚囊发育成具有七个细胞的成熟胚囊。这种胚囊发育的形式最初见于蓼科植物，称为蓼型（polygonum type）胚囊。在被子植物中，约有81%的植物的胚囊发育是蓼型胚囊（图8-23，图8-24）。

2) 双孢型胚囊

双孢型胚囊又称慈型胚囊，是指胚囊母细胞减数分裂的第一次分裂形成二分体，其中近珠孔端的一个细胞逐渐退化消失，近合点端的一个完成减数分裂的第二次分裂，形成具有双核的单细胞胚囊，再由双核的单细胞胚囊发育为成熟胚囊的方式。这种类型的胚囊发育多见于慈、慈姑等植物，又称为慈型胚囊。

3) 四孢型胚囊

四孢型胚囊是指胚囊母细胞减数分裂只有核分裂而无细胞质的分裂，其结果形成具4个子核的单细胞胚囊，再由具4个子核的单细胞胚囊发育为成熟胚囊的方式。根据减数分裂后4个核的不同排列，可将其分成3组：第1组——贝母型、小白花丹型和德鲁撒型，4个大孢子呈1+3排列：珠孔端1个，合点端3个。第2组——五福花型，4个大孢子核呈2+2排列：合点端和珠孔端各有2个大孢子核。第3组——皮耐亚型，椒草型和白花丹型，4个大孢子呈1+1+1+1排列，即胚囊的两极和两侧各有一个大孢子核。

贝母型胚囊 II Bambachioni V. 1928年在研究贝母属和百合属胚囊之后，发现减数分裂形成的4个大孢子核不直接进入8核阶段，而是代之以“次生四核阶段”。即4个大孢子核先形成1+3排列，合点端3个核彼此紧密靠拢。当珠孔端那个核正常分裂时，合点端3个纺锤体融合成一同纺锤体，形成一个3倍体核，然后再一分为二。结果，珠孔端两个单倍体核，而合点端两个为三倍体核。它们各自再分裂一次，才形成8核胚囊。但是，贝母型8核胚囊的核倍性与正常蓼型胚囊不同，前者的3个反足细胞和1个极核都是三倍体，而另1个极核、2个助细胞和卵器细胞都是单倍体。（图8-25）。

月见草型胚囊是 Geertz J. M. C. (1908) 首次在月见草属中发现的，由珠孔端的大孢子经过两次有丝分裂后产生，所以其成熟胚囊为4细胞结构。

小白花丹型是 Fagerlind F. 和 Boyes J. W. 分别在1938和1939年研究小白花丹时发现的。它与贝母型的区别在于，胚囊经“次生二核”后，终止在“次生四核”阶段。所以成熟胚囊只有4个核。

德鲁撒型是 Håkansson A. 1923年发现于伞形科的 *Drusa oppositifolia* DC. 中的一个类型。其大孢子形成阶段与贝母型相似，但胚囊基部的3个大孢子核不融合。这样，1+3排列的核经过2次有丝分裂，形成4+12排列的16核胚囊。

五福花型是 Jönsson, B. 1879~1880 年首先在五福花上发现的。其 4 个大孢子核经过一次有丝分裂, 就产生类似蓼型的 8 核胚囊。

皮耐亚型是 Stephens, E. L. 1909 年在皮耐亚科的皮耐亚属、*Brachysiphon* 属和 *Sarcocolla* 属看到的, 其胚囊发育方式非常特殊。4 个大孢子核经过 2 次有丝分裂, 产生 16 核胚囊。椒草型和皮耐亚型一样为 16 核胚囊, 但成熟胚囊的细胞排列不一样。

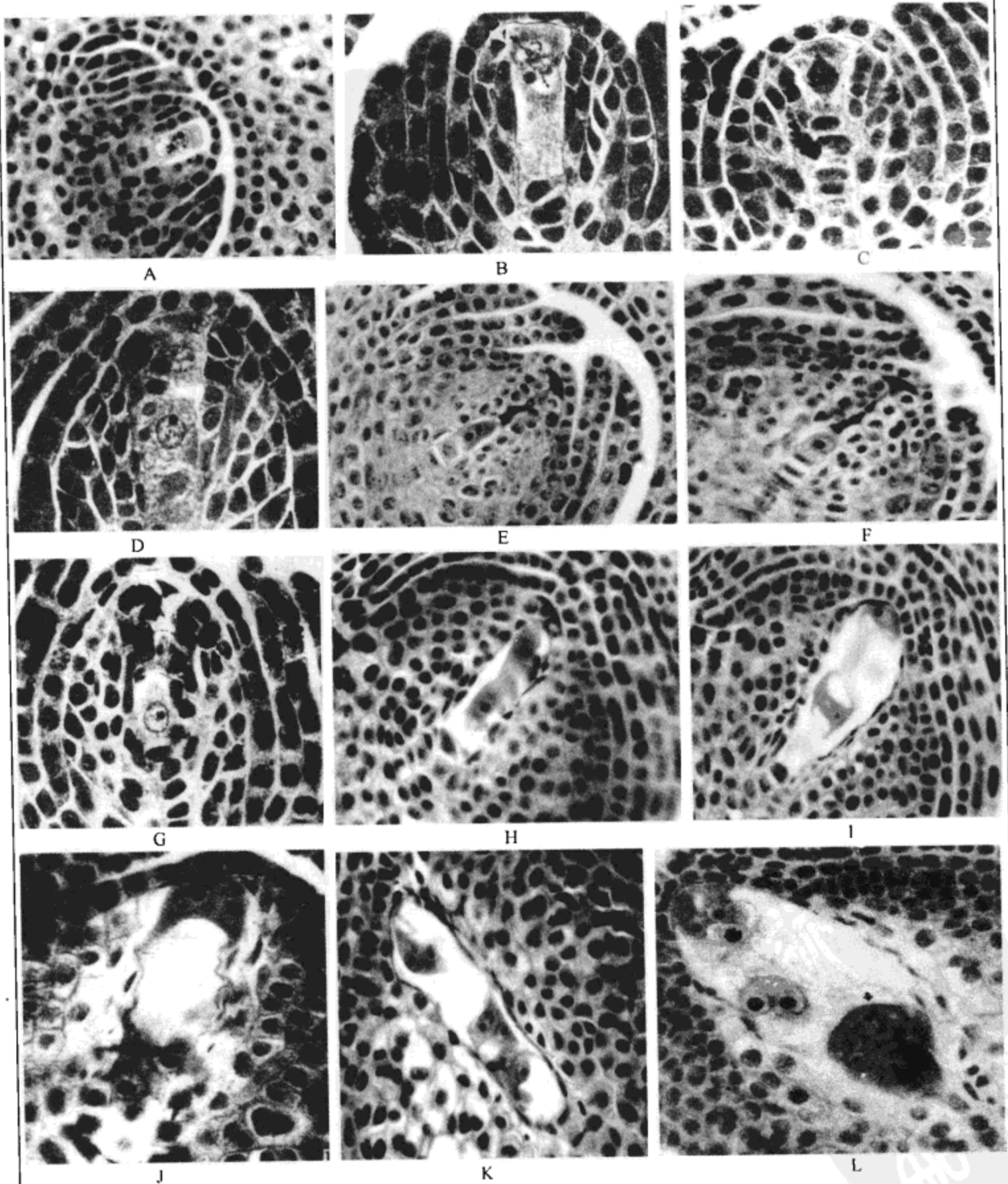


图 8-24 小麦蓼型胚囊的发育过程

A. 胚囊母细胞 B. 二分体 C. 中期 II D. 四分体 E. 近珠孔两个子细胞解体 F. 近珠孔的 3 个子细胞已解体 G. 单细胞胚囊 H. 二核胚囊 I、J. 四核胚囊 K. 八核胚囊 L. 成熟胚囊

白花丹型是 Haupt A. W. 1934 年描述的兰茉莉胚囊类型，它与皮耐亚属的主要区别在于：4 个大孢子核只经一次有丝分裂，结果形成 1 个特殊的 8 核胚囊。白花丹型胚囊特点是不具助细胞。

此外，根据胚囊内子核的数目和细胞排列方式的不同等，有人把胚囊分成 11、13 或 16 个类型。

成熟胚囊是被子植物的雌配子体 (female gametophyte)，其中卵器是它的雌性生殖“器官”，而卵细胞则是其雌性生殖细胞或称为雌配子 (female gamete) (图 8-24，图 8-25)。

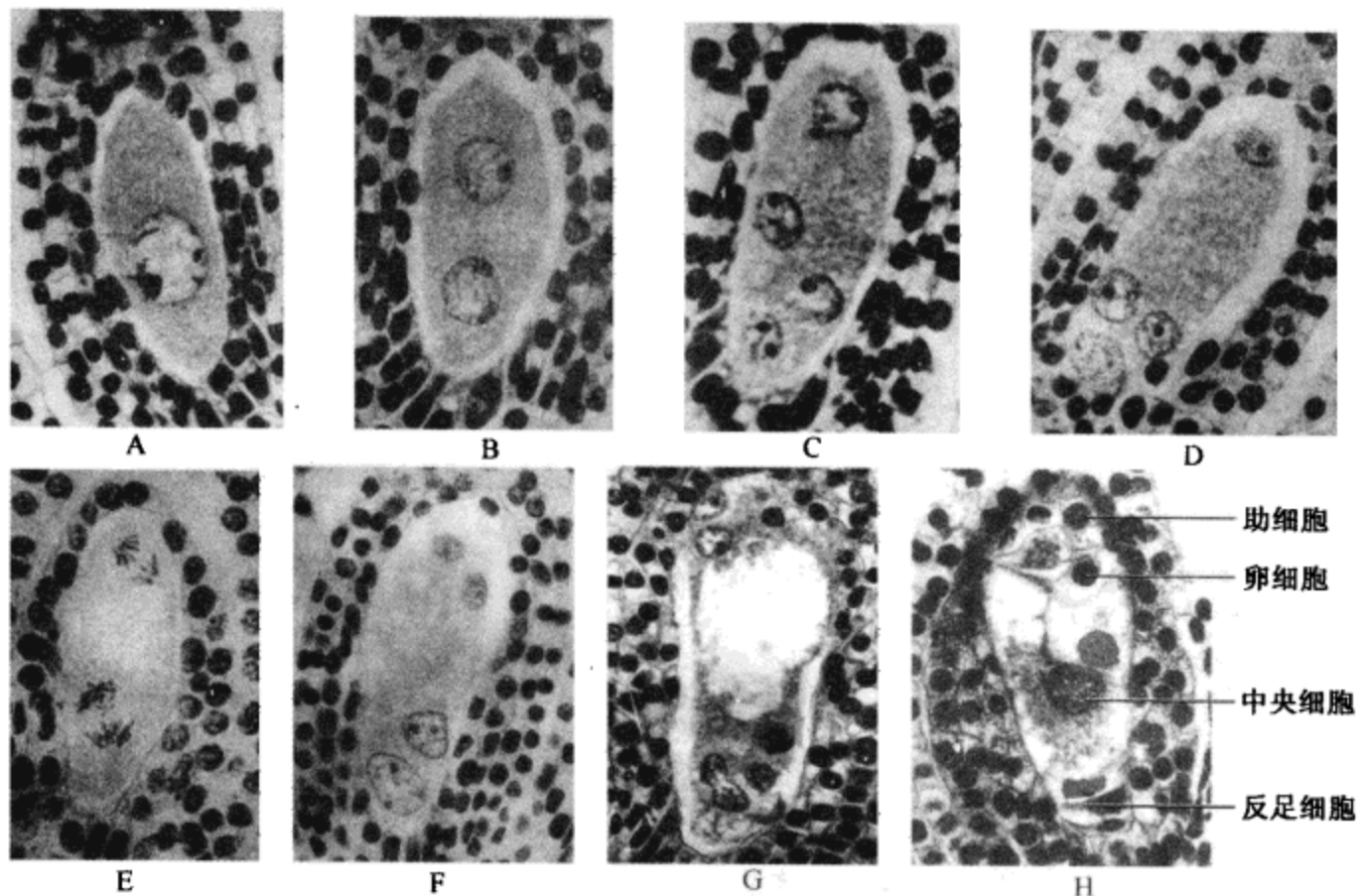


图 8-25 百合贝母型胚囊发育过程 (A~H)

3. 胚囊发育的异常

在玉米 *ameiotic1* (*aml*) 突变体中，大孢子母细胞只进行有丝分裂，最后细胞解体。而在拟南芥 *awitch1* (*swil*) 突变体中，大孢子母细胞先进行若干次有丝分裂后再进行减数分裂，但大孢子是如何进入减数分裂的问题，目前还不清楚。另有人发现，在拟南芥 *akv* (*antikevorkian*) 突变体中，大孢子减数分裂形成的 4 个大孢子均能发育成正常的胚囊，甚至多胚。

有人根据拟南芥雌配子发育过程中的细胞分化和基因功能间的关系，认为影响雌配子体发育的突变体大致分三类：第一类影响核分裂，如突变体 *fem2*、*fem3*、*gf*、*gfa4*、*gfa5*、*hdd*、*prl* 等，其雌配子体发育出现不同程度的异常，通常停滞在单核、二核或四核等不同状态。第二类影响细胞分化，如突变体 *gfa2*、*gfa3* 和 *gfa7* 等，两个极核不能正常融合；在突变体 *gfa3* 和 *gfa7* 中，位于珠孔端的 3 个核不能正常分化成两个助细胞和一个卵细胞。第三类是分化了的雌配子体中的细胞不能正常降解 (*fem4*) 或整个胚囊异常降解 (*fem1*)。

(三) 成熟胚囊的结构与功能

被子植物胚囊最普遍的形态是 8 核、7 细胞的结构。这种胚囊除蓼型外，还有葱型、五福花型和贝母型。卵一般伴有 2 个助细胞，椒草型为 1 个助细胞，白花丹型和

小白花丹型不具助细胞。反足细胞普遍存在，但其数目与倍性是有变异的。胚囊与其周围细胞的接触面，往往具传递细胞的结构，胞壁具内突，这些都与营养物质运输和吸收有关。有些植物的胚囊具吸器。现以蓼型胚囊为例，说明成熟胚囊的结构组成特点。成熟蓼型胚囊含有1个卵细胞、2个助细胞、2个极核和3个反足细胞等部分（图8-26）。

1. 卵细胞

卵细胞在胚囊中有极其重要的作用，它受精后发育成胚，即新一代的孢子体。成熟的卵细胞多呈梨形，是一个高度极性分化的细胞。其细胞壁通常在近珠孔端最厚，近合点端逐渐变薄且呈蜂窝状或无，大液泡位于珠孔端，而细胞核、细胞质多位于合点端。棉花的卵细胞壁仅延伸到细胞的一半，玉米的卵细胞合点端也不存在细胞壁，只有质膜为界。成熟的卵细胞中，细胞器常解体、退化、数量减少，说明卵细胞代谢活动弱。卵细胞与助细胞间有胞间连丝相通，有人将卵细胞和助细胞一起称为雌性生殖单位（female germ unit, FGU）。

2. 助细胞

助细胞与卵细胞在珠孔端排列成三角形，也是具有高度极性的细胞。助细胞的壁基本完整，其厚薄趋势与卵细胞相似，但在珠孔端的细胞壁上有丝状器（filiform apparatus）结构，它是壁向内的延伸、类似传递细胞壁的内褶突起。内褶的突起因植物的不同而有各种形状，如棉花助细胞丝状器的内突呈指状。丝状器主要由果胶质、半纤维素及纤维素组成。不同植物的组成常有变化。丝状器的结构大大地增加了质膜的面积，可将珠心与珠被细胞内的营养物质转运给胚囊，特别是转运给卵细胞的短距离运输作用，也可以将其产生的某种化学物质分泌到珠孔或珠孔附近的珠心细胞。

助细胞朝珠孔端略尖或弯曲，助细胞的壁不完整，从珠孔端向合点端方向助细胞壁逐渐变薄。无壁区的助细胞原生质由双层膜隔开：其中一层为助细胞膜，另一层为中央细胞膜。每个助细胞的珠孔端有丝状器，丝状器是一团指状细胞壁内突，类似于“传递细胞”的壁。菊科（Asteraceae）植物的助细胞可突破胚囊，向珠孔方向生长。芸香科（Rutaceae）有些植物的助细胞极度扩张，形成助细胞吸器。它有助于细胞从珠心吸收营养并运输到胚囊中去。助细胞的细胞质多集中在珠孔端或丝状器附近，而且含有大量的细胞器，为代谢活跃的细胞，除了吸收物质进入胚囊外，还可以合成和分泌某些向化性物质； Ca^{2+} 可以作为信号分子，指导花粉管进入珠孔。通常在受精前后，胚囊中的两个助细胞中，一个退化，另一个宿存。当花粉管进入胚囊时，总是到达退化的助细胞

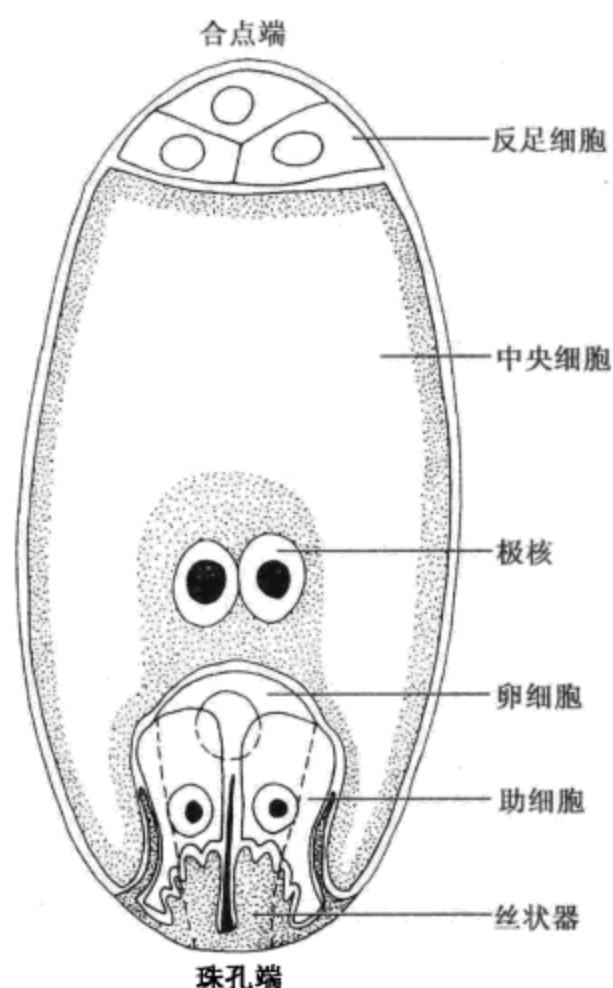


图 8-26 成熟胚囊图解

中，并在此处释放花粉管的内容物和两个精细胞。

3. 中央细胞

中央细胞是胚囊中最大的一个细胞，也是高度液泡化的细胞。成熟胚囊的增大，主要由于中央细胞液泡的膨大。中央细胞也具有极性，其细胞壁不完整，在与珠心或珠被连接处的细胞壁较厚，并常向细胞腔内生出许多指状突起，可从珠心或珠被组织活跃地吸收营养物质；同时，也可向外分泌酶参与珠心细胞的消化。在与卵器和反足细胞相邻的界面，仅合点端具有细胞壁，而在珠孔端近于无细胞壁。

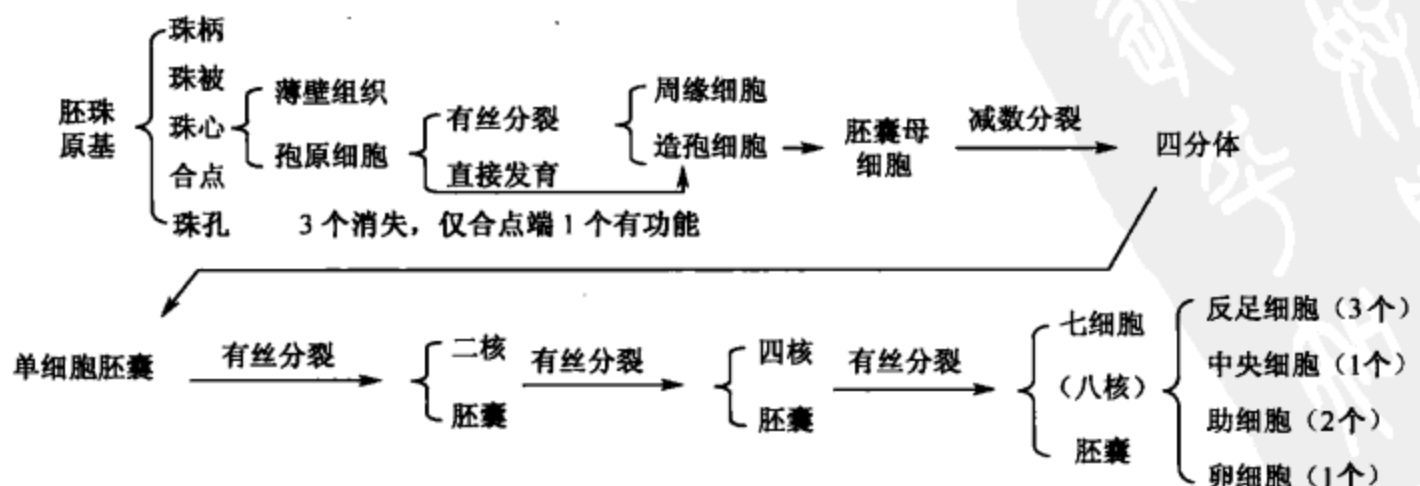
中央细胞的大部分细胞质及其所包含的两个极核或它们融合后形成的次生核靠近卵器处，细胞器丰富，有大量的线粒体、质体、内质网、高尔基体和核糖体等。质体中含有淀粉，表明中央细胞不仅代谢强度高，而且是胚囊贮藏营养物质的主要场所。

4. 反足细胞

反足细胞是胚囊中变化最大的细胞。多数植物常具 3 个反足细胞，但也有一些植物的反足细胞有进一步增殖的能力，可形成许多细胞。反足细胞的寿命一般较短，通常在受精之后，甚至在受精之前就已经退化消失。反足细胞之间，或反足细胞与珠心细胞、中央细胞相接处，常有很多胞间连丝，以及细胞质中含有丰富的线粒体、高尔基体、内质网和质体等细胞器以及大量的贮藏物质，反映了反足细胞也是代谢非常活跃的细胞，对胚囊发育起着吸收、转运和分泌营养物质的多种功能。

大多数被子植物胚囊的整个表面具有吸收机能。可以消化邻接的珠心细胞以致珠被内层细胞。有些植物胚囊的吸器生长较快，可从它的珠孔端或合点端吸器延伸穿出胚珠，或从中央细胞长入子房壁，起吸收的作用。有些植物珠心被完全消耗之后，胚囊与珠被内表皮层细胞直接接触。在这种情况下，珠被内表皮形成腺质珠被绒毡层，其特点与花药腺质绒毡层相似，具有吸收和供应营养的功能。河苔草科 (Podostemaceae) 由于不具胚乳，胚乳的功能被胚柄和假胚囊所代替。假胚囊是由大孢子母细胞之下的珠心细胞纵向扩大构成的。这些珠心细胞胞壁很薄。在原胚时期破裂形成一个大空腔——假胚囊。有些植物早在大孢子母细胞进行减数分裂时，假胚囊就开始发育。假胚囊含有一些游离核和浓稠的细胞质，它们逐渐被发育的胚所消耗。

现将蓼型胚囊的发育过程总结如下：



第四节 开花、传粉与受精

一、开花

一朵花中雄蕊和雌蕊（或二者之一）发育成熟，花萼和花冠开放，露出雄蕊和雌蕊，这种现象或过程称为开花（anthesis）。在开花过程中，雄蕊花丝迅速伸长并挺立，雌蕊柱头或分泌柱头液，或柱头裂片张开，或羽毛状的柱头的毛状物突起等，以利于接受花粉。

不同植物的开花年龄、开花季节和开花期（blooming stage）长短，以及一朵花开放的具体时间，因种类和环境而各不同。一般一二年生植物，一生中仅开花一次，结实后植株枯萎死亡。多年生植物在达到开花年龄后，能每年按时开花结实，并延续多年。多年生植物开花的年龄，有很大差异，如桃 3~5 年、柑橘 6~8 年、桦木 10~12 年、麻栎 10~20 年、椴树 20~25 年，以后则每年开花。竹类虽为多年生植物，却一生只开一次花，开花后即死去。植物的开花季节也因植物不同而异。多数植物在早春至春夏之间开花。有的在盛夏开花，如莲；有些植物在秋季甚至深秋、初冬开花，如茶、油茶及枇杷等。有些园艺植物几乎四季都能开花，如月季、天竺葵等。冬季和早春开花的植物有的是先花后叶，如腊梅、迎春、梅、玉兰等；也有花叶同时开放，如梨、桃等；但绝大多数植物为先叶后花。

植物的花期是指一株植物从第一朵花开放到最后一朵花开闭所历经的时间，有的花期较短，如水稻约为 5~7d，小麦为 3~6d，柑橘、梨、苹果等花期为 6~12d，油菜为 20~40d，棉花、花生、西红柿、番木瓜等可延续一至数月。栽培植物的花期与品种的特性、营养状况以及外界条件等有着密切的关系。

植物的花时是指同一植株上 50% 以上的花同时开放的时间。初花期是指植物第一朵花开放的时间，终花期是指最后一朵花开放的时间，盛花期是指植物有 50% 以上的花盛开着时期。研究植物的花时、花期，对人工授粉、杂种优势的研究和利用有重要意义。

大多数植物的开花都有一定的昼夜周期性。在正常的气候条件下，许多禾本科植物的花一般从上午 7~8 时开始开放，11 时左右最盛，午后减少。植物每天开花的时间常与气候条件有关，如果天气晴朗，气温较高，湿度较低，开花的时间常可提前、开花数多；反之，阴雨天气，气温较低，则开花常推迟。植物开花对温度、湿度相当敏感。例如，水稻开花的最适温度为 28~30℃，最适相对湿度为 70%~80%，玉米则为 20~28℃ 和 65%~90%。虫媒植物开花的昼夜周期性和进行传粉的蜂、蝇、蝴蝶、蛾类的昼夜活动规律有关。

不同植物每朵花的开放时间也有长有短。例如，小麦花只能开 5~30min，水稻为 1~2h，南瓜、西瓜等晨开午闭，棉花晨开晚闭，番茄约为 4d，桃、梨约为 4~8d，某些热带兰属植物的一朵花开放的时间可长达 80d 以上。植物的开花习性是长期适应形成的遗传特性，与原产地的各种生态条件有密切的关系。生态条件的变化，如纬度、海拔高度、气温、光照、湿度、营养状况等的变化都可能引起植物开花的提早或推迟。

在水稻、小麦、玉米和大麦等的杂种优势的研究和利用中，亲本的可育系和不育系

之间，其花时、花期不遇，二者开花不同步一直是杂种优势研究和应用、特别是杂交制种的关键障碍。

水稻等禾本科作物的开花是由小花中的两枚浆片的吸胀和萎缩决定的。浆片吸胀膨大，将外稃推开，颖花开放。浆片吸胀后的体积越大，开花张角也越大，越有利于柱头外露和传粉受精，反之，则不利；浆片萎缩，则颖花关闭。与可育系相比，不育系花期迟、花时滞后、开花张角小、开闭花持续时间长、小花开张后多数不完全闭合，以及杂



图 8-27 水稻（珍汕 97）颖花开闭过程（金银根，2009）

种结实率低、籽粒畸形等均与开花过程浆片调节的行为异常有关；浆片的行为成为调控花时和开花过程、严重制约着杂种优势研究和利用的关键因素（图 8-27）。

金银根等（1992~2008）比较研究了水稻等禾本科植物浆片的形态结构，结果表明，浆片由表皮、基本组织薄壁细胞和辐射状分布的维管束构成。可育系的浆片大、结构复杂，细胞质浓度高，细胞壁向内的脊状突起明显。浆片表皮层细胞外壁厚、有角质层、没有气孔（器）的分布，是维持浆片吸胀和萎缩的最大膨压。与不育系相比，可育系浆片的基本组织薄壁细胞含更丰富的原生质、细胞器和淀粉粒；可育系与不育系水稻、大麦、小麦等的浆片维管束结构有明显差异，可育系维管束数目多，其筛管、导管也多。不育系浆片小，维管系统发育差。表现为维管束中导管数目少，无明显的传递细胞发育，线粒体小、脊短少，基质少；导管是浆片 PCD 过程中物质撤离的重要通道（图 8-28，图 8-29）。

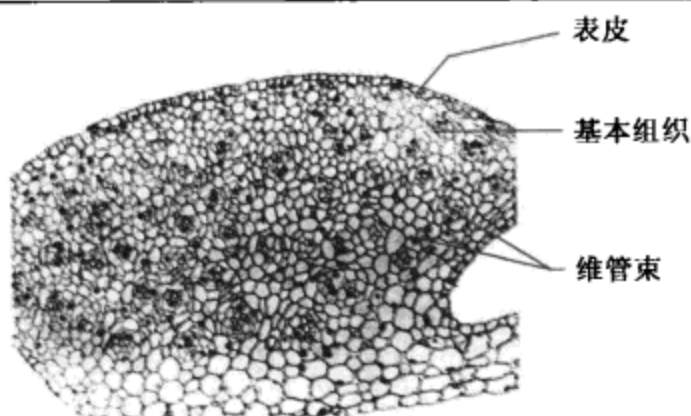


图 8-28 水稻浆片的结构

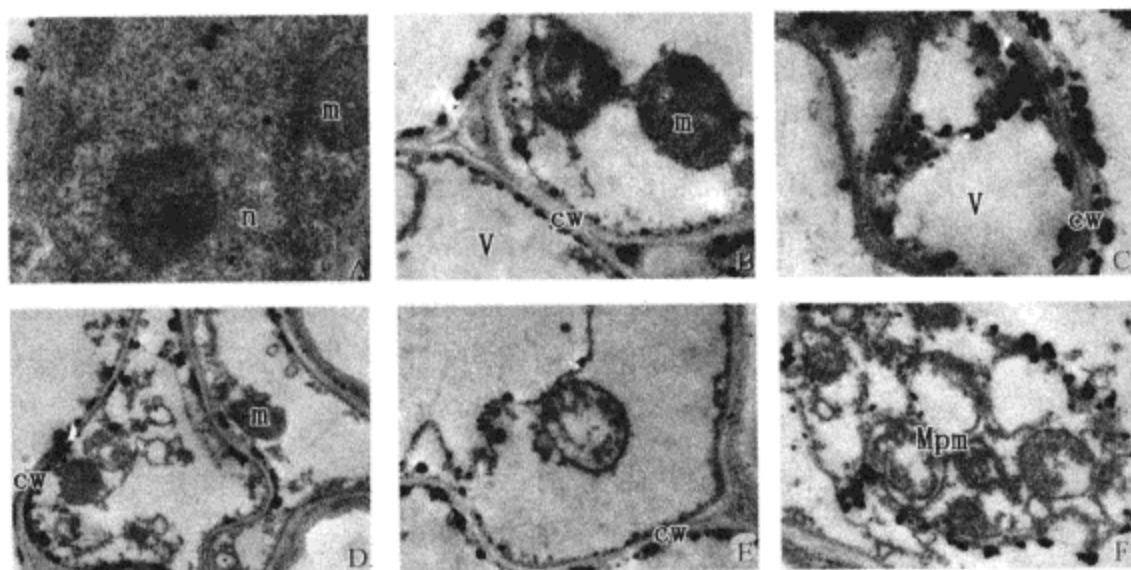


图 8-29 Ca^{2+} 在浆片细胞 PCD 过程中的动态变化（金银根，2008）

n. 细胞核 m. 线粒体 Mpm. 多膜体 cw. 细胞壁 V. 液泡

进一步研究表明：在开花过程中，浆片的呼吸强度增强，有明显的 CO_2 释放峰、淀粉等物质水解、可溶性糖含量增加，细胞渗透性吸胀后体积与鲜干重明显上升而开花；在闭花过程中，浆片细胞 K^+ 、 Ca^{2+} 浓度提高、核内膜解体、核内物质收缩成不规则团块，质体、线粒体内膜及内容物解体、空胞化。

在开花盛期，用浓度为 5% 的 CO_2 或 pH 为 5.5~6.0 的醋酸、1~4mol/L 的茉莉酸、茉莉酸甲酯、呼吸促进剂、温水浸泡、变温、摩擦等处理稻穗均能显著促进开花，水杨酸可抑制茉莉酸甲酯对开颖的诱导效应，明显推迟成熟颖花开花。

用电镜细胞化学技术，研究经 CO_2 处理的水稻浆片在开花过程中的超微结构变化与浆片细胞萎缩凋亡的过程，结果表明：开颖 5min 后，细胞内物质开始降解，染色质凝缩靠壁，直至形成空核泡。开颖 30min 左右，膜系统的吞噬现象明显，细胞器、细胞质解离，逐渐出现胞内凋亡小体结构。而不育系水稻浆片中的凋亡小体不明显。

用焦锑酸盐沉淀技术，在超微结构水平上定位研究钙等离子的动态分布规律，分析 Ca^{2+} 在浆片细胞 PCD 过程中的时间、空间分布的动态变化，结果表明：随着细胞的凋亡进程， Ca^{2+} 浓度的升高和迁移过程与路径为：核膜—液泡膜—质体、内质网、线粒体膜—细胞质膜。细胞内膜系统透性的增强和崩解与浆片凋亡萎缩直接有关（图 8-29）。

因此,研究和掌握粮食作物、蔬菜、果树、花卉、茶、桑和林木等的开花规律,不仅有利于栽培上采取相应的措施以提高产量和品质,而且便于进行人工有性杂交、创育新品种。

二、传粉

传粉或受粉 (pollination) 是指花药中花粉散出,借助外力传到雌蕊柱头上的过程。植物的传粉有自花传粉 (self pollination) 和异花传粉 (cross pollination) 两种方式。

(一) 自花传粉与异花传粉

自花传粉是一朵花中成熟的花粉粒传到同一朵花的雌蕊柱头上的过程,如大豆等植物是自花传粉植物。异花传粉,在严格意义上讲,是指不同植物之间的传粉过程。

1. 自花传粉

自花传粉是物种在不利条件下繁衍种群的一种特性,具有繁殖保障效应 (reproduction assurance),它能减少和稳定种群内的遗传变异,增加种群间的遗传分化,进一步降低自然选择的作用强度,加快新物种形成的进程。

自花传粉植物具有 3 个方面的特点。①两性花,花的雄蕊常常紧挨着雌蕊,且花药开裂面朝向雌蕊,花粉易于落在自花的柱头上;②雌雄同时成熟,雄蕊的花粉囊和雌蕊的胚囊发育成熟进程基本一致;③雌蕊的柱头对自花的花粉萌发和花粉管中雄配子的发育没有任何障碍。

最典型的自花传粉为闭花传粉和闭花受精 (cleistogamy),如豌豆和大麦等,它们与开花受精 (chasmogamy) 不同,开花前,其成熟花粉粒可直接在花粉囊里萌发,产生花粉管,穿过花粉囊壁进入雌蕊完成传粉。

闭花受粉 (精) 是植物长期进化适应的结果,也是物种完成传粉受精和种族繁衍的需要。正如达尔文所说,植物用自体受精的方法来繁殖种子,总比完全不繁殖或繁殖很少量的种子来得好些。

金银根研究发现,火柴头的自花授粉是花柱缠绕型自花授粉,即通过花柱螺旋缠绕和挤破花药,将花药中的花粉挤出,进而花粉粘贴到柱头上完成传粉过程 (图 8-30)。实际上,在自然界中,即使是异花传粉的植物也不一定是绝对的异花传粉,它们中总会有部分植株或部分花朵在异花受粉无法实现的条件下进行自花传粉。例如,黄花大包姜 [*Caulokaempferia coenobialis* (Hance) K. Larsen], 清晨花开,花药开裂,其花粉伴随着油质浆状物从花药中溢出,并沿着雌蕊的花柱流向柱头,完成自花受精,这种传粉方式被称为“花粉滑动式自花授粉” (王英强, 2004)。海滨锦葵 (*Kosteletzkya virginica* L.) 在没有传粉媒介异花传粉时,可以通过柱头向外反卷曲接触自花中的花粉,完成自花授粉过程,这样的传粉方式被称为“滞后自花授粉” (delayed autogamy) (钦佩等, 2004)。大根槽舌兰 [*Holcoglossum amesianum* (Rehb. f.) Christenson] 在没有风、昆虫等任何外部传递媒介的情况下,能依靠其雄性花药的花柄自体转动 360 度,将花粉团送入同一朵兰花的雌性柱头腔内,从而完成繁衍进化的最重要步骤 (刘可为, 2006)。

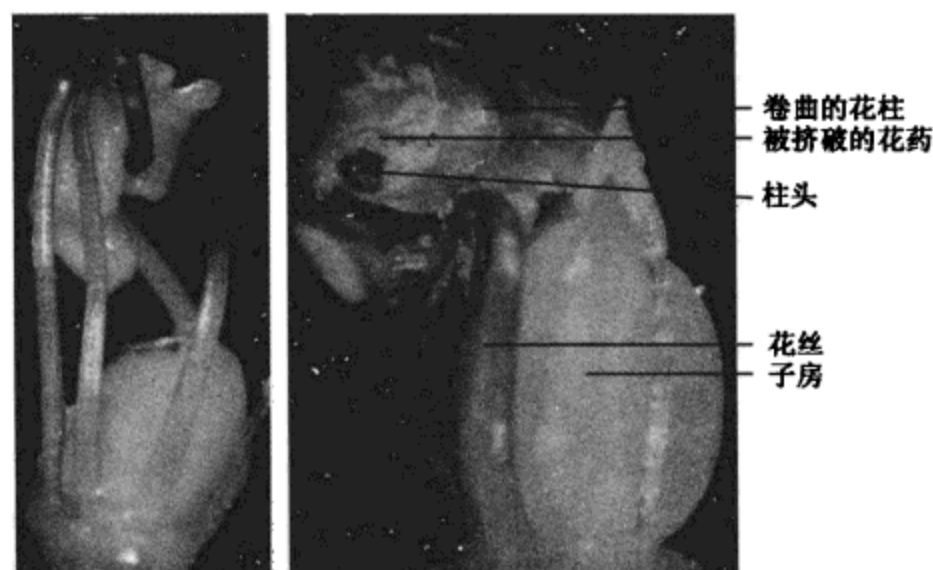


图 8-30 火柴头的自花授粉 (金银根, 2006)

农林生产中, 将同株异花间的传粉, 或同一品种内株间的传粉也作为自花传粉。

自花传粉与近交和近交衰退密切相关。①环境胁迫时, 近交导致的近交衰退效应明显。一年生凤仙花被昆虫侵蚀时, 近交衰退效应明显 (McCall et al., 1994); 近交植株密集时, 因空间和其他资源的严重胁迫, 近交植株竞争力下降, 近交衰退增大。②近交产生的后代, 其个体大小、有效生殖器官数和种子重下降 (Wolfe, 1993; Husband and Schemske, 1996)。③近交衰退在经历不同近交史的家系中有所不同。④不同植物的近交衰退变化幅度不同。

自花传粉虽有引起其后代表衰退的一面, 但也具有纯化植(作)物的可能性。在玉米的杂交育种中, 培育自交系是重要的一环。即根据育种目标从优良品种中选择具有某些优良性状的单株, 进行人工自花授粉(即自交), 经过连续 4~5 代严格的自交和选择后, 在苗色、叶型、穗型、穗粒数、生育期等方面达到整齐一致, 就能形成稳定的自交系。利用两个这种纯化的优良自交系配制的杂种(及单交种), 其增产显著。

2. 异花传粉

异花传粉是指借助于生物的和非生物的媒介, 将一朵花中的花粉粒传播到另一朵花的柱头上的过程。异花传粉是被子植物最普遍的传粉方式, 是植物多样化的重要基础。异花传粉可以发生在同一株植物的各朵花之间, 也可发生在作物的品种内、品种间, 或植物的不同种群之间, 玉米、油菜、向日葵、梨、苹果、瓜类植物等, 都是异花传粉植物。

果树生产上, 异花传粉一般指不同品种之间的传粉, 林业上指不同植株之间的传粉。

近年来, 对烟草和拟南芥花药发育的研究表明, 花粉的散出主要由于在相邻两个药室之间的环形细胞团 (circular cell cluster, 烟草) 或隔片 (septum, 拟南芥) 的分化及降解导致裂缝形成。对拟南芥突变体 non-dehiscence1 的分析表明, 花粉囊壁出现异常的细胞凋亡, 导致花药裂缝无法形成, 花粉不能正常散出。

从生物学的意义上讲, 异花传粉要比自花传粉优越, 是一种进化的方式。异花传粉植物有较强的生活力和适应性, 其植株强壮, 开花多, 结实率高, 抗逆性强。这是因为异花传粉的卵细胞和精细胞各产生于不相同的环境条件下, 其遗传性差异较大, 两者结合后所产生的后代具有较高的生活力和适应性。而自花传粉植物, 传粉中所产生的两性配子处在同一环境条件下, 两者间的遗传性差异小, 其融合后产生的后代生活力和适应性小。如果任其长期的连续自花传粉, 三四十

年后，其后代将会逐渐衰退，植株变得矮小，结实率降低，抗逆性变弱，且易感染病虫害，甚至失去栽培的价值。异花传粉有益，自花传粉有害，这是一种规律。

异花传粉是杂种优势研究和利用、优质高产新品种选育的生物学基础。但是，异花传粉也是品种衰退的根本原因之一。

(二) 植物异花传粉的适应性

异花传粉是植物进化的原动力之一。植物在长期的历史发展中，在其花的形态组成、雌蕊行为、生理识别、成熟程度和生态多样性等方面都形成了许多适应于异花传粉的特性。就花器官形态组成的发育差异而言，单性花只能异花传粉，雌、雄异长必然有空间上的阻隔，为异花传粉提供可能；就雌蕊的行为，开花过程中花柱反向卷曲，回避花药，为异花传粉提供机会；就生理识别而言，花粉粒降落到自花的柱头不能识别亲和并萌发，产生自花不孕；就雌、雄蕊成熟程度而言，有的物种，甚至同种植物的不同个体间，花中的雌、雄蕊的分化时间有先后、成熟进程和程度也不同，只有依赖异花传粉完成受精结实；从花的生态多样性看，雌、雄蕊在花中分布的位置不利于自花传粉。因此，植物的异花传粉方式多样，有着更为广泛的生物学基础。

1. 单性花

单性花 (unisexual flower) 植物的传粉一般都是异花传粉，如玉米、板栗、胡桃等雌、雄同株植物，大麻等雌、雄异株 (dioecy) 植物等。

在雌雄同花→雌雄异花同株→雌雄异株的进化途径中，雌雄同花首先通过不育突变进化产生单性花 (雌雄异花同株)，然后在雌雄异花种群中，对雌花和雄花的分裂选择 (disruptive selection) 将使种群逐渐产生性别分化，最终形成了完全产生雄花和完全产生雌花的单性个体。Renner 和 Ricklefs (1995) 发现，在被子植物的 143 个科中有 959 个属，大约 14620 个物种 (占 6%) 具有雌雄异株的性系统或有雌雄异株现象。

2. 雌雄异长

雌雄异长 (heterogony) 发生于同种或同种群内不同个体间不同类型的两性花间。雌雄异长可分为同型雌雄异长和异型雌雄异长两类。

同型雌雄异长，指种群内所有个体间有着相同的异位方式，同型雌雄异长包括柱头高于花药、柱头低于花药两类；前者如西番莲，后者如紫竹梅 (*Setcreasea purpurea* Boon).

异型雌雄异长，是指种群内个体间有对应不同的雌雄蕊长度。例如，①二型花柱 (dimorphic style)，不同花中的花柱有长、短两种类型，其雄蕊有等长型二型花柱和不等长型二型花柱，前者如亚麻科的 *Linum grandiflorum*，后者如茜草科、报春花科、亚麻科、紫草科和白花菜科等科中的许多植物 (Darwin, 1877; Webb and Lloyd, 1986)。在这类植物的种群中各有两类植株，一类植株花中雌蕊的花柱与柱头高于雄蕊的花药，另一类植株中雌蕊的花柱与柱头低于雄蕊的花药，传粉时，只有高雄蕊上的花粉传到高柱头上，低雄蕊的花粉传到低柱头上，才能受精。②三型花柱 (trimorphic style)，同一个种群内的个体间共有三种类型的两性花 (其中花柱长度有高、中、

低三种类型), 每类花中的雄蕊均有两种长度, 形成镜像对应的柱头高度和花药高度交互的三种类型。三型花柱在雨久花科、酢浆草科和千屈菜科中大量分布, 石蒜科、亚麻科和瑞香科中也有报道 (Barrett, 1993)。植物的同种个体能产生三种长度类型的花柱, 雄蕊花丝的长度也有交互对应的三种长度, 不同花间只有对应高度一致的雄蕊和雌蕊间才能成功传粉, 否则传粉不孕或传粉无效。

3. 花柱卷曲性

花柱卷曲性 (flexistily) 是指某些两性花的植物在开花过程中, 其花柱通过反向卷曲, 回避自身的花药 (远离花药开裂传粉的一侧), 而避免自花授粉的现象。

花柱卷曲性运动 (flexistily) 是最近在姜科 (Zingiberaceae) 的豆蔻属 (*Amomum*) 和山姜属 (*Alpinia*) 一些种中发现的一种运动性的远交机制 (Cui et al., 1996; Li et al., 2001; 王英强, 2005)。具有这一机制的植物开花行为有两种表型个体: 一种称为柱头下垂型 (cataflexistily), 其柱头在花刚刚开放时向上反卷到裂开的花药背面, 花粉散出, 到午后逐步向下运动到花药腹面, 此时花粉已被拜访昆虫带走; 另一种称为柱头上举型 (hyperflexistily), 上午开花时柱头向下反折在尚未开裂的花药腹面, 午后陆续向上举, 最后反卷到花药上方, 此时花药才开裂。这种独特的柱头反向运动和花粉散发的时间差异, 以及与授粉者拜访频率的巧妙结合, 使有效的传粉只能发生在两种表型的花之间, 不但避免了自花授粉, 而且还避免了同株异花授粉和同型个体间的授粉, 从而促进了不同基因型间的杂交, 成功地实现了异株授粉, 从而克服了自交带来的适应性衰退 (inbreeding depression)。

关于花柱卷曲性机理现在尚未有深入的研究。Cui 等 (1996) 认为花柱卷曲运动是由等位基因控制和受阳光的调节, 并推测光敏色素起了关键的作用。张玲和李庆军 (2002) 亦认为这一机制是由一对等位基因控制的。李庆军等 (2001; Li et al., 2001) 研究发现两种花型的柱头运动时间和速度与当天的天气状况有关, 但同一天两种花型的柱头运动都是严格同步的。

4. 自花不孕

自花不孕 (self sterility) 是指花粉粒落到同一朵花或同一植株的柱头上不能结实的现象。自花不孕有两种情况: 一种是花粉粒落到自花的柱头上, 根本不能萌发, 如向日葵、荞麦、黑麦等; 另一种是自花的花粉粒虽能萌发, 但花粉管生长缓慢, 一般没有异花的花粉管生长快, 最终不能自体受精, 如玉米、番茄等 (进行玉米等自交系的培育, 必须在人工传粉后套袋隔离, 才能成功)。此外, 某些兰科植物的花粉对自花的柱头有毒害作用, 常引起柱头凋萎, 以致花粉管不能生长。

自花不孕的原因是自交不亲和 (self incompatibility), 自交不亲和是一种阻止自交、促进异交的机制。据 Hiscock 和 Kues (1999) 估计, 被子植物中有大约 60% 的植物是自交不亲和的。对自交不亲和的细胞和分子机制研究表明, 植物有两类自交不亲和系统, 即配子体自交不亲和 (GSI) 和孢子体自交不亲和 (SSI) (Silvertown and Charlesworth, 2001)。

在 SSI 系统中, 花粉的不亲和类型由产生花粉个体的基因型所控制, 一个植物只产生一种不亲和的花粉, 但花粉携带两个等位基因的产物, 如果等位基因 S2 对 S1 显性, 那么 S1/S2 植物的花粉都将是 S2 型, 无论花粉携带的基因是 S1 或 S2。所以, S1/S2 植物的花粉能使 S1/S3 植物受精, 但不能使包含等位基因 S2 的植物 (如 S2/S3) 受精。也就是说, 雌蕊表达的 S 位点受体类激

酶 (S-locus receptor kinase, SRK) 和花粉表达的半胱氨酸富集蛋白 SCR (S-locus cysteine-rich) 可能通过受体-配体相互作用和下游的信号转导途径决定自交不亲和反应。许多十字花科、菊科的植物都是孢子体自交不亲和类型。

在 GSI 系统中, 花粉类型由花粉粒自身的基因型控制。一个在 S 位点上有两个等位基因控制的杂合体将产生两种不亲和类型的花粉, 即 S1 型和 S2 型花粉。S1 型花粉不能在具有 S1 等位基因的柱头上 (如 S1/S2、S1/S3 等) 萌发生长, 但可以被没有该等位基因的基因型 (如 S2/S3) 柱头接受。这类自交不亲和植物分布十分广泛, 主要以茄科、玄参科和蔷薇科 (如苹果) 等为代表, 以及虞美人 (*Papaver rhoeas* L.) 及车轴草 (*Trifolium repens* L.) 等植物。1984 年, 澳大利亚的 Adrian Clarke 实验室首次克隆到了茄科植物花烟草 (*Nicotiana glauca* Nicki Lime) 花柱 S 位点的产物, 并随后证明其为一类核酸酶, 即 S-核酸酶 (S-RNase) (McClure et al., 1989)。1994 年, 美国 Te-Hui Kao 和 Bruce McClure 实验室同时证明在以茄科为代表的配子体型自交不亲和植物中, 母体的 S 决定因子就是 S-RNase, 但其作用机理和花粉 S 决定因子并不清楚 (Lee et al., 1994; Murfett et al., 1994)。

中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪领导的研究组经多年研究, 利用玄参科植物金鱼草 (*Antirrhinum hispanicum*) 为材料, 克隆到了一个与花粉 S 决定因子相关的基因 AhSLF-S2 (Lai et al., 2002; Zhou et al., 2003), 该基因编码一个含 F-box 结构域的功能未知蛋白。该研究组的乔红将金鱼草 AhSLF-S2 基因转到自交不亲和的茄科植物矮牵牛 (*Petunia hybrida*) 中, 发现它可以把自交不亲和的矮牵牛转变成自交亲和的, 证明了 AhSLF-S2 确实是自交不亲和的花粉 S 决定因子 (Qiao et al., 2004b)。几乎与此同时, 美国宾州大学 Te-Hui Kao 实验室也在茄科植物膨大矮牵牛 (*Petunia inflata*) 中发现类似的 SLF 基因并证明它也编码花粉因子 (Sijacic et al., 2004)。随后 Plant Cell 发表了题为 “S-RNase and SLF determine S-haplotype-specific pollen recognition and rejection” 的综述文章 (McClure, 2004)。

植物配子体自交不亲和的花粉因子的确定, 为研究自交不亲和调控的分子机理打开了大门, 但 S-RNase 与 SLF 之间的作用机制仍然不清楚。薛勇彪研究组利用免疫共沉淀和酵母双杂交等技术, 发现 AhSLF-S2 能与 S-RNase 和 SCF (Skp1/Cullin/F-box) 蛋白降解复合体中的 ASK1、CULLIN 相互作用。并通过 26S 蛋白小体特异抑制剂和生化试验, 进一步证明 S-RNase 在亲和组合中被泛素化和降解。该研究不仅首次证明了 AhSLF-S2 在自交不亲和中的关键作用, 而且证明 S-RNase 的降解是通过 AhSLF-S2 介导的泛素/26S 蛋白小体降解途径来完成的 (Qiao et al., 2004a)。这不仅发现并证明 AhSLF 就是近 20 年来悬而未决的花粉 S 决定因子, 并且首次把自交不亲和与泛素蛋白降解途径联系起来, 其意义是不言而喻的 (Eckardt, 2004; Yang, 2004)。这些结果说明配子体型自交不亲和与孢子体型具有完全不同的分子遗传调控和进化途径。自交不亲和分子机理的阐述, 为了解自交不亲和的遗传、进化和作物遗传育种提供了重要基础。

5. 雌雄异熟

雌雄异熟 (dichogamy) 是指一株植物或一朵花中的雌雄蕊成熟时间不一致或雌雄性功能在时间上的分离。雌雄异熟能有效避免自身的花粉和柱头间的性别干扰。Lloyd 和 Webb (1986) 认为, 雌雄异熟的类型很多, 按两性功能出现的时间顺序分为雌性先熟 (protogyny), 如油菜、甜菜; 雄性先熟 (protandry), 如向日葵、梨、苹果。按雌雄异熟表现在花内或花间分为花内雌雄异熟 (intraflora dichogamy) 和花间雌雄异熟 (interflora dichogamy), 如玉米的雄花序比雌花序先成熟。根据雌雄异熟的分离程度分为完全雌雄异熟 (complete dichogamy)、不完全雌雄异熟 (incomplete dichogamy)。

按照株内雌雄成熟的同步性分为同步雌雄异熟 (synchronous dichogamy), 可见于胡萝卜等植物中; 以及异步雌雄异熟 (asynchronous dichogamy), 可见于胡桃科 (Juglandaceae)、藜科 (Chenopodiaceae)、瑞香科 (Thymelacaceae)、桦木科 (betulaceae) 和榛属 (*Corylus*) 等植物中 (Renner, 2001)。

6. 雌雄异位

雌雄异位 (herkogamy) 既可以指花内雌、雄异位, 即同一朵花内的雌、雄蕊空间的分离, 也可以指花间雌、雄异位。花间雌、雄异位主要有三种形式: 雌花、雄花同株, 雌花、两性花同株及雄花、两性花同株 (Webb and Lloyd, 1986)。花内雌、雄异位是指同种个体只产生一种两性花, 但花中雌、雄蕊的空间排列位置不同, 可避免自花传粉。百合科的嘉兰属 (*Gloriosa*) 植物, 开花时, 雌蕊的花柱基部在近子房处呈直角状, 向外折伸, 远离雄蕊, 以避免自花传粉; 玄参科的某些植物的粗大而分裂的柱头紧盖在花药之上, 传粉者进入花中不可避免地会碰到柱头, 而柱头一旦被接触就反卷曲, 露出花药 (Webb and Lloyd, 1986); 小檗属 (*Berberis*) 的雄蕊贴着花被, 远离雌蕊的花柱、柱头。昆虫采蜜时触动雄蕊, 6 枚雄蕊弹出, 花粉散落在昆虫身上 (Webb and Lloyd, 1986)。此外, 异型花 (herkogamy) 和花柱对生 (enantiostyly) 等也属于雌雄异位。

(三) 风媒花和虫媒花

植物进行异花传粉时, 必须借助于各种外力才能把花粉传布到其他花的柱头上去。传送花粉的媒介主要有非生物 (风和水等) 和生物 (昆虫、鸟、蝙蝠等) 两类。非生物传粉, 尤其是风媒传粉被认为是从生物传粉进化而来。在被子植物中, 有约 1/3 的植物种类属于风媒传粉的植物, 其余 2/3 是动物 (尤其是昆虫) 传粉的植物 (Gorelick, 2001)。由于长期的演化, 植物对各种传粉方式产生了与之适应的形态和结构。

靠风传粉的植物是风媒植物 (anemophilous plant), 在被子植物中, 禾本科 (如水稻、小麦、玉米等)、莎草科 (如苔草等) 以及柔荑花序类植物 (如栎、杨、桦木、核桃等属于此类) 等, 它们的花称为风媒花 (anemophilous flower)。

因为风力传粉不具有方向性, 传粉效率低, 风媒植物进化产生出许多促进花粉萌发与捕获花粉的形态学适应性结构。风媒植物的花能随风吹动而散出花粉, 一般风媒花小而多, 常为单性花, 花被很小或退化消失, 绿色、褐色和微红色的苞片、花被片可能有益于改善花 (蕾) 内的温度; 一般花无蜜腺和香气; 花丝细长 (禾本科植物), 易随风摆动, 散布花粉; 产生的花粉粒多, 小而轻, 外壁光滑干燥, 适于乘风远播; 雌蕊的柱头大, 常呈羽毛状, 高高伸出, 有利于承受花粉粒。

据测定, 有的风媒植物花粉可被风吹到 2000m 以上的高空, 一般高度也可达 500m 以上, 水平传播的范围可达 2000m, 有效传播范围一般在 300~500m。由于风媒传粉是靠自然机会来实现的, 因而能够落在雌蕊柱头上的花粉仅仅是雄蕊散出的花粉的一小部分, 而大部分花粉都无意义地消耗了, 因此风媒植物产生大量花粉也是一种对传粉的适应。

风媒植物多数在早春开花, 这样浮游在空气中的花粉不会遭受强光或被大量枝叶所阻, 有利于花粉的传送。

据估计,一株玉米约可产生1500万~3000万粒花粉,可借风力传到200~250m之远。所以,玉米杂交实验或制种时,必须有数百米的隔离区,以防混杂。

借水传粉的植物为水媒植物(hydrophilous plant),水媒传粉只发生于少数水生植物中,如金鱼藻、黑藻、水鳖、苦草等。有的植物的花粉释放到水体中,漂浮在水面,雌花挺出水面接受花粉后再回到水中;有的植物的花粉可以在花药中萌发产生花粉管,经生长到达雌蕊的柱头,完成传粉过程。

依靠昆虫传粉的植物是虫媒植物(entomophilous plant),如油菜、向日葵、瓜类等大多数被子植物,它们的花是虫媒花(entomophilous flower)。

常见传粉的昆虫有蜂类、蝶类、蛾类、蝇类、蚁类以及甲虫等。这些昆虫往往采食花粉、花蜜作为食料,或在花中产卵,或以花朵为栖息场所,而不可避免地会与花药接触,将花粉粒带到别的花朵上,实现异花传粉。

虫媒花一般花冠大而显著,有鲜艳的色彩,一般昼间开放的花多为红、黄、紫等色,而夜间开放的花多为纯白色,只有夜间活动的蛾类能识别帮助传粉;花具特殊的气味(芳香的甚至恶臭的),不同的气味所趋附的昆虫种类不同,能产蜜汁且蜜腺暴露于外的,往往短吻类昆虫(如蜂类等)趋集,深藏花冠内多为长吻型昆虫(如蝶类等)所吸取;花粉粒较大,花粉壁粗糙而有花纹、有黏性,常黏集成块,易粘附在虫体上。花粉粒含有丰富的蛋白质、糖等,可作为昆虫的食物,这些性状皆有利于昆虫的传粉。

虫媒花的大小、形态、结构、蜜腺的位置等,常与传粉昆虫的大小、形态、口器的类型及结构等特征形成了巧妙的适应。虫媒植物的分布、开花季节、昼夜的周期性,与传粉昆虫在自然界中的分布、开花季节活动的规律性,也存在密切的关系,这也充分体现了事物间的互相联系和互相影响。

食蜜鸟(如蜂鸟,具长喙)在取食蜜液过程中,其胸部和头部都会粘上花粉而传粉。因此,依靠食蜜鸟传粉的植物成为鸟媒植物(ornithophilous plant)。此外,蝙蝠又称“花朵动物”,在其用尖吻和巨舌采食花蜜和花粉的过程中,可将花粉粘在头上而传粉于其他花的柱头上。

被子植物的有性生殖是与其交配系统紧密相关的。传粉是被子植物受精的必经阶段,花粉的运动在很大程度上限定了植物个体间的基因流和群体的交配方式,从而影响后代的遗传组成和适合度。

自花授粉和异花授粉是植物生殖系统研究的两个主要问题。异交是形成繁育系统中传粉多样性的主要动力。异交传粉机制的多样性来自花结构和传粉媒介的相互适应,其多样性表现在花与传粉媒介两个方面。根据传粉媒介的不同,异交又可主要分为:风媒、水媒和虫媒(主要是指昆虫)繁育系统;花形态方面的适应机制有雌雄异熟、花柱对生、异型花、花柱异长;生理方面的自交不亲和机制(SI)与配子体选择有关。生理机制隐性的自交不亲和(CSI)机制更是一种巧妙的保证生殖成功的适应机制;当异花花粉大量存在时,隐性的自交不亲和最大限度地降低同株花粉的生殖率,而异花花粉较少时,便最大限度地提高同株花粉的生殖率。传粉后的每一个环节都可能是CSI选择的对象,如在三型花柱植物 *Decodon verticillatus* 中CSI是通过调节花粉萌发率的差异,如改变花粉管生长速率、胚珠识别选择等来实现的。

花冠形态特征的性表达多样性是造成传粉表达形式高度多样性的主要原因,如兰科(Orchidaceae)植物中的各种假交媾传粉。花性表达的另一重要组成部分是柱头。到目前为止,发现自然

界花柱异长有4类：两型花柱、三型花柱、柱头高度两型性和花柱对生（有异长雄蕊存在），它们都是通过提高植物个体间花粉散布的精确性来增加雄性交配效率。可变花柱是花形态对异花传粉的另一适应机制。李庆军等（2001，2002）等在单子叶植物姜科山姜属（*Alpinia*）中发现这一机制，每个种的花在同一特定时间内都有两种花柱表现型：柱头上举型和柱头下垂型，在不同的时间内，两类花通过花柱位置的变化来实现花雌、雄性的转变，同一表现型花的性表达状态严格一致，避免了同种表现型花间的基因交流，促进两种表现型间的杂交。

自交指自花受精和同株异花受精。自交与异交相比有两个不可忽视的优势：生殖成功保障和传递两套完全相同的基因。Stebbins认为在被子植物中从优势的异花传粉到自花传粉是最广泛和普遍的进化转变。主要原因是：①自交不能作为长期的生殖策略，自交后代由于缺乏适应和新物种形成的潜力造成自交衰退而最终灭绝。②自交后代不能转换为异交。自交可以增加种子产量，但由于种子折损和近交衰退的原因，这种受益是以高品质种子的损失为代价的。闭花受精是最接近于完全自交的一种形式，因为花从来不开放，所以只能自花授粉，但所有的闭花受精植物一般都产生能自由传粉的两性花，因而Lord等（1996）认为整个植株并未完全自交。近交不像自交和异交那样具体，是相对的概念，所以每个近交个体近交程度都是不同的。不同的植物在不同的条件下形成了多样的自交机制，徐正堯等（1997）在研究高山植物桃儿七 [*Sinopodophyllum emodi* (Wall. ex Royle) Ying] 时发现，为了适应于高山恶劣的条件，桃儿七在花开放之后，子房柄发生弯曲，从而使整个雌蕊倒向某个花药，使柱头和已经开裂的花药贴合，完成授粉；阮成江等（2004）在海滨锦葵 [*Kosteletzkya virginica* (L.) Presl.] 中发现滞后自花授粉策略。这些都为生殖保障学说提供了佐证。王英强等（2004）发现黄花大苞姜 [*Caulokaempferia coenobialis* (Hance) K. Larsen] 适应于花粉流动的自花授粉机制在花的形态和开花特征上都有所变化。花粉成油质黏液浆状，由粘丝连接成链珠状。花粉粒表面光滑并延长成长椭圆球形。柱头呈扁喇叭形，其中与花药紧贴面凹陷，较其他地方位置低，有助于花粉浆团流入其中。柱头上和花药面均有毛，朝向柱头方向，有助于引导花粉浆团流向柱头。刘可伟等（2006）在 *Nature* 上报道了一种兰花 *Holcoglossum amesianum* Rchb. f. 的花粉囊旋转360度插入花柱空腔中的自花授粉方式。虽然自花授粉也存在多种不同机制，由于目前对自花授粉的原因研究较少，还不能揭示自花授粉机制的多样化。

（四）农业上对传粉规律的利用和控制

在植物生产过程中，根据植物传粉的规律，可人为有效地利用和控制传粉。采用人工授粉、人工去雄或化学杀雄的方法均可提高植物的异花传粉、受精的结实率，进而提高作物的产量和品质，甚至培育出新的作物品种。

人工授粉是指在人为采集并妥善保存花粉的基础上，人工给植物授粉的方法。在银杏生产中，采用套袋法收集银杏雄株上的花粉，再将花粉异地喷洒到银杏雌株上，可提高银杏受精结实率和产量。在稻、麦杂交制种中，用拖绳摇曳植株也能促进花粉传播等。

人工去雄是指在植物开花的前1~2d，事先将花中的雄蕊去除，以便人工授粉，为杂交制种和培育新品种提供便利和可能。

化学杀雄是在植物的花蕾期或花芽分化期喷施化学杀雄剂（如氨基磺酸、对苯氨基磺酸、二氯丙酸和吡喃酮类衍生物等），阻碍雄蕊的发育，保证异花传粉或有利人工授粉的方法。

已知异花传粉受外界环境的影响大,如气候不良、缺乏适当的传粉媒介等,则往往影响传粉,从而降低受精率,使种子和果实的产量下降。所以,在栽培上,可采用人工辅助授粉,可使落在柱头上的花粉粒增多,产生群体效应,从而促进花粉粒的萌发和花粉管的生长,以提高受精率,增加产量。例如,玉米在一般栽培条件下,由于雄蕊先熟,到雌蕊成熟时,已得不到足够的花粉粒或不能及时传粉,所以果穗顶部往往缺粒,产量降低。如果对玉米进行人工辅助传粉,就可提高结实率,一般可增产8%~10%。向日葵在自然条件下,空瘪率较高,采用人工辅助传粉,不仅可提高结实率和含油量,而且后代的抗病力也可增强。

人工辅助授粉通过采集花粉、人工辅助传粉,可在低温或干燥的条件下加以贮藏、备用。在田间放蜂,可间接起到辅助传粉的作用,提高传粉的机会,增加结实率,提高作物的产量和品质。

此外,根据自花传粉可使基因型纯合的特点,在植物育种中,利用自花传粉培养两个自交系,进而配制杂交种,也具有显著的增产效果。

三、受精

受精(fertilization)是指雌性、雄性细胞(即卵细胞和精细胞)的互相融合过程。被子植物的花粉落到柱头上,经识别亲和后萌发,产生花粉管。花粉管携带两个精细胞经花柱、子房、进入胚珠、到达胚囊,释放出的两个精细胞分别与卵和极核融合的过程称被子植物的双受精(double fertilization)过程。在这一过程中,花粉从萌发、生长,到花粉管释放出精子都是花粉(管)与雌蕊相互作用的结果。花粉(管)与雌蕊的相互作用包括识别信号的交流、花粉管在雌蕊中的生长和花粉管生长方向的引导等。

(一) 花粉粒与柱头的相互识别

在自然条件下,落在柱头上的花粉粒种类和数量通常很多,但并不是所有落在柱头上的花粉粒都能萌发产生花粉管并插入花柱,直至完成受精。一般认为,花粉与柱头之间存在某种识别反应过程。当花粉粒落到柱头上,花粉粒壁蛋白(一种糖蛋白)与柱头细胞表面的蛋白相互识别(recognition or rejection),决定花粉与柱头的亲和性(compatibility)或不亲和性(incompatibility)。对亲和性好的花粉,柱头提供水分、营养物质及刺激花粉萌发生长的物质,花粉内壁凸出,同时,花粉内壁分泌角质酶,溶解与柱头接触处的柱头表皮细胞的角质膜,以利于花粉管穿过柱头的乳突细胞。如果是自花或远缘花粉不具亲和性,则产生“拒绝”(rejection)反应,柱头乳突细胞基部产生胼胝质,在花粉萌发孔,或在开始伸出花粉管的一端,形成胼胝质,将萌发孔阻塞,阻断花粉的萌发和花粉管的生长。因此,花粉与柱头的识别作用对于完成受精作用有决定性意义。

花粉在柱头表面的萌发需要细胞间的信号交流。柱头既是外源花粉的重要屏障,也为亲和花粉提供刺激萌发的信号。用细胞遗传腐蚀术(genetic ablation),通过细胞毒素基因的特异表达,使柱头乳突细胞或柱头分泌区细胞死亡,导致花粉在该柱头上不能萌发,结果证明刺激花粉萌发的识别信号来自柱头细胞。自交不亲和植物——油菜的柱头乳突细胞经白喉毒素A(DTA)腐蚀后,亲和的花粉萌发完全受阻;但用DTA处理拟南芥柱头乳突细胞,花粉的萌发不受影响,这说明不同植物间存在花粉柱头的识别反应差异。研究表明,花粉与柱头间的识别物质可能是S位点编码的跨膜受体激酶。类似的实验,用DTA腐蚀烟草柱头分泌区细胞,花粉在其柱头上不能萌发,

但在传粉前用健康区的分泌物涂布到无分泌区的柱头上,则该柱头恢复接受花粉的能力。这一结果说明,刺激花粉萌发的物质存在于柱头分泌区的分泌物中。

花粉粒表面分子如蛋白质、糖类和脂类等,在花粉与柱头识别中也起重要作用。在亲和识别过程中,花粉粒壁上的糖蛋白、长链脂类化合物的合成,及 $\text{Ca}^{2+}/\text{CaM}$ 信号系统诱导的磷酸化反应等均明显不同。

对自交不亲和性 (self incompatibility) 的遗传学分析表明,该亲和性由复等位基因构成的单一一位点控制,表现为当花粉和柱头上的不亲和性基因同时出现差异时才表现出亲和性,这是由二倍体 (孢子体) 来源的基因决定的自交不亲和性;或花粉和柱头上的不亲和性基因只要有一个等位基因表现出差异就能表现出亲和性,这是由单倍体 (配子体) 来源的基因决定的自交不亲和性。

(二) 花粉管的发育与定向生长

1. 花粉管的发育与结构

花粉粒和柱头之间经识别后,亲和的花粉粒产生水合反应 (pollen hydration),从柱头分泌物中吸收水分和营养,内壁从萌发孔处向外突出,形成细长的花粉管 (图 8-31),花粉的内含物流入管内,花粉管穿过被侵蚀的柱头乳突的细胞壁,向下进入柱头组织的细胞间隙,向花柱和子房方向生长 (Tammy et al., 2001)。花粉管生长时,其细胞质处于运动状态,如为二细胞花粉粒,生殖细胞和营养细胞随之进入花粉管先端,一般营养细胞在前。生殖细胞在花粉管中分裂一次,形成两个精细胞。如为三细胞花粉,则营养细胞和两个精细胞都进入花粉管中。

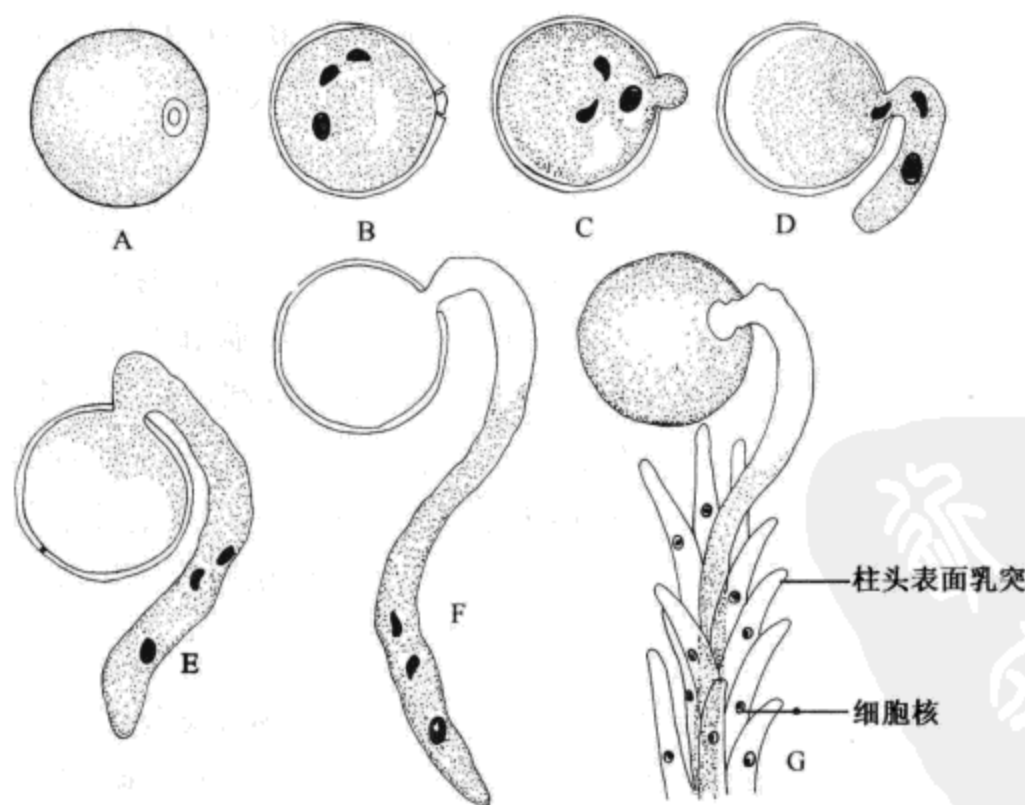


图 8-31 水稻花粉粒萌发和花粉管生长 (依李扬汉)

2. 花粉管的定向生长

花粉管的生长从突破柱头开始,插入花柱后,在空心的花柱中,常沿着花柱道表面

的黏性分泌物生长，在实心的花柱中，常沿着引导组织细胞间隙生长，而后穿越子房壁、进入胚珠，最终到达胚囊，将精子释放到胚囊内，完成传粉过程。

花粉管在花柱中生长时，除消耗自身的贮藏物质外，还大量地从花柱道或引导组织的分泌物中吸取糖类（如葡萄糖）及肌醇等，用于花粉管的伸长和新壁的形成，其生长活动常有酶与激素的参与。

花粉管的生长，主要是长度上的持续增加，而直径的变化不大，根据花粉管的结构特点，可以区分为顶端区、亚顶端区、核区以及液泡化区和胼胝质区。顶端区为生长的最前端，为果胶纤维素壁包围，可不断形成新的质膜和细胞壁；亚顶端区富含细胞器，为顶端区提供合成前体；核区为营养核和生殖细胞或精细胞所在场所，以上为花粉管的生活部分，在花粉管生长过程中，各区依次向前推移，维持一定的长度和宽度，当花粉管生长到一定长度后，在后端形成胼胝质塞，使生活部分与后端隔开，而胼胝质塞区域以后的花粉管部分衰亡。随着花粉管的不断生长，新的胼胝质塞区将随之形成。因此，尽管花粉管在雌蕊组织中生长距离很长，如玉米的花粉管可达 50cm，但有生命原生质部分只有几厘米甚至更短，花粉管生活的原生质体部分像变形虫那样的不断地滑行。此外，花粉和花粉管中存在着大量的微管和微丝，对花粉管的生长和新壁的形成起重要作用。花柱、子房中 Ca^{2+} 、特异性糖蛋白梯度现象，可能对花粉管的定向生长或生长的导向机制起重要作用。

花粉管的生长，可诱导柱头迅速产生乙烯，使引导组织的细胞退化或程序性死亡，刺激兰科植物的胚珠发育，促进玉米等的卵细胞成熟，引起大麦、烟草等的助细胞退化。已知花粉中的氨基环丙烷羧酸（ACC）、生长素、果胶寡糖、油菜素类固醇和茉莉酸甲酯等，可能是与传粉有关的信号物质。

花粉管通过花柱，到达子房后，一般沿着子房的内壁或经胎座继续生长，直达胚珠。通常花粉管是从珠孔穿过珠心进入胚囊的，称为珠孔受精（porogamy）（图 8-32A）。但也有些植物的花粉管穿过合点区或珠被进入胚珠，称为合点受精（chalazogamy）（图 8-32B）或中部受精（misogamy）（图 8-32C）。棉花的珠心组织比较发达，在花粉管到达之前常在珠孔与胚囊之间有一狭条的珠心细胞退化，花粉管即由此通过。有的植物，珠心组织的表皮细胞壁黏液化，有利于花粉管的穿行。

当花粉管生长时，如果原为 3-细胞花粉粒，1 个营养细胞和 2 个精细胞都流入花粉管。如果原为 2-细胞花粉粒，则营养细胞核和生殖细胞核都流入花粉管，生殖细胞在花粉管中有丝分裂一次，形成 2 个精细胞。营养细胞核一般位于花粉管的前端，与花粉管吸收利用外周物质、加工合成花粉管壁物质和向胚囊的趋向性生长密切相关。营养细胞核一般在花粉管到达胚囊时就消失，或仅留下残迹。在花粉管每生长一定长度后，花粉管便在其后方产生横壁，阻断花粉管与后方的联系。

目前较多的证据显示：花粉管进入子房向胚囊定向生长，与胚珠本身产生的趋化物质有关，特别是助细胞的丝状器可能是直接分泌趋化物质的部位，或是有助细胞扩散出酶引起珠孔附近产生趋化物质。新近的研究表明，传粉后，胚珠或助细胞能够产生较多的 Ca^{2+} ，从柱头到胚珠的 Ca^{2+} 梯度是吸引花粉管向着胚囊生长的动力。另一方面，多数植物的花粉管在助细胞或其附近进入胚囊，也可间接证明助细胞对花粉管向胚囊生长有密切关系。

传粉后，雌蕊上形成花粉管的过程是被子植物雄配子体的后期发育阶段。成长的花粉管 and 其所含的 1 个营养细胞、2 个精细胞是成熟的雄配子体，精细胞就是前面已经提到的雄配子。

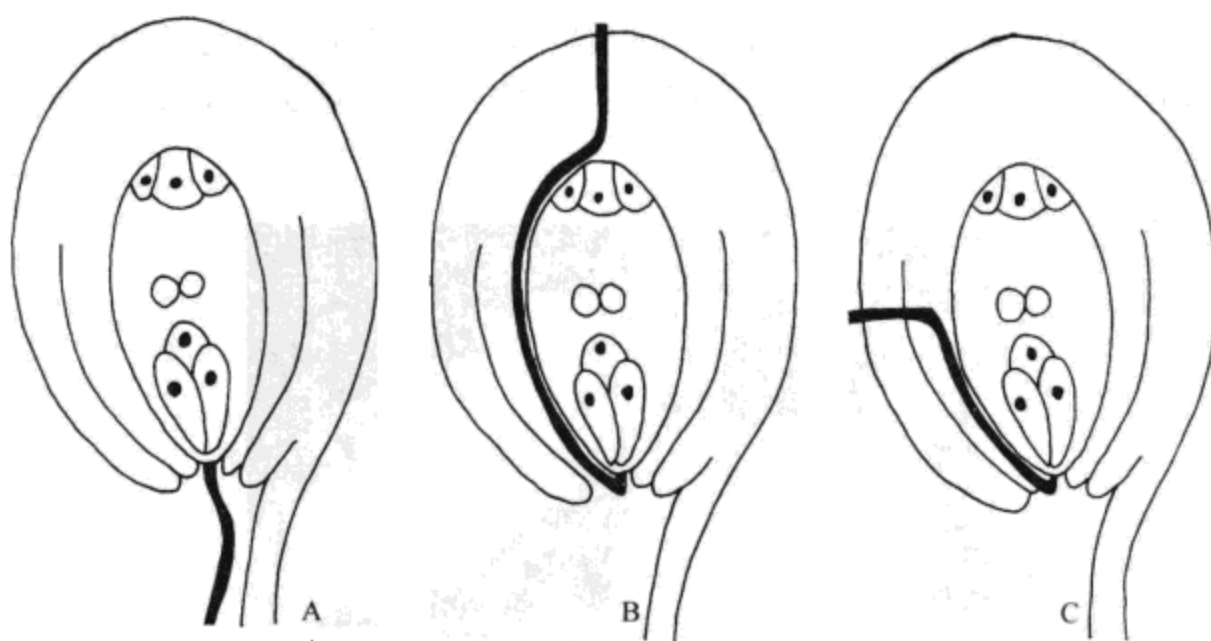


图 8-32 花粉管进入胚珠的途径

A. 珠孔受精 B. 合点受精 C. 中部受精

至于柱头的生活力，一般能维持 1d 至数天，如水稻、棉花的柱头生活力可保持 1~2d。

3. 影响花粉管生长的因素

花粉粒在柱头上的萌发，花粉管在花柱中的生长，以及花粉管最后进入胚囊所需要的时间，随植物种类和外界条件而异。在通常情况下，多数植物需要 12~18h。木本植物一般较慢，如桃授粉后，10~12h 花粉管到达胚珠，橘需 3h，胡桃需 72h，白栎 (*Quercus fabri* Hance) 和槲栎约需两个月，而栓皮栎、麻栎 (*Quercus acutissima* Carruth.) 等则需 14 个月才受精。草本植物一般较快，如水稻、小麦从受粉到花粉管进入胚囊约 30min，菊科的橡胶草 (*Taraxacum koksaghyz* Rodin.) 约 15~30min，蚕豆约需 14~16h。

温度显著影响花粉粒的萌发和花粉管的生长。在 10℃ 时，小麦传粉后 2h 开始受精；在 20℃ 时，萌发最好，30min 即开始受精；30℃ 仅需 15min 即可受精。大多数温带地区的植物，花粉粒萌发和花粉管生长的最适温度为 25~30℃。不正常的低温和高温，都不利于花粉粒的萌发和花粉管的生长，甚至会使受精作用不能进行。

花粉粒在柱头上的萌发速度和萌发率具有群体效应。用多量的花粉粒传粉，其花粉粒的萌发和花粉管的生长速度常比用少量花粉粒传粉的要高、要快得多，结实率也高。

此外，水分、盐类、糖类、激素和维生素等，都对花粉粒的萌发和花粉管的生长有影响。

(三) 双受精的过程和意义

1. 双受精过程

多数被子植物的花粉管到达胚珠前或进入胚珠后，胚囊中两个助细胞中的一个常先退化，花粉管穿过胚囊的壁，经过助细胞的丝状器进入已退化的助细胞，花粉管顶端或亚顶端破裂，精细胞、一个营养核、细胞质、淀粉粒等花粉管内含物一起喷泄而出，形成特定的细胞质流，将精细胞带到卵和中央细胞之间的位置，花粉管内的物质释放后，花粉管裂口处很快被胼胝质阻塞，阻断了胚囊内物质倒流入花粉管。进入胚囊后的 2 个精细胞，其一与卵细胞融合，形成二倍体的合子 (zygote) 或受精卵，将来发育成胚；

另一个与极核（或中央细胞）结合，形成三倍体的初生胚乳核（primary endosperm nucleus）或受精极核，将来发育成胚乳。花粉管中的两个精子分别与卵和极核融合的过程称为双受精（double fertilization）（图 8-33，图 8-34），双受精是被子植物特有的有性生殖现象。

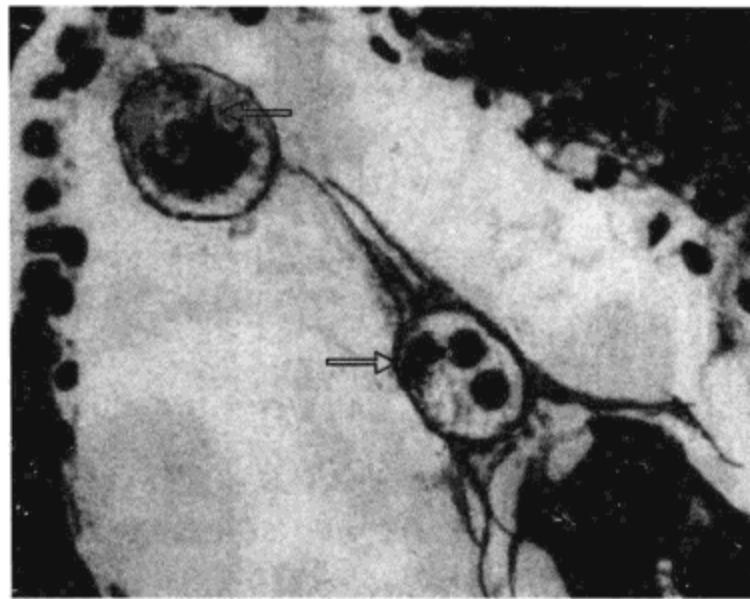


图 8-33 被子植物双受精作用中两个精子（箭头）分别与卵细胞和中央细胞结合

当花粉管进入退化的助细胞时，另 1 个助细胞可不受损伤地继续存在一个短暂时期，或随之退化，如大豆。

在 2 个精细胞位于卵细胞和中央细胞的附近后，2 个精细胞中的 1 个，在合点端的无壁区与卵细胞渐相接近并相互融合；另一个也在无壁区和中央细胞接近并相互融合。精细胞和卵细胞在融合过程，从两性细胞的接触、质膜桥管状接通、精细胞的核等进入卵细胞内（精细胞的细胞质则留在卵细胞的质膜外），到精卵细胞核的接触、桥状融合，最终实现两性细胞的核物质融合，精核仁和卵核仁融合成一个大核仁，至此，精卵受精完成，形成合子。另一个精细胞进入中央细胞或极核的过程与精卵细胞融合过程相似。其情形有两种，一是在受精前，两个极核尚未融合成次生核，则精核先与一个极核融合，然后再与另一极核融合，如水稻、小麦、棉花等；一是精核同时与两个极核或一个次生核融合。中央细胞受精后形成初生胚乳核。最近发现少数植物的精子的细胞质及细胞器（线粒体或质体）也进入卵细胞和中央细胞（图 8-35），如白牡丹（*Plumbago zeylanica* L.）、红萼月见草（*Oenothera erythrosepala* Borb.）等。

被子植物的精细胞是没有鞭毛的，但它们在融合前总是准确地分别靠近卵细胞和中央细胞。现代生殖生物学研究表明，2 个精细胞在形态、生化特性和运动性上存在差异。白花丹花粉管的 2 个精细胞中，其细胞器分配的数量是不等的，与卵结合的精细胞含质体较多，与极核融合的精细胞含线粒体较多。因此，胚和胚乳中精细胞质的遗传信息是不同的。另有研究表明，2 个精细胞都具有主动运动的能力，且精细胞的运动与卵细胞或中央细胞中的微管、微丝的分布格局有关。

精细胞核在受精之前，其形状常有一定的变化。例如，小麦的精核逐渐出现螺旋状卷曲，在进入卵细胞前，卷曲几成球状，当精核与卵细胞核接触时，精核的卷曲逐渐松开，而贴附在卵核上。

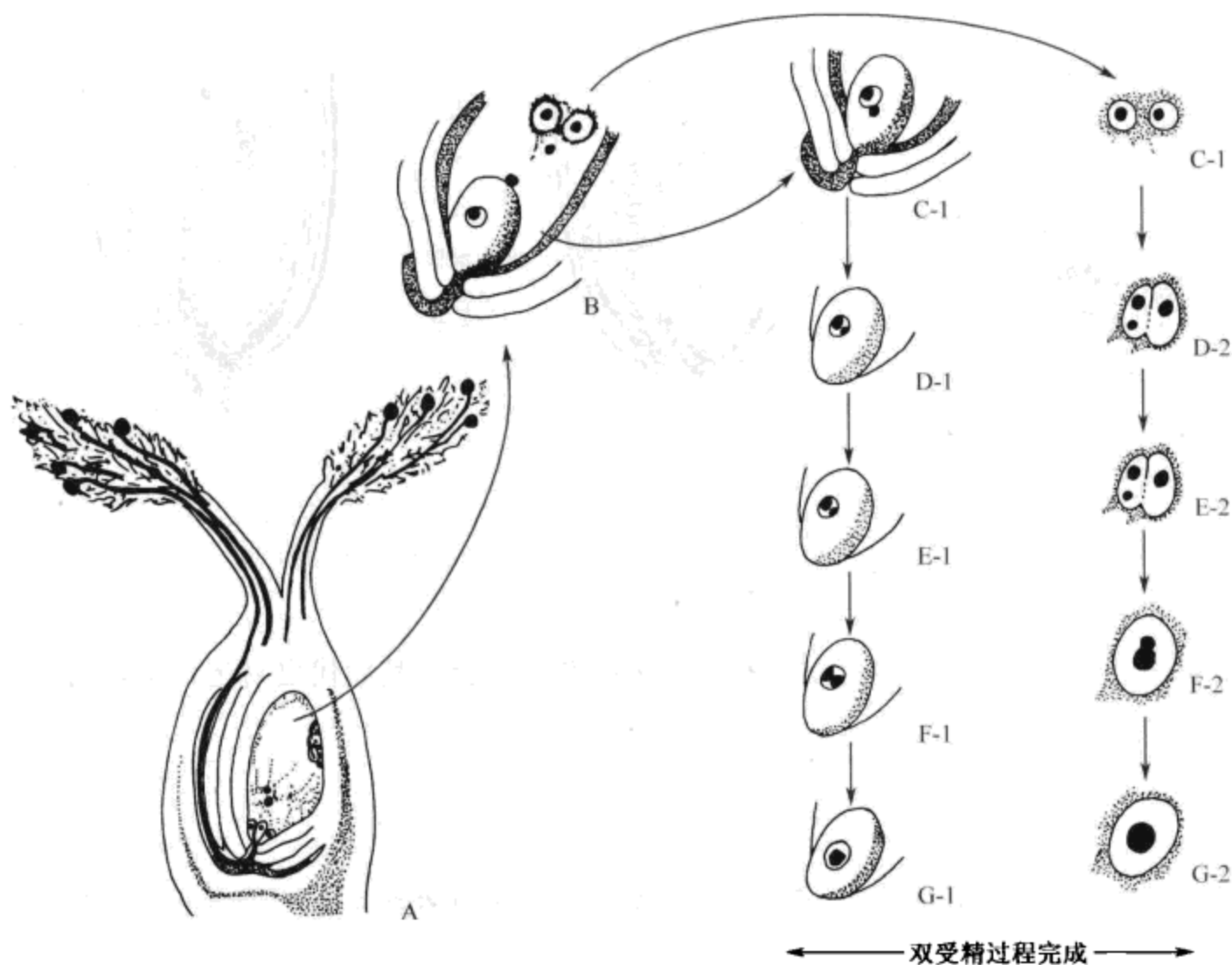


图 8-34 水稻的双受精过程图解

A. 传粉，示花粉粒传播到柱头上，萌发及花粉管进入胚囊 B. 双受精过程开始，2个精子进入胚囊，1个已与卵细胞接触，另1个正向极核靠近 C-1. 精子已进入卵细胞，并正在穿入卵核 C-2. 精子正在进入1个极核 D-1. 精核仁已进入卵核内，开始长大 D-2. 精核已进入1个极核，精核仁开始长大；极核间部分核膜开始溶解 E-1. 精核仁已与卵核仁等大，逐渐接近；2个极核间核膜已溶解 E-2 精核已与1个极核融合，融合核仁体积开始增大 F-1. 精核仁与卵核仁正在融合 F-2. 受精极核的融合核仁正在与另个极核仁融合 G-1. 卵细胞的受精过程完成，形成合子或受精卵，经一系列分裂后，形成胚 G-2. 极核的受精过程完成，形成初生胚乳核，经一系列分裂后，形成胚乳

2. 双受精作用

精、卵细胞的融合，将父本、母本具有差异的遗传物质重新组合，形成具有双重遗传特性的合子，由此形成的新个体一方面恢复了物种原有的染色体数目，保持了物种遗传的相对稳定性；另一方面，由于精、卵母细胞在减数分裂过程中出现染色体的片段互换和遗传物质的重组，因而其性细胞在一定程度上遗传差异较大，由其受精产生的后代必然出现新的遗传、变异的性状，丰富了物种的适应性和抗劣性。

另外，双受精中一个精细胞和两个极核或一个次生核融合，形成了三倍体的初生胚乳核，由此发育的胚乳同样结合了父本、母本的遗传特性，生理上更为活跃，作为营养物质在胚的发育过程中被吸收、利用，其子代的变异性更大，生活力更强，适应性更广。

因此，双受精不仅是植物界有性生殖的最进化形式，也是植物杂交育种的理论基

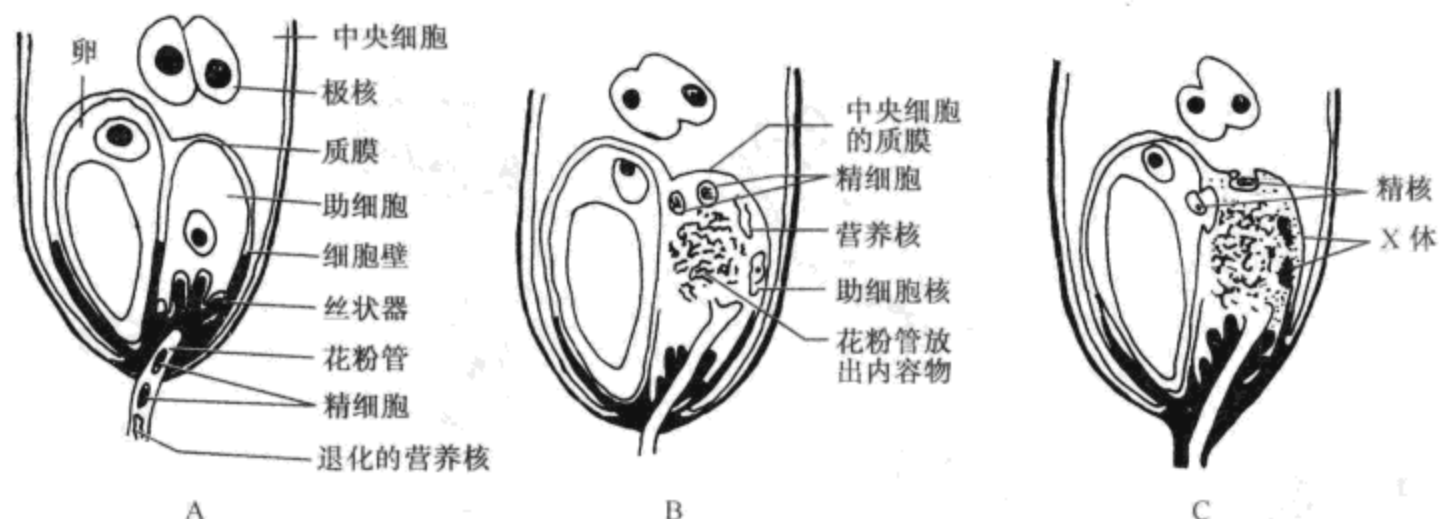


图 8-35 被子植物双受精作用中精细胞转移至卵细胞和中央细胞的图解

A. 花粉管进入胚囊 B. 花粉管释放出内容物 C. 两个精细胞分别转移至卵和中央细胞附近

注：X 体可能是退化的营养细胞核和退化的助细胞核。

础。在杂交育种过程中，应尽量选择差异大的杂交组合，其后代更易选育出新的优良品种或新的植物类型。

(四) 受精的选择性与多精受精

植物开花时，各种不同的花粉都有可能传播到柱头上，柱头和花粉粒间相互识别，只有能和柱头的生理、生化及遗传相协调的花粉粒才能萌发，而且同一花粉管中的两个精子在形态和生理方面亦存在着差异，并非随机地与卵细胞或极核受精，这些表明了受精具有选择性。

植物受精的选择性首先为达尔文所注意，他指出，植物如果没有受精作用的选择性，就不可能充分得到异体受精的好处，也不可能避免自体受精或近亲交配的害处。所以，在农作物的育种中，应充分利用受精选择性的一面，克服自交不育及远缘杂交的受精选择性不利的一面，采用各种手段创育优良品种或新的植物类型。

传粉时，落在柱头上的花粉粒常很多，萌发后长出花粉管，伸入花柱的也很多，在一般情况下，只有一条花粉管进入一个胚珠的胚囊完成受精。但有时几条花粉管可同时进入一个胚囊，这样胚囊里就有两对以上的精细胞，这称为多精子现象 (polyspermy)。如棉属中曾发现有 3 条花粉管进入一个胚囊。多余的花粉管进入胚囊后，常被吸收利用，起营养作用。有时多余的精子可能与助细胞或反足细胞受精，并分别发育成胚，形成多胚现象 (polyembryony)。有时，可能有两个以上的精细胞进入卵细胞，发生多精受精 (polyspermy)，形成多倍体后代。但是，一般在多精入卵时仍只有一个精子与卵融合，其余的精子就在卵细胞里被吸收利用，可能对胚的营养条件和遗传性状产生影响。

(五) 试管受精

在离体培养的条件下，完成受精作用的技术称为“离体受精”或“试管受精” (testtube fertilization)。试管受精的方法是在无菌条件下取出没有受精的、具小块胎座的胚珠，置于试管中或培养皿中的培养基上，同时用无菌针从花药中取出花粉，撒在胚珠的表面上的过程。目前，已在虞美人、甘蓝、烟草、小麦、玉米、水稻等几十种植物的杂交组合中取得了成功。离体传粉受精技术，使受精和种子发育的整个过程完全置于人工控制的条件下完成。该技术在植物育种中作为克服自交和杂交不亲和性的手段有着重要的意义。

自交不亲和植物在受精过程中的障碍,通常发生在柱头上或在花柱中,即由于花粉、柱头识别反应导致花粉管生长受到限制,不能进入柱头或在花柱中生长停滞以致不能受精,因此利用离体的胚珠和人工传粉,能使受精顺利完成。

杂交不亲和一般不能正常受精,但无论活体或离体的杂交试验,也常发现杂种的胚发育受阻。用离体受精法,进行多种植物的种间或属间杂交,在一定程度上克服物种间杂交不亲和性,获得杂种植株。

四、环境条件对传粉受精的影响

影响传粉和受精的因素很多,概括起来可分为内因和外因两类。内因通常是由于雄性不育和雌蕊与花粉粒之间的遗传不亲和性,或受精障碍等;外因主要是气候条件及栽培措施等。

温度是影响传粉、受精的最重要的外界环境因素。低温不仅使花粉粒的萌发和花粉管的生长减慢,甚至使花粉管不能到达胚囊,而且加速卵细胞和中央细胞的退化,使精细胞接近卵细胞和中央细胞的过程受到抑制,或精细胞与卵细胞接触和融合的时间延长等。例如,水稻传粉、受精的最适温度为 $26\sim 30^{\circ}\text{C}$,如日平均温度在 20°C 以下、最低温度在 15°C 以下,则传粉、受精受阻。在我国双季稻地区,早稻或连作晚稻的传粉、受精期间,如遇低温、多雨,就会出现大量的空粒、瘪粒。

湿度或水分对传粉、受精也有很大影响,干旱、高温导致柱头和花柱的干枯。在稻、麦开花季节,保持适宜的田间湿度,有利于传粉和受精。但开花季节雨水过多,易导致花粉粒吸水破裂。因此,雨水的淋洗或稀释柱头分泌物,不适合花粉粒的萌发,降低结实率。此外,氮肥过多或过少影响植株的发育,影响受精持续时间。

因此,结合当地气候,选用生育期合适的良种,或适当调节栽种季节,加强栽培管理、提高营养水平,保证在各种作物的传粉和受精期间,减少不良环境条件的影响,有助于植物的高产优质生产。

人类对被子植物有性生殖过程进行的科学探讨,可追溯到17世纪的末叶至18世纪初期。Camerarius (1694) 发现在桑树附近若无雄性植物生长,只形成败育的种子。接着用一年生山黧(*Mercurialis annua* L.) 进行雌株隔离的试验,进一步证明了雌株在无雄株接近的情况下不能结实。后来,他又以其他植物为材料进行了一系列研究,最后成就了著名论文“植物的性”。Camerarius 在他的著作中详细描写了花、花药、花粉及胚珠,肯定了花药是植物的雄性器官,而子房和花柱则是雌性器官。其后,Kolreuter (1761) 曾进行植物杂交试验,在石竹属(*Dianthus*)、天仙子属(*Hyoscyamus*)、紫罗兰属(*Matthiola*) 和烟草属(*Nicotiana*) 植物中,通过人工杂交培养出一些杂种。他观察到如果一种植物的柱头用同种花粉和异种花粉同时传粉,在一般情况下,只有同种花粉在受精中起作用。Kolreuter 的工作一方面明确了两性的存在,另一方面推动了传粉生物学的研究。Sprengel (1793) 根据自己所做的大量材料的观察,证明了某些昆虫在许多植物受精过程中占有非常重要的地位。在他的《揭露自然的秘密》一书中详细地描写了这一现象。后来,伟大的生物学家达尔文(Darwin) 在花朵对于异花受精的适应性方面进行了大量观察和试验,在总结30年研究工作基础上,于1916年发表了著作《植物界异花受精和自花受精的效果》,指出异花受精有利,自花受精有害。

被子植物雌雄性的存在以及它们之间关系的奥秘,吸引着人们去深入探索它们的本质。花粉管的发现和研究诞生了一门新的学科——植物胚胎学(plant embryology)。植物胚胎学是关于高等植物有性生殖器官和生殖细胞的形成、受精以及胚胎发生规律的植物学分支学科。被子植物胚胎学的研究范围主要是:大、小孢子的发生,雌、雄配子的发生,传粉和受精,胚和胚乳的发育,无融合生殖、多胚现象,以及各种生殖器官与组织的离体培养和在人工控制条件下的实验研究。

植物胚胎学一方面从个体发育和系统发育的关系上,为阐明各类群植物间的亲缘关系与演化规律提供证据;另一方面应用各种技术手段探索植物发育过程中的形态发生规律及其控制机理。此外,植物胚胎学与遗传育种有密切的关系,如为解决花粉不育、受精不亲和,胚胎败育等问题提供理论依据,还可通过离体培养或其他手段改变发育途径或加速发育进程等。

现代植物胚胎学研究的历史,一般认为开始于 G. B. Amici (1824) 最早发现马齿苋的花粉在柱头上萌发长出花粉管,并揭露其在雌蕊中的行为和作用。1847 年,德国植物形态学家 W. Hoffmeister 在美人蕉属 (*Canna*) 观察到雄配子体(花粉管)进入雌配子体(胚囊)内,并描写了不同的胚珠类型,区别出胚囊中的各种细胞,看到合子分成两个细胞,也看到胚乳的发育,尤其对单子叶胚的发育提供了很多的资料。1870 年, J. Hanstein (德) 比较观察了双子叶植物(荠菜)和单子叶植物(泽泻)的胚胎发生。1880 年, И. H. 戈罗然金(俄)首先在裸子植物中看到花粉管进入颈卵器、雌雄细胞质、精核及卵核在其中融合的过程。1884 年, E. A. 施特拉斯布格(德)在被子植物中发现精子和卵融合,并指出胚是受精作用的产物。此后,俄国胚胎学家 C. Г. 纳瓦申于 1898 年与法国植物学家 L. 吉尼亚尔于 1899 年在百合和贝母中分别发现双受精。到 20 世纪 20 年代,基本摸清了大小孢子的发生和胚囊、花粉的形成过程、性细胞行为、传粉和受精、胚和胚乳的发育以及无融合生殖等现象。奥地利植物胚胎学家 K. Slavic 对被子植物(1929~1931)及裸子植物(1933)的胚胎学研究做了全面总结,分别出版了专著,为植物胚胎学奠定了基础。

总结与复习

花是适应于生殖的变态短枝。一朵完全花由花柄、花萼、花瓣、雄蕊群和雌蕊群组成。单被花、裸花、中性花和单性花都是不完全花。禾本科植物的小穗由 2 枚颖片、小穗轴和一至数朵小花组成,小花由 1 枚内稃、1 枚外稃、2~3 枚浆片、3~6 枚雄蕊和 1 枚雌蕊组成。

花萼有离萼和合萼两种类型。花瓣分离的称为离瓣花,联合的称为合瓣花。根据雌蕊的心皮数目和分离联合程度,将雌蕊分为单雌蕊、离生单雌蕊和复雌蕊三种类型。

植物从营养生长进入生殖生长,发生花芽分化,花芽分化的一般顺序为萼片原基、花瓣原基、雄蕊原基和雌蕊原基。禾本科植物的花芽分化称为幼穗分化,小麦幼穗分化的顺序为单棱期、二棱期、颖片分化期、小花分化期和花分化期。

雄蕊包括花丝和花药。花药由花粉囊壁、花粉囊和药隔组成。花粉囊是产生花粉粒的地方。在花药发育过程中,孢原细胞进行一次平周分裂形成内外两层细胞,外层称周缘细胞,内层称造孢细胞。周缘细胞分裂形成药室内壁、中层、绒毡层,它们与表皮一起构成花粉囊壁。与此同时,造孢细胞分裂形成花粉母细胞,花粉母细胞经减数分裂,以同时型或连续型方式形成 4 个单核花粉粒,进一步分裂、发育成熟为二细胞花粉粒或三细胞花粉粒。花粉粒由外壁和内壁、1 个营养细胞、1 个生殖细胞或 2 个精细胞构成。花粉有一定的生活力,花粉粒可以经组织培养形成花粉植物,花粉败育而形成的雄性不育植物在育种上有应用价值。

雌蕊包括柱头、花柱、子房三部分。子房内有胚珠,胚珠由珠心、珠被、珠孔、合点和珠柄等几部分构成。

蓼型胚囊的发育过程,首先是在近珠孔的珠心表皮层下形成孢原细胞,孢原细胞发育为胚囊母细胞,胚囊母细胞减数分裂形成直线形的四分体,近珠孔端的 3 个消失,近合点端的 1 个发育成为单核胚囊。单核胚囊经三次有丝分裂,发育为成熟胚囊。成熟胚囊包括 1 个卵细胞,两个助细胞,1 个大型的中央细胞(内含 2 个极核或 1 个次生核),3 个反足细胞(位于胚囊合点端)。

当雌蕊、雄蕊成熟后,即可开花。花粉粒由花粉囊中散出,借外力传到雌蕊柱头上,称为传粉。传粉有自花传粉和异花传粉两种方式,异花传粉对植物生存繁衍有利,植物对异花传粉产生诸多适应

性。传粉的媒介主要有昆虫和风等，花的形态组成和行为与传粉方式相适应。虫媒花和风媒花各有其不同的特征。研究和利用传粉规律对农业生产有重要意义。

花粉粒与柱头识别后，亲和的则萌发形成花粉管，花粉管通过花柱进入胚珠的胚囊并释放 2 个精细胞，2 个精细胞分别与卵细胞和极核融合完成双受精，再分别发育成合子和初生胚乳核。双受精是被子植物特有的生殖现象，对被子植物的进化和繁衍有极其重要的意义。利用生物技术可进行离体受精。

练习与思考

1. 完全花分为哪几部分，其中最重要的组成结构是什么？禾本科植物的花、小花、小穗由哪些部分组成？

2. 试述花药的发育和结构形成过程和特征。

3. 简述花粉粒的发育过程和结构。

4. 简述胚珠的发育过程和结构。

5. 试述胚囊的发育过程，并绘出 8 核胚囊的结构图。

6. 叙述双受精过程及其生物学意义。

7. 名词解释：营养繁殖，无性生殖，有性生殖，花，花芽分化，完全花，两性花，单性花，两性花，单被花，无被花，合瓣花，离瓣花，雌雄同株，雌雄异株，心皮，自花传粉，异花传粉，双受精，雄性生殖单位，雌性生殖单位。



第九章 果实和种子的发育与结构

被子植物开花、传粉、受精之后，子房发育为果实，胚珠发育成种子。有些植物的花托、花萼筒，甚至苞片等也参与果实的形成，如草莓、苹果和菠萝等。被子植物的种子生于果实之内，受到良好的保护，对其后代的适应、躲避不良环境和繁衍后代等有重要意义。裸子植物不形成雌蕊，胚珠外面无子房壁包被，胚珠在裸露状态下受精并发育成种子，这是裸子植物不及被子植物进化和繁茂的一个重要因素。

种子和果实与人类生活有着极为密切的关系。人类粮食的 80% 直接取自植物的果实或种子，稻、麦等果实中富含淀粉，是人类赖以生存的主粮；大豆、花生、油菜、芝麻和油茶等的种子含油量高，是食用油的主要来源；棉纤维是棉种子的表皮毛，是轻纺工业的重要原料；许多瓜类的果实为优良的果品或蔬菜；啤酒大麦的果实是生产啤酒的主要原料；可可、咖啡的种子可作提神的饮料；巴豆、枸杞、罗汉果等的种子是良好的中药材；从刀豆种子中可以提取脲酶；玉米种子不仅可以作为优良的饲料，还可以从中提取细胞分裂素。还有许多植物的种子和果实中的贮藏物，经过提炼加工后，成为重要的工业原料。“没有种子就没有农业”，甚至没有人类的文明、进步和发展。

第一节 种子的发育与结构

种子是植物有性生殖过程中由胚珠发育而来的结构，是新生命存在的场所。种子通常由胚乳、胚和种皮三部分组成，它们分别由初生胚乳核（受精极核）、合子（受精卵）和珠被发育而来。在种子的形成过程中，原来胚珠内的珠心和胚囊内的助细胞、反足细胞等一般均被吸收而消失。

一、胚乳的发育

（一）胚乳的发育方式及其特征

一般说来，被子植物种子中的胚乳发育早于胚的发育，并为胚的生长发育提供必需的营养和环境。胚乳的发育形式一般可分为核型胚乳、细胞型胚乳和沼生目型胚乳三种类型。其中核型胚乳是被子植物中最为普遍的一种胚乳发育方式。

1. 核型胚乳

初生胚乳核第一次分裂和以后的多次分裂均不伴随细胞壁的形成，胚乳核呈游离状态分布在受精后的中央细胞中。随着液泡的进一步发育增大，游离核常被挤到胚囊的周缘成一薄层。游离核形成的时间和数目因植物种类而异。待胚乳游离核发育到一定阶段，位于其细胞周缘的细胞核之间先向内逐渐产生径向细胞壁，继后形成横壁，由外而内形成胚乳细胞，这样的胚乳发育方式称为核型胚乳（nuclear endosperm）（图 9-1，图 9-2）。核型胚乳在单子叶植物（如水稻、小麦、玉米等）和双子叶离瓣花类植物（如

棉、油菜、苹果等)中普遍存在。

1) 核型胚乳发育的四个时期

核型胚乳的发育可分为合胞期、细胞化期、分化期和成熟期四个时期。

(1) 合胞期 (syncytial stage) 是初生胚乳核 (受精极核) 连续分裂但不伴随着胞质分裂的时期, 即初生胚乳核的分裂和以后核的多次分裂, 都不会伴随产生细胞壁, 众多的细胞核游离分散于细胞质中。随着游离核的增多和胚囊内中央液泡的形成与扩大, 游离核连同细胞质被挤向胚囊的周缘。出现一个细胞中有多个细胞核的现象, 这样的细胞叫做合胞体 (syncytium) (图 9-2)。合胞体的发育、大小与游离核数目常随植物种类不同而异。咖啡 (*Coffea arabica* L.) 合胞体发育时间短, 合胞体小, 只形成 4 个游离核; 向日葵、灰毛菊 (*Arctotis stoechadifolia* P. J. Bergius)、马利筋 (*Asclepias curassavica* L.) 可产生 8~16 个游离核; 小麦开花后 48~50h, 游离核增至百余个以上; 水稻、柑橘、胡桃、苹果有数百个; 棉花、石刁柏等的合胞体发育时间长, 合胞体相对较大, 合胞体的细胞质会形成管状的结构, 叫做腔槽 (alveoli)。腔槽的平周分裂引发胞质分裂和胚乳的细胞化。

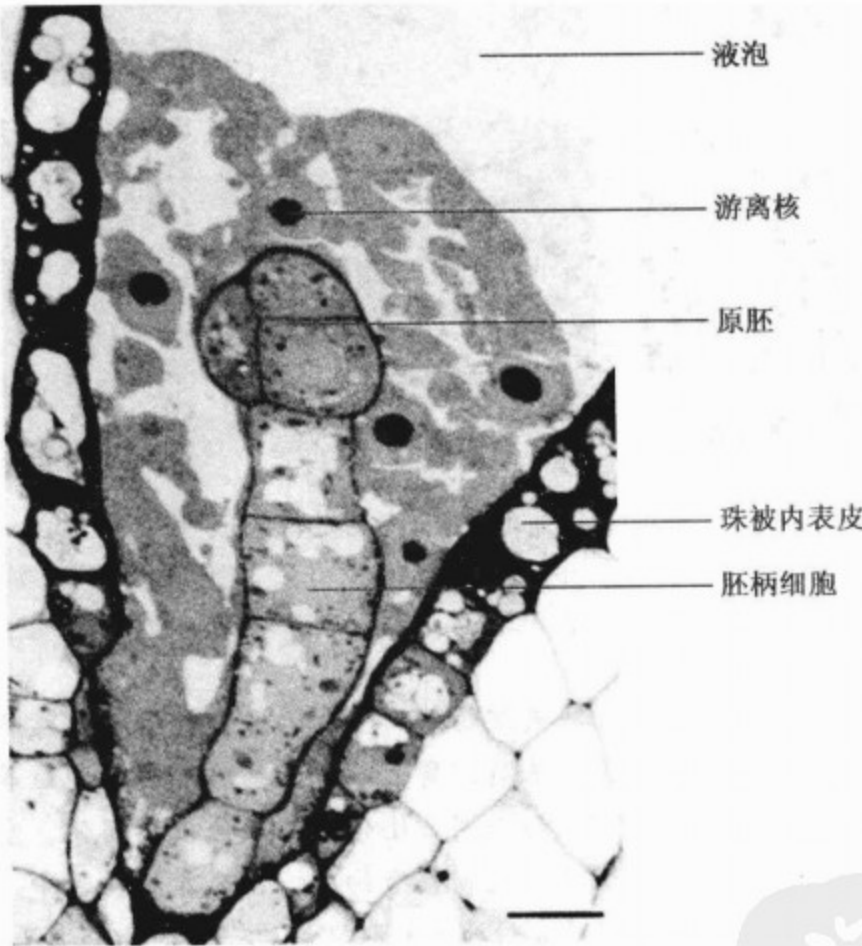


图 9-1 拟南芥胚乳发育的合胞期

(2) 细胞化期。从胚乳游离核间最初产生细胞壁到全部游离核间均形成细胞壁的整个过程, 是核型胚乳发育的细胞化期 (cellular stage)。在胚乳细胞形成前, 游离核间的微管、微丝变得丰富起来, 内质网、高尔基体小泡成片状排列, 形成成膜体, 成膜体中的内质网膜、小泡膜相互融合, 形成细胞板, 由细胞板再形成细胞壁 (图 9-3)。胚乳细胞壁的形成通常是从胚囊最外围开始, 此后, 向心地逐渐产生细胞壁而形成胚乳细胞, 最后整个胚囊被胚乳细胞充满; 但也有植物仅在原胚附近形成胚乳细胞, 而合点端胚乳保持游离核状态, 如菜豆属; 也有的只是胚囊周围形成少数层次的胚乳细胞, 胚囊中央仍为胚乳游离核, 如椰子的液体胚乳 (椰乳), 其内含有许多游离核, 以及蛋白质粒、油滴和生长激素。此外, 更为少见的情况是胚乳始终为游离核状态, 如旱金莲

等。由于胚乳细胞存在的部位、分化成熟过程中贮存物质的种类和形式的不同,胚乳细胞可分化成淀粉胚乳、糊粉胚乳等不同的组织类型。

(3) 分化期。当胚乳细胞充满整个胚囊,或其生长受到珠被限制时,细胞分裂停止。对于禾本科植物,在外层胚乳细胞分裂的同时,处于内部的胚乳细胞便在质体内开始积累淀粉与蛋白质(液泡也参与蛋白质的合成与积累),这些贮藏物质由内而外在胚乳细胞中积累推进,而由母体运来的灌浆物质则是由外向内输送分配。由于灌浆物质中并非都是合成淀粉和蛋白质的原料,其中的一些矿物质、脂类等物质便积累在胚乳外层细胞中,胚乳外层细胞因积聚矿物质、脂类以及蛋白质等物质而转化为糊粉层细胞(图9-2)。

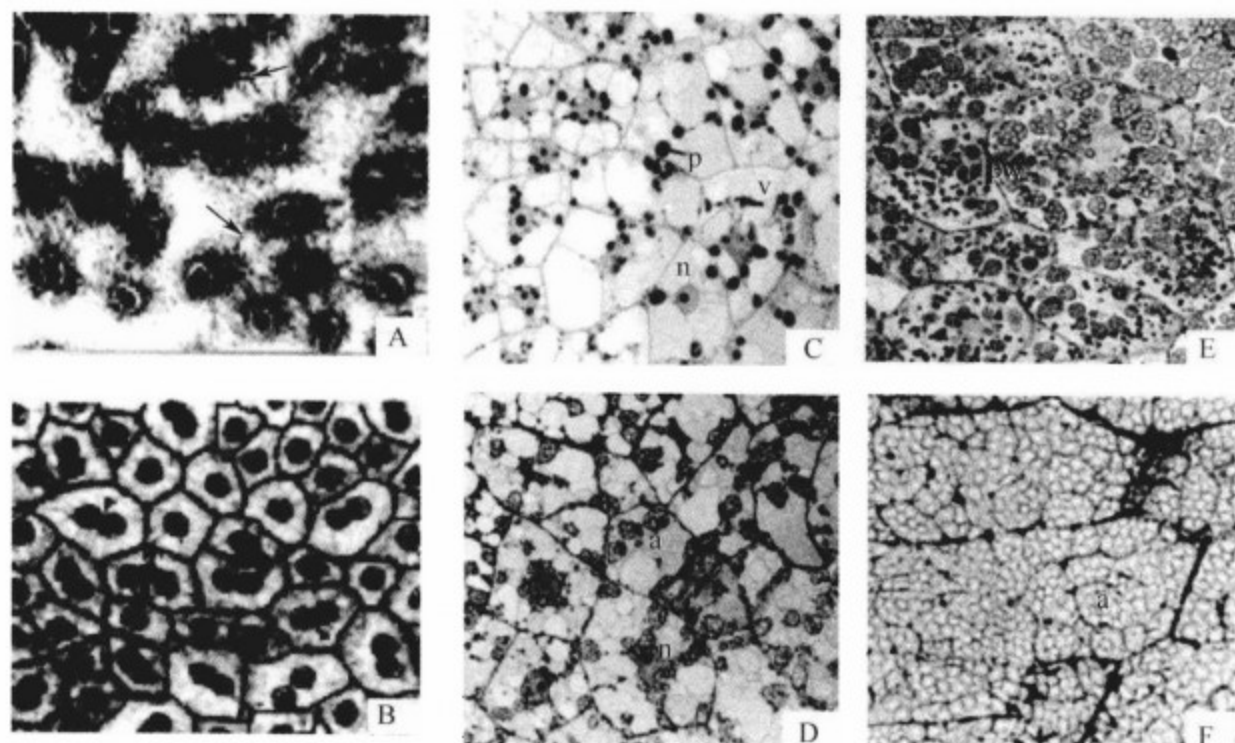


图9-2 水稻胚乳细胞的发育与成熟

A~C. 胚乳细胞形成 D~G. 细胞分化与成熟 D, E. 细胞分化期 F. 细胞成熟期
箭头示细胞板 pw. 初生壁 a. 淀粉粒 v. 液泡 n. 细胞核 p. 蛋白质

(4) 成熟期。胚乳细胞发育后期,随着淀粉的大量积累和籽粒饱满程度提高,胚乳细胞(尤其是以贮藏淀粉为主的胚乳细胞)中除胞基质、质体以外的细胞器和细胞核等开始程序性细胞死亡:细胞核成变形虫状、核内物质凝缩,形成凋亡小体;线粒体内膜解体、空泡化;高尔基体等消失。细胞中淀粉粒充分发育,数量增多,充满整个细胞。在禾本科植物中,籽粒成熟时,一般只有糊粉层细胞具有生物学活性,以贮藏淀粉为主的胚乳细胞一般均已失去活性(图9-2F)。在油菜、苹果和大豆等植物中,随着胚的发育成熟,胚乳细胞程序性死亡,营养物质逐渐被胚吸收、利用,并在子叶中积累。最终,胚乳细胞消失,形成无胚乳种子。

2) 水稻胚乳的发育

水稻花后3~4h,初生胚乳核开始分裂,花后2d内可产生1000~3000个子核并游离于细胞质中,构成含有众多游离核的“胚乳囊”。线粒体、质体和高尔基体等细胞器聚集在游离核周边。

胚乳游离核的分裂方式有3种,即核有丝分裂型、核无丝分裂型和核有丝-无丝分裂型。受精后1d内,胚乳游离核的形成主要是核有丝分裂,且有较高的同步性。核无丝分裂是继核有丝分裂后出现的一种胚乳游离核增加的方式。无丝分裂时,核膜和核仁伸长,最后连同核质一分为二。受精后2~3d,胚乳游离核发育相继出现有丝分裂和无丝分裂同步进行的核增长方式。即在核有丝分裂末期,此时子核的核膜和核仁已出现,但核有丝分裂过程中形成的纺锤体仍未完全消失,两

个新的子核可进行无丝分裂。这样，一次有丝-无丝分裂，可能形成4个子核，有“四核现象”之称，游离核分裂形成速度加快（图9-2）。

水稻游离核的分裂速度受温度、田间湿度与通透性和氮素营养等的影响。气温高时核分裂速度快，分裂周期短，但随着温度升高，游离核分裂的同步性消失较快。花期适量施氮和增加土壤的通透性，均能促进水稻胚乳游离核的发育。

2. 细胞型胚乳

细胞型胚乳 (cellular endosperm) 的特点是初生胚乳核分裂伴随着细胞壁的形成，且以后各次分裂都是常规的有丝分裂，即细胞核分裂一次，细胞质也分裂一次，不出现游离核时期。大多数双子叶合瓣花植物，如番茄、浙江柿 (*Diospyros virginiana* L.)、烟草、芝麻等，其胚乳的发育均属细胞型胚乳（图9-3）。细胞型胚乳在发育过程中，有时产生吸器，从珠心组织吸取养分，吸器的结构常因植物种类而有所不同。

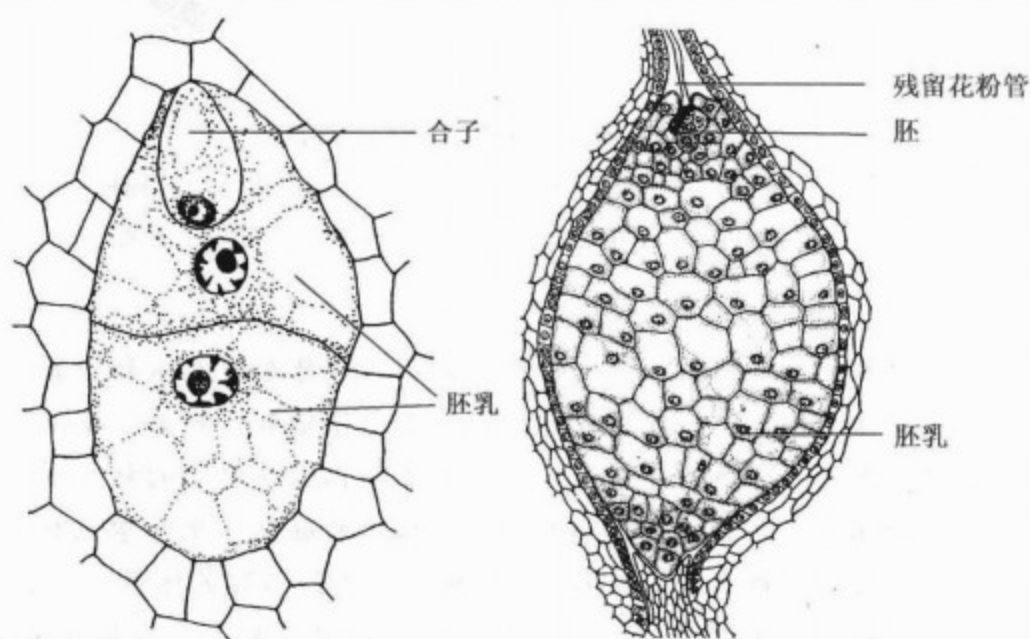


图9-3 浙江柿细胞型胚乳的发育（依 Yakovlev）

3. 沼生目型胚乳

沼生目型胚乳 (helobial endosperm) 发育的特点介于核型胚乳和细胞型胚乳之间。初生胚乳核的首次分裂伴随细胞质的分裂，将胚囊腔分隔为二，形成一大、一小两个细胞，大细胞位于珠孔端，小细胞位于合点端。前者可进行多次的游离核分裂，最后形成细胞。后者细胞核不分裂或极少分裂，呈合胞体状态（图9-4）。具沼生目型胚乳特征的植物多见于沼生目的慈姑、喜马拉雅独尾草 (*Eremurus himalaicus* L.) 和百合目的紫萼 [*Hosta ventricosa* (Salisb.) Stearn] 等。少数双子叶植物，如虎耳草属 (*Saxifraga*)、檀香属 (*Santalum*) 等植物也有此类型。

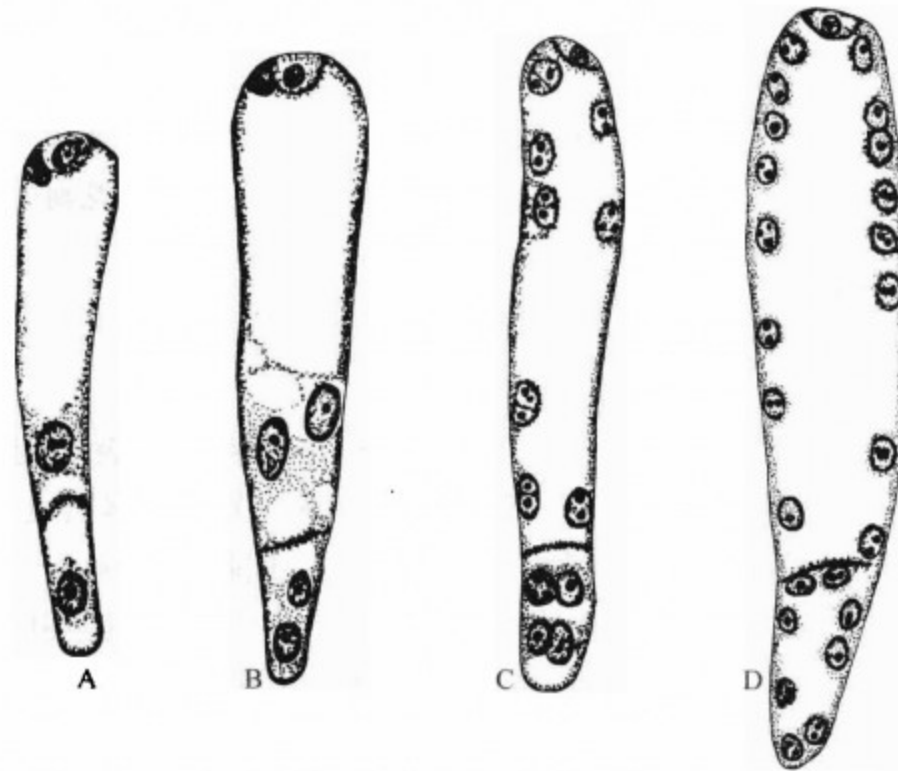


图 9-4 沼生目型胚乳

A~D. 喜马亚独尾草胚乳的发育顺序

A. 胚乳细胞经第一次分裂形成 2 个细胞，上端已产生 2 个游离核

B~D. 上端和下端的 2 个细胞的核均进行核分裂，产生多个游离核

在被子植物中，初生胚乳核一般是三倍体结构，含有两套母本染色体和一套父本染色体。但有些植物由于胚囊发育类型不同，其胚乳核可有不同的染色体倍数。例如，百合和贝母的两个极核，一个是单倍体，另一个是三倍体，受精后可形成具五倍体遗传特征的初生胚乳核。也有因为胚囊中极核数目多于两个而有更高的染色体倍数的。多倍体的胚乳在生物学上有重要意义，如株形高大、适应性强等。初生胚乳核通常不经休眠（如水稻）或经短暂的休眠（如小麦为 0.5~1h）后，即开始第一次分裂。胚乳核的分裂有无丝分裂和有丝分裂等形式，其分裂速度较快。因此，当合子进行第一次分裂时，胚乳核或胚乳细胞已有一定数量，并包围原胚。

大部分种子的胚乳细胞具有生命力，但在禾本科植物的胚乳中，只有糊粉层的细胞具有生命力，其余组织都是由死细胞组成的。胚乳细胞含有大量的质体、高尔基体、线粒体和内质网等细胞器，这与胚乳的发育和物质的积累有密切的关系。内质网常与胚囊的壁突和质膜直接相连，可能参与胚乳细胞壁的沉积和分泌水解酶等物质进入正在退化的助细胞和珠心；线粒体在中央细胞受精后，不仅数量增多，而且常发生大小和形状的改变，如在玉米等植物中，线粒体常变得粗大，这与胚乳细胞生化活动的增强有关；高尔基体旺盛地产生小泡，遍布细胞内；质体的大小和形状变化很大，质体的内膜常多处内伸，增加了内部的片层系统。质体可分别贮存脂类物质，形成脂质小球；贮存淀粉，形成复粒淀粉；贮存蛋白质，形成糊粉粒。此外，胚乳细胞的壁上有丰富的胞间连丝，有些植物胚乳细胞的壁内突伸向细胞质，有传递细胞的特征。

胚乳细胞中贮藏着大量的营养物质。其中最重要的贮藏物质为糖类、脂肪、油类和蛋白质。糖类中最重要和常见的是淀粉粒，它从前质体的基质中开始形成，有各种结构、形状、大小和数量。胚乳细胞的细胞壁中也可贮藏大量的糖类物质，如柿（*Diospyros kaki* L. f.）和海枣（*Phoenix* spp.）等胚乳细胞壁的主要贮藏物质是半纤维素。

(二) 胚乳动态与调控

1. 胚乳的成熟

尽管不同类型的植物有不同类型的胚乳发育方式,但胚乳细胞的形成和分化过程基本一致。胚乳细胞一般是等径的大型薄壁细胞,发育初期有细胞质和细胞核,具丰富的细胞器,细胞间有发达的胞间连丝,有些植物的部分胚乳细胞还形成细胞壁内突的结构,胚乳细胞能积累大量淀粉、蛋白质或油脂等营养物质。

禾谷类作物的成熟籽粒保留发达的胚乳,胚乳主要由含大量淀粉粒的薄壁组织细胞构成,其外侧毗接种皮的细胞层,细胞较小,排列紧密,细胞内富含蛋白质的糊粉粒,称为糊粉层。小麦的糊粉层在腹沟部分有2~3层细胞,背侧有1~2层细胞。水稻糊粉层形成在背侧较快,籼稻背侧有2~3层细胞,粳稻背侧有3~4层细胞,而腹侧则有1~2层细胞。糊粉层的细胞层数除了与物种或品种有关,有时还因成熟条件和物质积累状况不同发生变化。胚乳细胞发育成熟后,仅有糊粉层细胞可能具有活性。

有些植物的成熟胚乳细胞中积累其他营养物质,如番茄的胚乳细胞内形成油滴,咖啡、柿等的胚乳细胞壁上堆积大量的半纤维素,使细胞壁增厚,并有较多的纹孔和胞间连丝。

随着胚乳细胞的发育与分化,胚乳内有效干物质不断增加,籽粒增重。

关于胚乳发育调控的研究表明,胚乳细胞发育的决定和启动可能由中央细胞控制。因为,用体外受精技术,将精子与中央细胞结合后分化的产物仍然是胚乳。胚乳细胞的发育过程可能受到不同层面的基因控制,如PcG基因既是胚乳发育的启动基因,也与胚乳细胞的增加有关。

2. 胚乳的消长与调控

许多植物如豆类、瓜类、油菜、柑橘等,其胚乳发育分化过程中,随着胚乳细胞的程序性死亡,胚乳细胞及其养分,如淀粉、蛋白质、油脂等逐渐被分解,供给发育中的胚吸收。由于子叶附近的胚乳细胞分解快,因而胚乳细胞与胚之间总有囊腔的存在。这样全部(或绝大部分,如棉等植物)胚乳(及细胞壁成分的分解和转化)的养分逐渐转移并贮藏于子叶,使子叶肥大。这类种子成熟时,通常为无胚乳种子(或仅有少量的胚乳残存在胚的外围)。另一类植物如稻、麦类作物、荞麦、蓖麻等,形成发达的胚乳组织,占据了种子的主要部分,胚乳中贮藏着大量的淀粉、蛋白质等营养物质,形成有胚乳的种子。

水稻胚乳发育的一个显著特点是胚乳细胞在很短时间内合成并贮存大量淀粉。目前,在水稻胚乳中,共检测到20个与淀粉合成相关的基因,其中7个低丰度表达,8个中丰度表达,5个高丰度表达。这些基因调控着胚乳内淀粉的合成与积累。

研究表明,胚乳内淀粉的生物合成可分为四个步骤:首先,在细胞质中,光合作用产物进入糖酵解途径;其次,糖酵解反应产物和中间产物通过造粉体单位膜上的转运体进入造粉体;再次,通过糖酵解代谢途径的逆反应形成磷酸六碳糖;最后,磷酸六碳糖在磷酸葡萄糖变构酶(phosphoglucomutase)、淀粉合成酶(starch synthase)、分支酶(branching enzyme)及脱分支酶(debranching enzyme)的共同作用下发生聚合反应,形成淀粉。目前,除未能发现编码将糖酵解的产物转入造粉体的转运体基因外,编码从丙酮酸至形成果糖1,6-二磷酸的6步糖酵解反应所需要的酶的基因都已被检测到,而从1-磷酸葡萄糖至淀粉的4步反应所需要的酶的基因也都被检测到。这种功能相关的一簇基因协同表达的现象,表明在淀粉合成中,该簇基因的转录受到了共同的调控。

二、胚的发育与结构

胚的发育从合子开始。合子形成后通常形成纤维素的细胞壁，度过一段时间的“休眠”开始分裂。“休眠”期的长短常随植物不同而有差别，有时也受到环境条件的影响。例如，水稻的休眠期为4~6h、小麦为16~18h、棉花为2~3d、菜豆也需3d左右、可可树约为半月、茶树的合子需经5~6个月的休眠才开始分裂。

合子的休眠并非真正的休眠。合子在休眠期间仍在继续进行代谢活动，细胞质、细胞器重新分布，并且核糖体聚合成多核糖体，高尔基体、线粒体数量增加并高度发育分化，质体内聚集脂类物质，液泡缩小而分布于珠孔端；细胞的极化逐渐加强，细胞质、细胞核和多种细胞器聚集于合点端。细胞内的这些活动和变化为合子进一步发育和合子的第一次不均等分裂奠定基础。

合子完成休眠便开始分裂。由于合子内极性因子的分布和表达的差异，合子的第一次分裂通常为不均等分裂，形成一个小的顶细胞（apical cell）和一个大的基细胞（basal cell），顶细胞和基细胞所含的细胞质部分是不同的，它们的大小、形状相差很大。细胞质的控制因子（controlling factor）在不均等分裂后的两个细胞中也不同，通过连续的细胞核和细胞质的相互作用、转录水平的调节，引起基因的选择性表达。特定的基因组在特定的发育阶段被激活，并在特定的细胞里被翻译，合成各种相应的蛋白质和酶，这样不同部位的细胞便表现出不同的形态、结构和代谢特点，从而引起细胞的分化和胚的发育。

被子植物胚的发育成熟经历原胚期、幼胚期（或称器官分化期）和胚成熟期三个时期。

原胚期（proembryo stage）是指从合子不均等分裂开始，直至器官分化前的胚胎发育阶段。在原胚期的早期发育阶段，顶细胞先横裂或纵裂，经几次分裂后，细胞变小，细胞质变浓，液泡化程度降低，细胞器分布较均匀，核蛋白体的数量有所增加，细胞核与细胞质之间的比例也相对地发生变化。顶细胞经过若干次分裂后形成具有几十个细胞的球形原胚，然后进入胚的各器官的发育和分化，在多数双子叶植物中，球形原胚呈绿色。基细胞的细胞质少、液泡大，经分裂或不分裂发育成胚柄，有的可参与胚体的形成。胚柄主要参与营养物质的吸收和运输，在胚成熟时退化，仅留残迹。

幼胚期（younger embryo stage）是从球形原胚开始子叶原基的发育到胚的各组成器官分化形成的阶段。在幼胚期初，球形原胚与合点端相对的一端的亚顶端一侧较快（单子叶植物）或两侧均等（双子叶植物）发育产生子叶，子叶的内侧、原胚的顶端发育成胚芽，原胚的基部和与之交接处的一个胚柄细胞参与胚根的发育，原胚中部则发育成胚轴。单子叶禾本科植物在胚芽和胚根发育的同时，还产生胚芽鞘和胚根鞘分别将胚芽、胚根包围起来，形成保护罩。至此，幼胚的形态建成基本完成。

胚成熟期（maturing embryo stage）或称为成熟胚期，是指胚各部分器官形成后到胚的形态、结构和生理上成熟的整个时期。在胚发育成熟初期，幼胚仍可继续通过胚柄向胚乳细胞、珠心细胞吸取养分，以营养自身、发育自身。随着胚体的不断发育完善，胚柄细胞萎缩凋亡，胚的子叶，尤其是在双子叶植物中的两片子叶不断发育增大，并可直接从胚乳中吸收、转化养分，使胚得到更充分的发育。此后胚的子叶（或子叶和胚根

同时)弯曲、折叠生长,形成成熟胚特有的形态结构。与此同时,子叶节、或子叶节与胚轴(尤其是下胚轴)甚至子叶基部分别发育产生维管束组织。子叶等的细胞中开始贮存淀粉,形成淀粉粒;贮存脂类物质,形成脂滴;贮存蛋白质,形成糊粉粒等。胚成熟后期,主要表现为胚的生理代谢方面进一步趋向成熟,包括合成代谢趋于完成,抑制胚生长的化学物质的降解直至消失,以及获得抵御脱水干燥的能力等,对具有休眠特性的种子而言,该过程被称为种子的后熟期。

植物的基本结构是在胚的早期形态发生阶段决定的。双子叶植物和单子叶植物原胚期的发育形态甚为相似,但在胚的分化和成熟过程上则有较大差别。在胚发育的最初时期,基细胞也进行几次分裂,形成由少数细胞组成的胚柄(suspensor)。不同植物或同一植物胚柄的不同部位,其细胞的形状、结构和功能常有不同。

在豌豆胚发育中,胚柄有两列细胞,为双核或多核;荠菜胚柄细胞则形成吸器(haustorium)等。胚柄的功能较多,有固着和支持胚体(embryo proper)的作用,通过伸展把胚推向含丰富营养物质的胚乳中,有利于胚的发育;具有传递细胞的特征或成为吸器,能为胚增加营养物质的吸收和运输发挥重要作用;胚柄细胞还能分泌酶,溶解胚囊周围组织中的养料,经过吸收、运输供给胚生长与分化。此外,胚柄对激素的合成和分泌,以及调节胚的早期发育等方面也起着重要作用。但胚柄是短命的,随着胚的成熟,胚柄退化,在成熟种子中仅留痕迹。

合子第一次分裂形成了顶细胞和基细胞,在这两个细胞之间,存在着信息的流动。即胚体可能合成控制胚柄发育的信号,而胚柄也可能合成促进胚体发育的信号。也就是说,就像分生组织的分化一样,胚细胞的分化和发育也是由信号转导途径来控制的。植物胚胎发育受到“有丝分裂原活化蛋白激酶”(mitogen activated protein kinase, MAPK)途径的控制,ABA可抑制幼胚的发育,以玉米的VP(viviparous)基因和拟南芥的ABI(ABA insensitive)基因为代表的转录子对幼胚的生长有明显的抑制作用。

对拟南芥突变体的研究表明,ATML1基因最初可在合子第一次分裂时的顶细胞中表达;在16个细胞胚阶段,则集中于表层细胞表达;在幼胚发育至心形胚阶段时,则在将要形成胚根的区域表面表达;此后,该基因一直在茎端分生组织的近中部区域专一表达。在拟南芥twi2突变体中,由于缺乏缬氨酸tRNA,使顶细胞的第一次纵分裂后的进一步分化受抑制,其胚柄也能独立发育成胚。

此外,如果GN基因突变,则不能形成正常的子叶;PIN1基因突变,可出现3个子叶;MP基因突变后,其子叶维管组织异常。

(一) 双子叶植物胚的发育与结构

1. 胚的发育过程

现以十字花科植物荠菜为例说明双子叶植物胚的发育过程(图9-5)。荠菜合子不均等横向分裂一次,产生一个基细胞(近珠孔,细胞大,高度液泡化)和一个顶细胞(远离珠孔,细胞小,细胞质浓)。随后,基细胞分裂一次,远离顶细胞的那个细胞继续进行3~4次横分裂,形成单列多细胞的胚柄,将胚体推向胚囊中部,以利于胚在发育中吸收周围的营养物质。同时,胚柄基部的一个细胞膨大成泡状,靠着珠孔附近的细胞壁内凸成传递细胞特征,从珠被、珠心组织中吸收、加工、转化和运输养分供给胚的发育。而与顶细胞紧邻的细胞小,内质网和高尔基体丰富,但核糖体少,蛋白质与核酸含量也少,该细胞分裂滞后,且仅分裂两次,参与胚根的发育,并对胚根从珠孔处伸出有

引导作用。

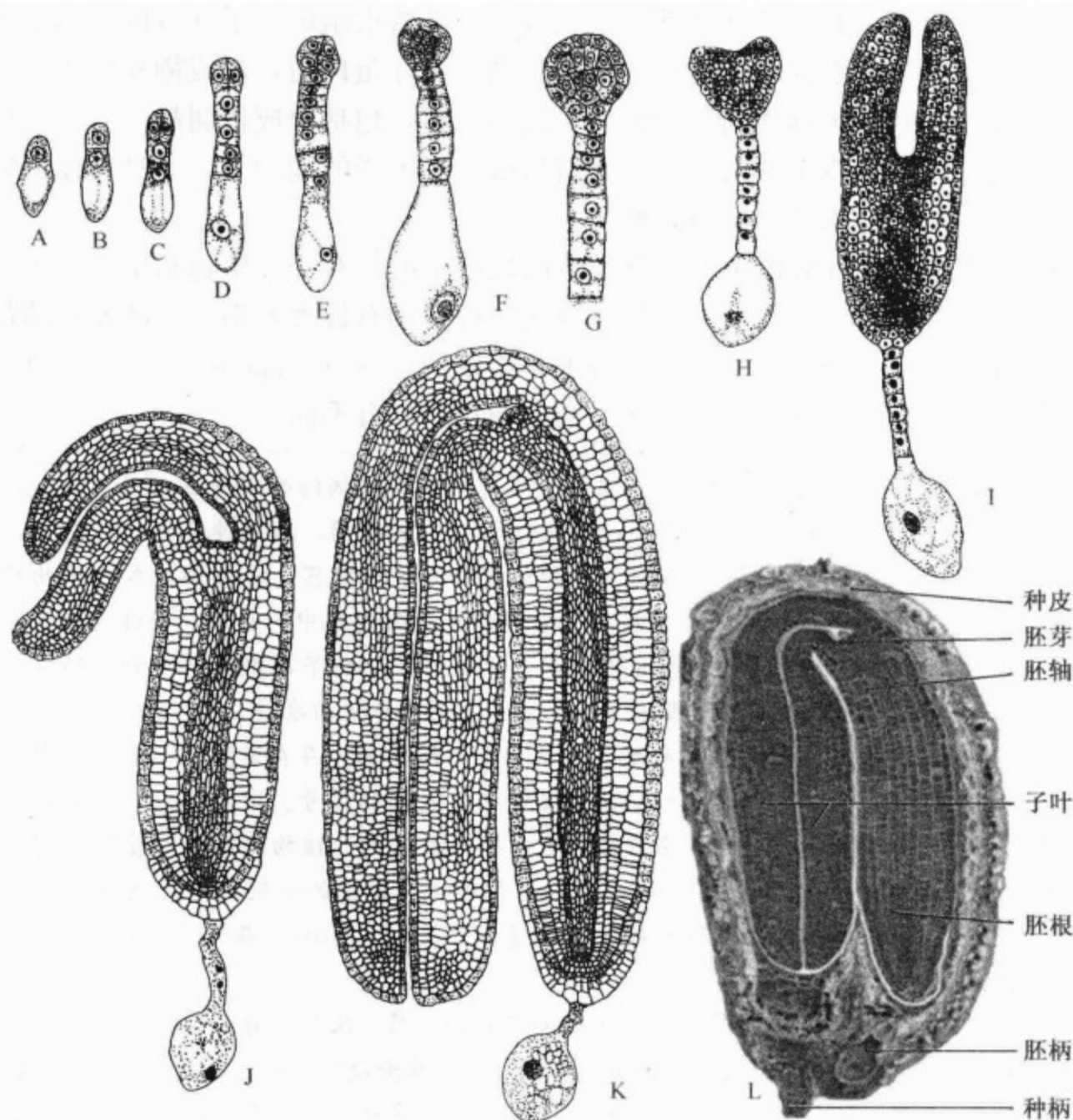
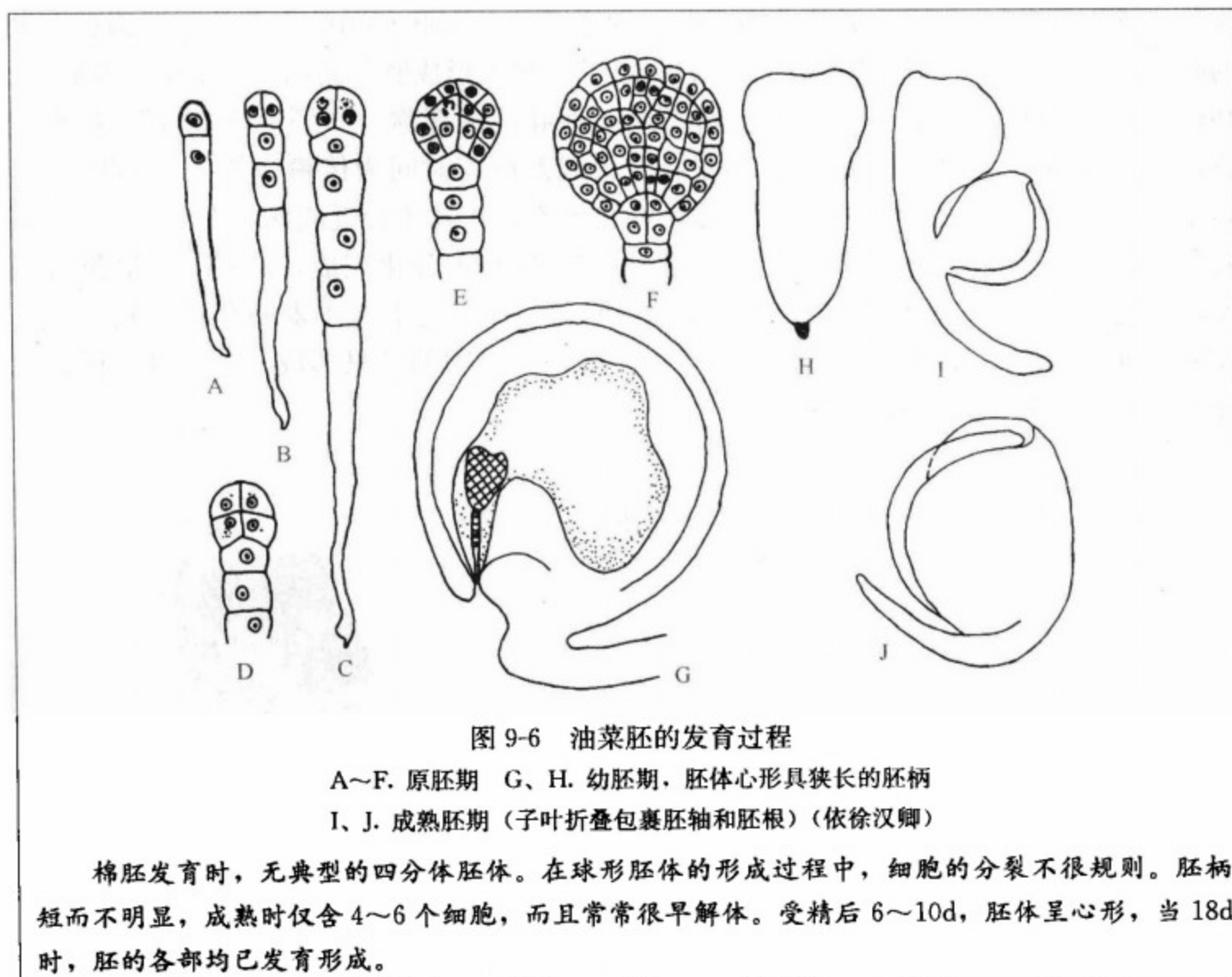


图 9-5 荠菜胚胎的发育过程图示

A~G. 原胚期 H, I. 幼胚期 J, K. 胚成熟期 L. 幼嫩种子纵切

在胚柄的生长过程中，顶细胞相应进行分裂，首先发生一次纵向分裂，接着进行与第一次分裂面相垂直的第二次纵向分裂，形成四分体胚体。然后各个细胞分别进行一次横向分裂，形成八分体。八分体在经过各个方向的连续分裂，形成多细胞的球形胚体。胚体继续增大，在顶端两侧部位的细胞分裂较多，生长较快，形成两个子叶原基突起。此时，整个胚体呈心形，而称为“心形胚”，且胚体内部细胞已开始分化。随着子叶的生长，紧接其基部的胚轴也相应伸长，整个胚体呈鱼雷形，又称“鱼雷形胚”。以后，在两片子叶基部相连处的凹陷部位分化出胚芽；与胚芽相对的一端，胚体的基部细胞和与其相接的一个胚柄细胞不断分裂，共同参与胚根的发育分化而完成幼胚分化。随着幼胚的发育，胚轴和子叶显著延伸并在胚囊内弯曲成马蹄形，胚柄退化消失。

油菜胚的发育过程与荠菜基本相似，其差异之处主要是油菜胚柄的基细胞呈狭长的棒状，胚柄末端显著延伸成钩状；发育后期，子叶弯曲、对折，并包裹胚轴和胚根，略呈圆形（图 9-6）。



2. 成熟胚的结构

双子叶植物种子成熟胚包括胚芽、胚轴、胚根和子叶 4 个部分。胚芽包括生长锥以及数枚幼叶和叶原基。胚根顶端为生长点和覆盖其外的幼期根冠。胚轴是连接胚芽和胚根的短轴，子叶着生其上。子叶为暂时的叶性器官，其数目在双子叶植物中较为稳定，多为两片，如油菜、大豆、棉花、番茄、苹果等。关于子叶的结构，在不同植物的种子中，常随其主要生理功能而异。在成熟的无胚乳种子中，如大豆、瓜类等的种子中的子叶肥厚，除了两个子叶相接处的表皮内侧有 2~3 层栅状细胞外，其他部分均为充满蛋白质、脂肪等物质的薄壁细胞，它们主要起着贮藏养料的作用。棉的子叶宽而薄，呈折叠状存在于种子中。子叶细胞中也含有一些营养物质，但较为明显的特点是子叶内部已有 1~2 层栅栏组织细胞和几层海绵组织细胞的初步分化和早期叶绿体的形成，海绵组织内还可看到小的分泌腔，其解剖结构与叶片颇为相似。这与子叶出土后能很快开始光合作用是相适应的。

（二）单子叶禾本科植物胚的发育与结构

1. 胚的发育过程

单子叶禾本科植物胚发育的早期阶段，与双子叶植物大致相似，但后期发育过程则差别显著。例如，小麦合子经过两次分裂形成四细胞原胚，以后，继续进行各个方向的分裂，形成基部稍长的梨形原胚。不久，梨形原胚偏上一侧出现小凹沟。凹沟以上区域

称为“顶端区”，将来形成盾片（内子叶）的主要部分和胚芽鞘的大部分；凹沟稍下处的附近，即原胚的中间区域称为“器官形成区”，将来形成胚芽鞘的其余部分以及胚芽、胚轴、胚根、胚根鞘和一片不发达的外胚叶；原胚的基部称为“胚柄细胞区”，则形成盾片的下部和胚柄（图 9-7A）。冬小麦胚发育成熟所需时间为传粉后约 16d（图 3-2），春小麦约 22d 完成，玉米胚的发育较慢，约在传粉后 45d 才接近成熟（图 9-7C）。水稻的合子启动分裂较小麦快，开花后 7d，胚的各部分基本分化完成，8~14d，胚继续长大，直至分化成熟。水稻成熟胚的胚轴弯折明显，在形态上与小麦胚存在差别（图 9-7B）。10d 左右的水稻胚，已具有发芽能力。单子叶植物的胚只形成一片子叶，因此发育进程中不出现心形期和鱼雷形期。

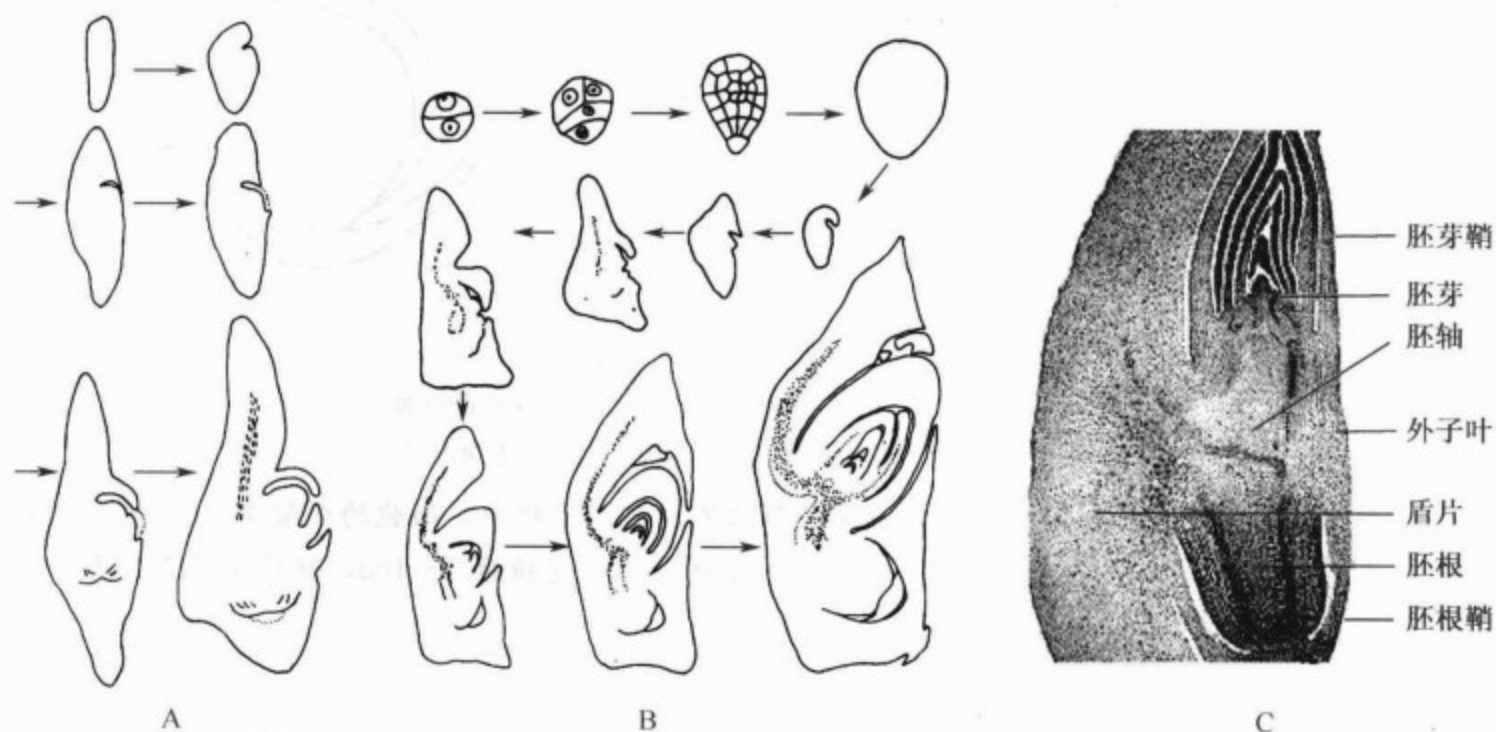


图 9-7 禾本科植物胚的发育过程示意图

A. 小麦胚发育过程模式图 B. 水稻胚发育过程模式图 C. 玉米胚纵切

2. 成熟胚的结构

单子叶禾本科植物的胚在组成上与双子叶植物大致相同，都具有胚芽、胚轴、胚根和子叶结构，所不同的是禾本科植物胚的胚芽外罩有胚芽鞘，胚根外罩有胚根鞘，分别成为胚芽、胚根的保护性结构（图 9-8）。成熟胚只有一片宽大的子叶，因其形如盾牌，

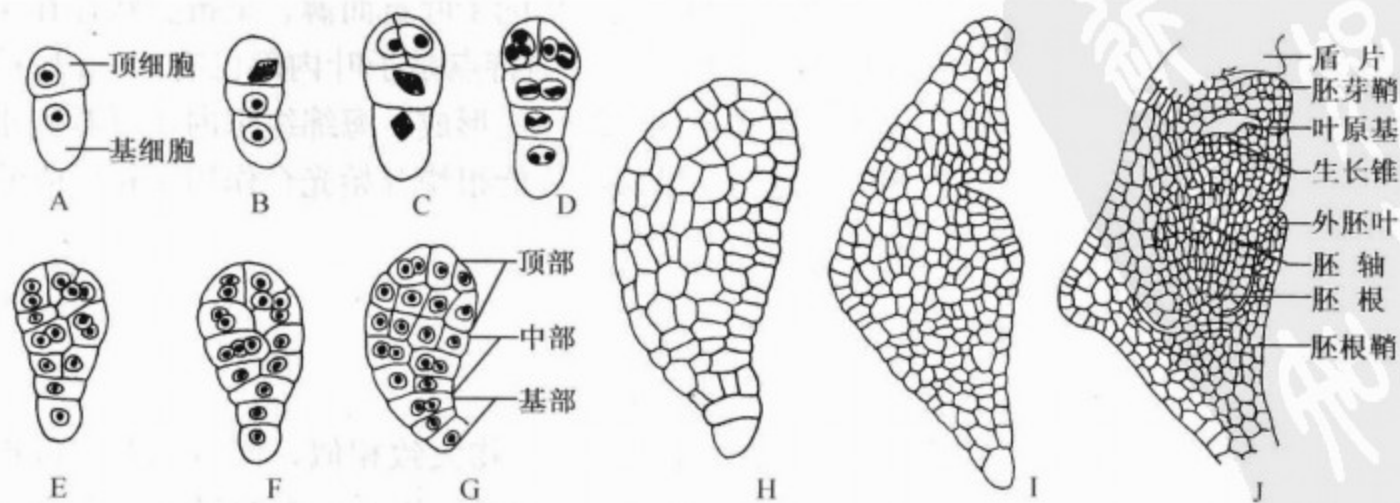


图 9-8 早熟禾胚的发育

故有盾片之称。水稻、小麦等禾本科植物的子叶（盾片）具有从胚乳中吸收养料的作用，其盾片上皮细胞能分泌植物激素，促进糊粉层细胞中淀粉酶（基因）的活性表达，对胚乳细胞的营养物质分解，促进胚生长有重要作用。

（三）无融合生殖和多胚现象

1. 无融合生殖

无融合生殖（apomixis）是指某些被子植物不经过雌雄性细胞的融合（受精），而产生有胚种子的现象。有人认为无融合生殖是介于有性生殖和无性生殖之间的一种特殊的生殖方式，它虽然发生于有性器官中，却无两性细胞的融合，但仍然以具胚的种子形式而非营养器官进行繁殖。

无融合生殖现象已在被子植物 36 个科的 300 多种植物中发现，其形式多样，可归纳为单倍体无融合生殖和二倍体无融合生殖两大类。

单倍体无融合生殖的胚囊由胚囊母细胞经过正常的减数分裂形成，这种胚囊中的细胞都只含单倍的染色体。若由卵细胞不经过受精而发育成胚，称为单倍体孤雌生殖（haploid parthenogenesis），如玉米、小麦、烟草等植物。若由助细胞或反足细胞直接发育成胚，则称为单倍体无配子生殖（haploid apogamy），如水稻、玉米、棉花、烟草、亚麻、黑麦、辣椒等植物。单倍体无融合生殖所产生的胚都是单倍体，无法进行减数分裂，其后代常常不育，无法遗传。但可加倍成纯合二倍体，用于育种。

二倍体无融合生殖的胚囊是由未经过减数分裂的孢原细胞、胚囊母细胞或珠心细胞直接发育而成，这种胚囊中的细胞都是二倍体，同样可以出现二倍体孤雌生殖（diploid parthenogenesis）（如芸薹属、蒲公英）或二倍体无配子生殖（diploid apogamy）（如葱）。二倍体无融合生殖所产生的胚为二倍体，能正常生殖和遗传。

无融合生殖方式可阻碍基因的重组和分离，在植物育种工作中有很大的利用价值。例如，优良杂种后代的二倍体无融合生殖，只要合理隔离种植，就能一劳永逸地保存杂种的优良性状，而不再产生分离和衰退。如果是单倍体无融合生殖的杂种后代，则可通过人工或自然加倍染色体，很快得到遗传上稳定的纯合二倍体，缩短育种进程，固定杂种优势，提高育种效率。此外，无融合生殖在克服远缘杂交不亲和，提纯复壮品种等方面也有广泛的应用前景。

2. 不定胚与多胚现象

不定胚（adventitious embryo）是某些植物的珠心或珠被细胞分裂、发育形成的胚。不定胚可与合子胚同存于胚囊中，并有自己的子叶、胚芽、胚轴和胚根结构。例如，柑橘的胚珠中，可有 4~5 个，甚至更多的胚，其中只有一个来源于受精卵的合子胚，其余均为来源于珠心的不定胚（珠心胚）。通常情况下，珠心胚利用营养多、出苗快，长成的珠心苗也较健壮，且基本保持母体的优良特性，减少衰退。因此，不定胚在生产上很有利用价值。

多胚现象（polyembryony）是指在同一个胚珠中产生两个或两个以上胚的现象。多胚现象形成的原因相当复杂，或由受精卵裂生成两个至多个独立胚，即裂生多胚（cleavage polyembryony），或称真多胚；或在一个胚珠中形成两个胚囊而出现多胚（如桃、梅）；但更多的情况是除了合子胚外，胚囊中的助细胞（如菜豆等）和反足细胞（如韭菜等）也发育成胚。上述来源的多胚在发育过

程中，常常很难发育成熟。

(四) 胚状体

在自然界中，有些植物，如叶状沼兰 (*Malaxis paludosa*) 的茎端和落地生根的叶缘，可自然产生许多胚状组织或结构，在适宜条件下可萌发形成新的植物个体。在人工离体培养植物细胞、组织或器官过程中，也能形成胚状体或胚状结构。这种在自然界或组织培养中由非合子细胞分化形成的胚状结构，称为胚状体 (图 9-9)。

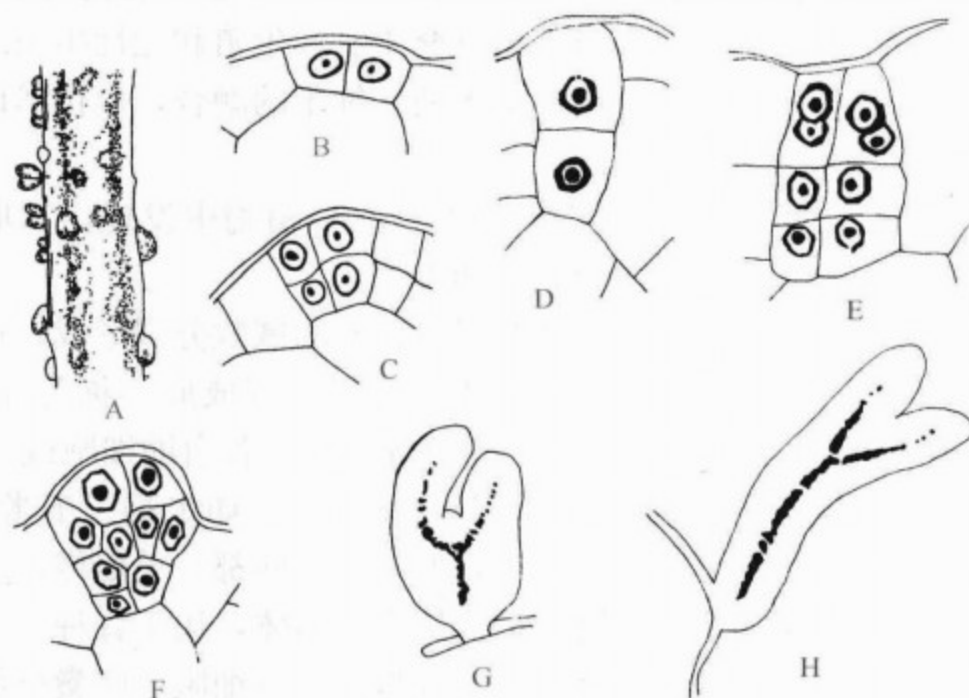


图 9-9 离体培养石龙芮胚状体发生过程

A. 下胚轴表面出现胚状体 B~F. 表皮细胞启动形成胚状体的过程；
G、H. 分化出胚根和具子叶苗端的胚状体 (自徐汉卿)

胚状体有极性分化，可形成根端和茎端；同时，体内还分化出与母体不相连的维管系统。因此，胚状体脱离母体后能单独生长。有些植物的胚状体，如珠心胚等，其发育过程与合子胚相似。

自 1958 年由斯图午德 (F. C. Steward)、赖纳特 (J. Reinert) 分别对胡萝卜根诱导出胚状体以来，至今已培养出了近 200 种植物的胚状体。离体培养物有的是根、茎、叶及其愈伤组织、下胚轴和子叶等；有的是花药中的单细胞小孢子、药隔愈伤组织、子房中的合子胚、胚乳和珠心愈伤组织等；也有以单细胞或原生质体进行培养的。研究胚状体在理论和实践上都很有价值。从受精卵以外的细胞中产生胚状体并成长为植株的事实，有力地证明了高等植物细胞的全能性。在实际应用上，诱导胚状体再生植株，具有产生植株多、速度快、成苗率高等优点，在农业、林业和园艺工作中，对具有优良遗传性状个体的快速繁殖，无病毒种苗培养等都具有特殊的价值。在我国，应用组织培养方法，已成功地诱导出烟草、水稻、小麦、玉米、棉花、茄子、甘蔗、梨、苹果、枣等许多重要经济植物、粮食植物和果树的胚状体，更进一步加深了人们对植物的胚胎发生和遗传规律的认识。有的胚状体已走向大田应用，取得了显著的经济效益。

三、种皮的发育与结构

(一) 珠被的生长动态与种皮的形成

种皮是由珠被发育而来的保护结构。胚珠仅具单层珠被的则只形成一层种皮，如向

日葵、番茄、胡桃；具双层珠被者，通常相应形成内、外两层种皮，如蓖麻、苹果等。有些植物虽然有两层珠被，但内珠被发育过程中退化成纤弱的单层细胞，甚至完全消失，只由外珠被继续发育成为种皮，如大豆、蚕豆、菜豆等；有些植物的外珠被在种子形成过程中常被吸收而消失，内珠被形成极不发达的种皮，如小麦、水稻等残存的种皮常常与果皮紧贴在一起，主要由果皮对胚起着保护作用。

（二）成熟种皮的结构特征

各种植物种皮的结构差异很大，一方面与胚珠的珠被层数有关，另一方面还与种子成熟时珠被在发育上的变化有关。一般成熟种子的种皮外表可见到种脐、种孔和种脊等结构。种脐是种子成熟后，从种柄或胎座上脱落留下的痕迹，其颜色、大小、形状常随植物种类而不同；种孔是原来的珠孔；种脊位于种脐的一侧，是倒生胚珠的外珠被与珠柄愈合形成的纵脊遗留下来的痕迹，其内有维管束贯穿。

种皮成熟时，内部结构也发生相应改变。大多数植物的种皮其外层常分化为厚壁组织，内层为薄壁组织，中间各层往往分化为纤维、石细胞或薄壁组织。以后随着细胞的失水，整个种皮成为干燥的包被结构，干燥使坚硬的种皮的保护作用得以加强。有些植物的种皮十分坚硬，不易透水、不透气，与种子的萌发和休眠有一定关系。

少数植物的种子具有肉质种皮，如石榴种子成熟过程中，外珠被发育为坚硬的种皮，而种皮的内表皮细胞却辐射状扩伸，形成多汁含糖的可食部分。裸子植物中的银杏其种皮具有三层结构，中种皮为肥厚的肉质结构。还有一些植物的种子，它们的种皮上出现毛、刺、腺体、翅等附属物，对于种子的传播具有意义。

大豆、菜豆等豆科植物在种子的发育过程中，内珠被消失，外珠被分化形成许多明显的层次。最外面的表皮层细胞径向伸长，侧壁与外壁增厚，发育成柱状石细胞，呈栅栏状垂直分布，故特称此层为栅状层，它是豆科植物种子所特有的保护结构。栅状层下面为短的骨状石细胞，细胞两端膨大成“工”字形，或一端稍大而呈漏斗形，可增强种皮的保护功能。栅状层内侧，为较疏松的薄壁组织（图 9-10）。种皮坚硬的豆类种子常有很高的抗逆能力，使种子的寿命得以延长，同时也有利于种子的长距离传播，对物种的繁衍有重要意义。

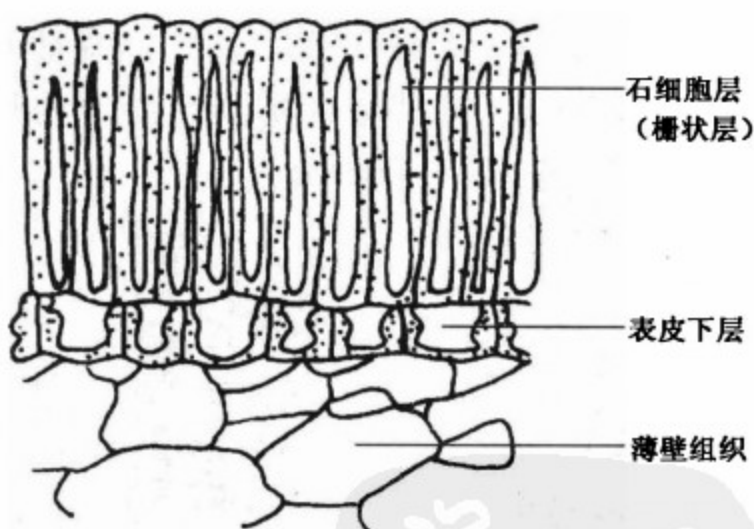


图 9-10 菜豆种皮纵切（依李扬汉）

在芸薹、芥菜等十字花科植物中，种子的外种皮一般由 2~5 层细胞组成，内种皮可厚达 10 层细胞。外种皮的外表皮细胞几乎充满分层状的黏液物质，当表皮遇水时，这些物质吸水膨胀，可促使细胞的外壁破裂。外种皮下有薄壁组织分化，它们可能发育出厚壁或被挤毁吸收。外种皮的内表皮，其细胞在径向壁和内切向壁上都出现显著的木质化增厚，是种皮中的最坚固的细胞层。这些细胞的结构特征很明显，在分类上可用作鉴定参考。内珠被细胞都是薄壁组织，在种皮发育中，外侧数层细胞常被挤毁，内侧细胞则常转变成了色素层（图 9-11）。

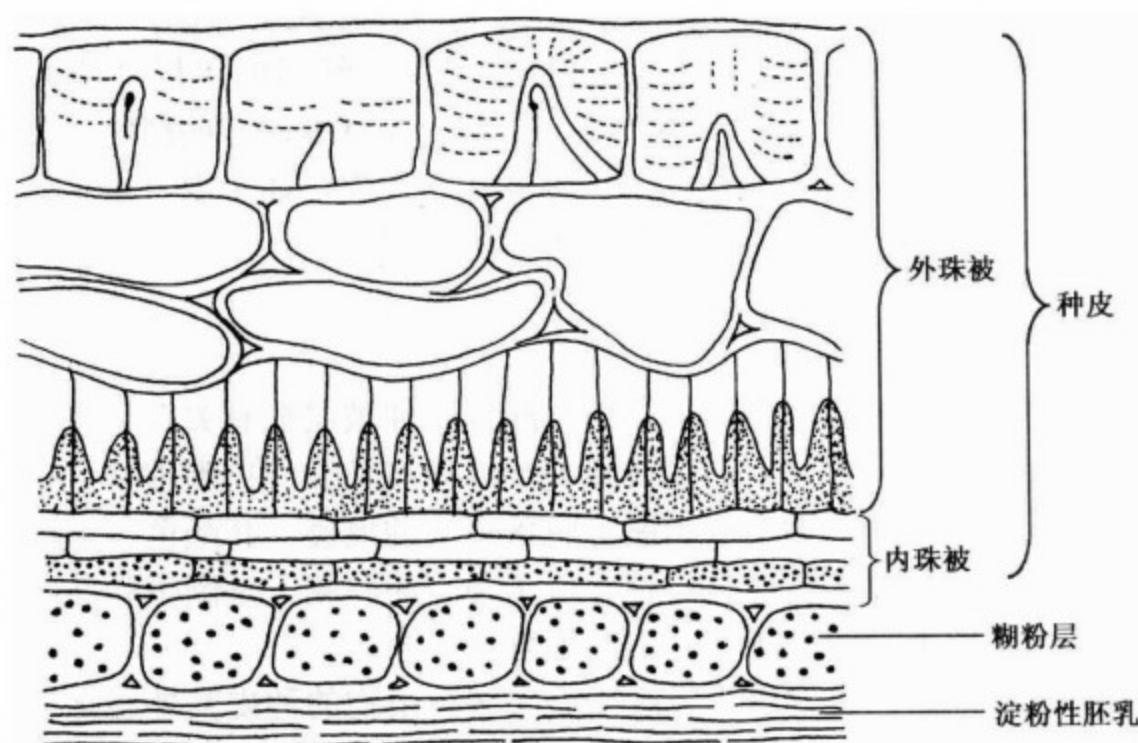


图 9-11 荠菜种皮和糊粉层横切面结构 (依 Cernohorsky)

棉花的种皮由内、外珠被共同发育而成。外珠被分化为外表皮、外色素层和内表皮。外表皮的部分细胞外壁突出伸长，细胞壁沉积纤维素而形成表皮毛（棉“纤维”）。棉纤维从发生至成熟约需 70~80d，在此过程中，水分和温度对纤维的伸长影响显著，土壤缺水或温度低于 10~20℃，纤维伸长就会受到影响；温度较高，细胞壁加厚速度较快。外表皮层下面，为含褐色素的薄壁细胞所组成的外色素层，可为表皮毛的发育提供营养。内表皮发育成厚壁细胞层。内珠被也分为三个层次，其外表皮发育特殊，细胞伸长，细胞壁增厚，特化称为栅状层。其内侧为内色素层和乳白色层。乳白色层可能来源于内珠被的内表皮（图 9-12）。

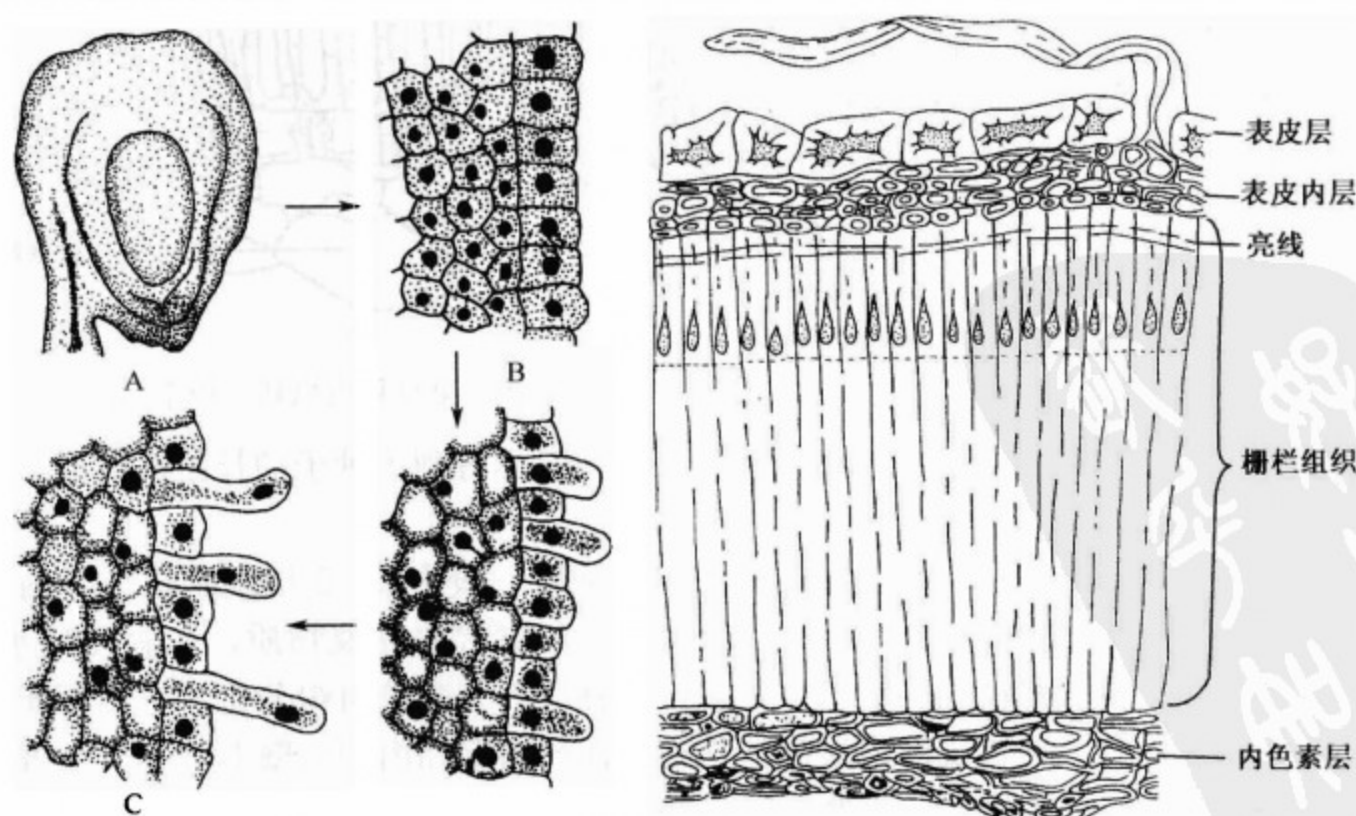


图 9-12 棉花种皮的发育和结构

A. 成熟胚珠纵切 B. 外珠被表皮上的生毛细胞 C. 花后 5d 的纤维细胞

少数植物的种子可形成假种皮。假种皮由珠柄或胎座，或由珠柄与或胎座共同发育而来。假种皮包于种皮之外，常含有大量油脂、蛋白质、糖类等贮藏物质，如龙眼、荔枝果实的肉质多汁的可食部分等。

(三) 种子的发育调控

现已知道，与种皮发育有关的诸多基因中，*LEC* 基因是启动种子形态建成程序的最早基因之一。决定花器官特征的 *AP2* 基因也影响种皮的发育与结构。在拟南芥中，*pgm1* 突变体不能在其种皮的表皮细胞外壁上产生胶状物颗粒，继而可能影响到种子的抗劣性、寿命和传播等。有关种子发育的程序控制机制方面的知识有：第一，在种子中特异表达的基因其 DNA 序列有某些共同的特点，如很多贮藏蛋白基因的启动子具有双重控制的位点，即在紧靠转录起始位点的近端有一个几十到三百个碱基的启动子，而在较远端还有一个调控位点；第二，在种子成熟过程中，ABA 对特异蛋白基因的启动有调控作用，并能抑制幼胚的发育；第三，在玉米等植物中，以 *VP* 基因和拟南芥的 *ABI* 基因为代表的转录子对种子的形成过程具有广泛的影响，如种子的脱水过程和多种蛋白质基因的表达影响等。

第二节 果实的发育、结构和传播

果实是被子植物有性生殖的产物和特有结构。一般而言，传粉、受精和种子发育等过程对果实的发育有着显著影响。受精后，花的各部分组成发生显著变化，花萼枯萎或宿存。花瓣和雄蕊凋谢，雌蕊的柱头、花柱枯萎或随果实的发育而增大。雌蕊仅子房或子房外其他与之相连的部分一同生长发育，膨大为果实 (fruit)。不同植物的果实具有不同的发育方式、形态结构、色泽和化学成分，人类对果实的利用方式也不同。果实的特征差异可作为物种分类的形态学依据。在被子植物中，果实包裹着种子，不仅起保护作用，还有助于传播种子。

一、果实的发育和结构

雌蕊受精后，雌蕊的子房细胞继续分裂借以增加细胞的数量，但细胞分裂周期一般是比较短暂的，只在开花后数周，即只在果实发育的早期才进行细胞分裂，此后果实的生长主要是子房细胞体积和重量的增加。例如，西瓜幼果的果肉细胞直径为 $29.6\mu\text{m}$ ，果实成熟时其细胞直径可达到 $700\mu\text{m}$ ，肉眼可以辨别。

果实一般由果皮和其内所含的种子组成。根据果实的发育来源与组成，可将果实分为真果和假果两类。真果 (true fruit) 是完全由或仅由子房发育而成的果实，如小麦、玉米、棉花、花生、柑橘、桃、茶等植物的果实 (图 9-13)。假果 (pseudocarp 或 false fruit) 是由子房、花托、花萼，甚至整个花序共同发育而成，如梨、苹果 (图 9-14)、瓜类、石榴、菠萝和无花果等。

(一) 真果

真果的结构较简单，外层为果皮 (pericarp)，内含种子。果皮由子房壁发育而成，可分为外果皮、中果皮和内果皮三层。果皮的厚度不一，视果实种类而异。果皮的层次有的易区分，如核果；有的互为混合，难以区分，如浆果的中果皮与内果皮；更有禾本

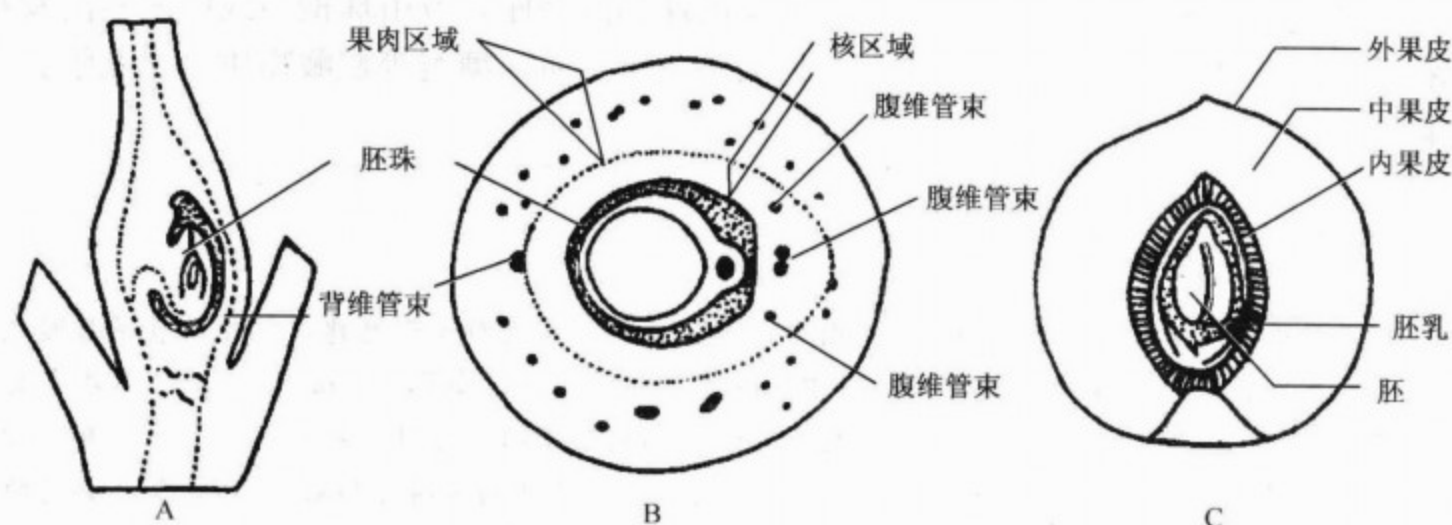


图 9-13 李属果实（真果）结构

A. 梅的子房纵切面 B. 梅的果实横切面 C. 桃的果实纵剖面 (A、B 依 Sterling)

科植物如小麦、玉米的籽粒和水稻除去稻壳后的糙米，其果皮与种皮结合紧密，难以分离。果实中的种子发育已如前所述，现将果皮和胎座的发育简述如下。

1. 外果皮

外果皮 (exocarp) 由子房壁 (心皮) 的外表皮发育而来，由一层或数层细胞构成。如果外果皮有数层细胞，则除含有外表皮细胞层外还有表皮下层的一至数层厚角组织细胞 (如桃、杏等)，也可能是厚壁组织细胞 (如菜豆、大豆等)。一般外果皮上分布有气孔、角质、蜡被，有的还生有毛、翅、钩等附属物，它们具有保护果实和有助果实传播的作用，也是识别物种的依据之一。

2. 中果皮

中果皮 (mesocarp) 由子房壁的中层 (心皮的基本组织和维管组织) 发育而来，由多层细胞构成，维管组织呈网状分布其中。中果皮在结构上变化很大，有的中果皮具有许多营养丰富的薄壁细胞，成为果实中的肉质可食部分 (如桃、杏、李等)；有的中果皮的薄壁组织中还含有厚壁组织；有的在果实成熟时，中果皮变干收缩成膜质、革质，或成为疏松的纤维状，维管组织发达，如橘的“橘络”。

3. 内果皮

内果皮 (endocarp) 由子房壁 (心皮) 的内表皮发育而来，多数由一层细胞构成。但也可由多层细胞构成，如番茄、桃、杏等。在番茄等果实中，内果皮由多层薄壁细胞组成；在桃、杏等果实中，内果皮的多层细胞通常厚壁化、石细胞化，形成硬核。在橘、柚子等果实中，内果皮的许多表皮细胞发育成大而多汁的汁囊；在葡萄等的果实中，内果皮细胞在果实成熟过程中，细胞分离成浆状；在禾本科植物中，因其果实的内果皮和种皮都很薄，在果实的成熟过程中，通常两者愈合，不易分离，形成独特的颖果结构。

4. 胎座

胎座 (placenta) 是心皮边缘愈合发育形成的结构, 是胚珠孕育的场所, 是种子发育成熟过程中的养分供应基地。在果实的成熟过程中, 多数植物果实中的胎座逐渐干燥、萎缩; 但是, 也有的胎座更加发达, 参与形成果肉的一部分, 如番茄、猕猴桃等植物的果实; 有些植物的胎座包裹着发育中的种子, 除提供种子发育所需的营养外, 还进一步发育形成厚实、肉质化的假种皮, 如荔枝、龙眼等植物。

(二) 假果

假果的结构较真果复杂, 除由子房发育成的果实外, 还有其他部分参与果实的形成。例如, 梨、苹果的食用部分, 主要由花萼筒肉质化而成, 中部才是由子房壁发育而来的肉质部分, 且所占比例很少, 但外、中、内三层果皮仍能区分, 其内果皮常革质、较硬 (图 9-14)。在草莓等植物中, 果实的肉质化部分, 是花托发育而来的结构; 无花果 (*Ficus carica* L.)、菠萝等植物的果实, 其肉质化部分主要由花序轴、花托等部分发育而成。

在果实的发育、成熟过程中, 其形态、结构、色泽与化学成分等均会发生变化, 使得成熟果与幼果明显不同。如多数幼果的表皮毛, 在果实发育成熟中逐步脱落; 有的幼果初期近于无毛, 在果实成熟过程中形成各式各样的钩、刺等结构; 有的幼果时, 果皮中含有大量的叶绿体, 在果实成熟过程中, 叶绿素合成下降, 产生花青素或有色体, 因而出现各种鲜艳的颜色。有些植物的果皮内含有油腺, 当果实成熟时, 能散发出芳香的气味, 如茴香、柑橘、花椒等。有些植物的果实在成熟过程中, 细胞的化学成分也有显著的变化, 如单宁和有机酸减少、糖分增加等。所以, 成熟的果实, 不仅颜色鲜艳, 而且甘甜可口。

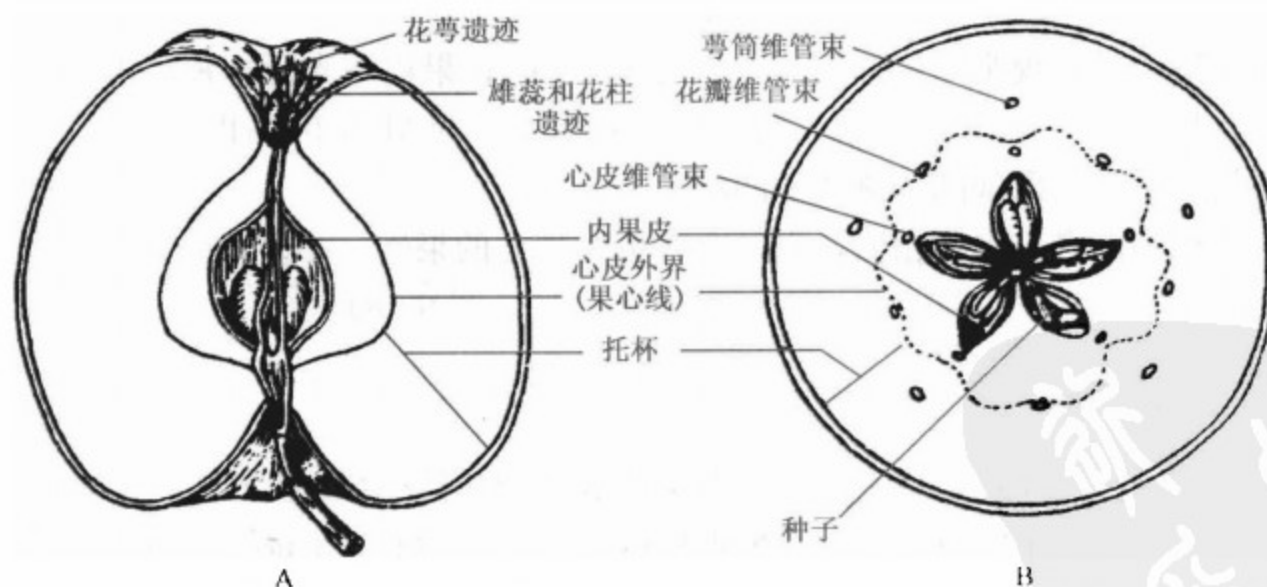


图 9-14 苹果的果实 (假果) 结构

A. 果实纵切面 B. 果实横切面

(三) 禾本科植物果实的发育与结构

水稻子粒的发育 成熟水稻子粒由含有 1 粒种子的颖果 (caryopsis) 和紧包其外的颖壳 (小花的 2 枚稃片) 所组成。花后 12d, 是水稻颖果鲜重和体积增长最快的时期,

也是胚乳细胞发育分化的关键时期。此后，子粒主要进行淀粉、蛋白质等干物质的积累(图 9-15)。

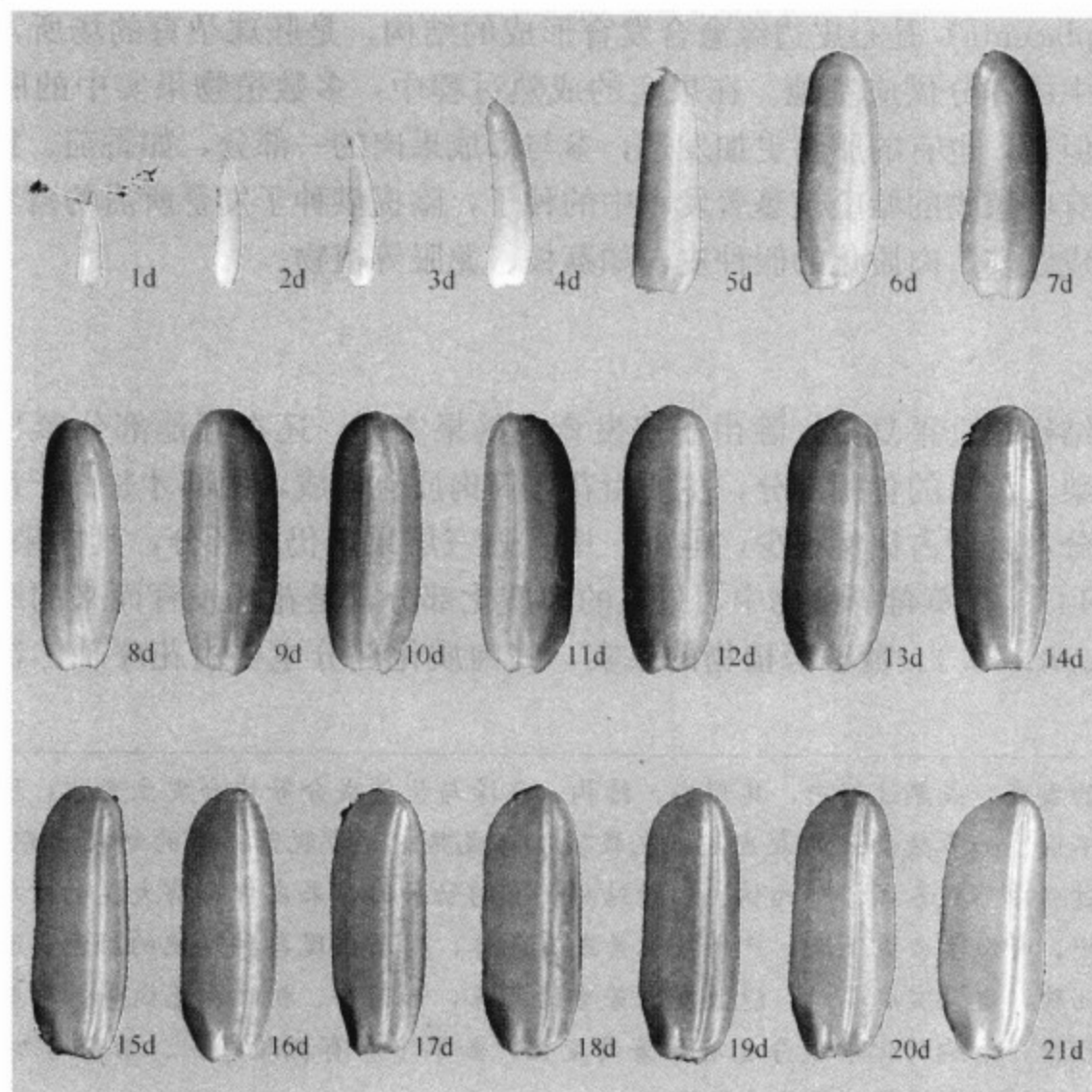


图 9-15 水稻颖果发育过程 (王忠, 2007)

水稻颖果一般呈规则的扁椭圆形，长约 5~7mm；果皮有光泽，种皮极薄，仅 1~2 层细胞，常与果皮贴合，不易分离(图 9-16)；胚小、胚乳占 95%以上，子粒干燥后，胚体失水收缩而在颖果基部一侧留下凹坑。

小麦颖果的发育与水稻相似，也是含有单粒种子的果实。小麦颖壳在颖果发育成熟中逐渐与其分离，易于脱粒收获(图 1-31，图 9-17，图 9-18)。

二、单性结实

通常被子植物在开花、传粉、受精后，雌蕊的子房发育成果实。但是也有一些植物，可以不经过受精作用而结实，这种现象叫单性结实 (parthenocarpy)。由单性结实所形成的果实一般都没有种子，或虽有种子但种子内没有胚，如无籽葡萄、无籽柑橘、无籽香蕉、无籽柿子等。单性结实有两种情况：一种是子房不经过传粉或任何其他刺激便可形成无籽果实的现象叫营养性单性结实，如柑橘、柠檬的某些品种；另一种是子房必须经过一定的传粉刺激才能形成无籽果实，称为刺激性单性结实，如以马铃薯的花粉刺激番茄花的柱头，或用某些苹果的花粉刺激梨花的柱头，都可以得到无籽果实等。

单性结实在一定程度上与子房所含的植物生长激素的浓度有关，所以，农业上应用植物生长调节剂(如赤霉素、生长素等约 $10.7 \sim 10.6 \text{ mol/L}$)诱导番茄、柑橘、黄瓜、

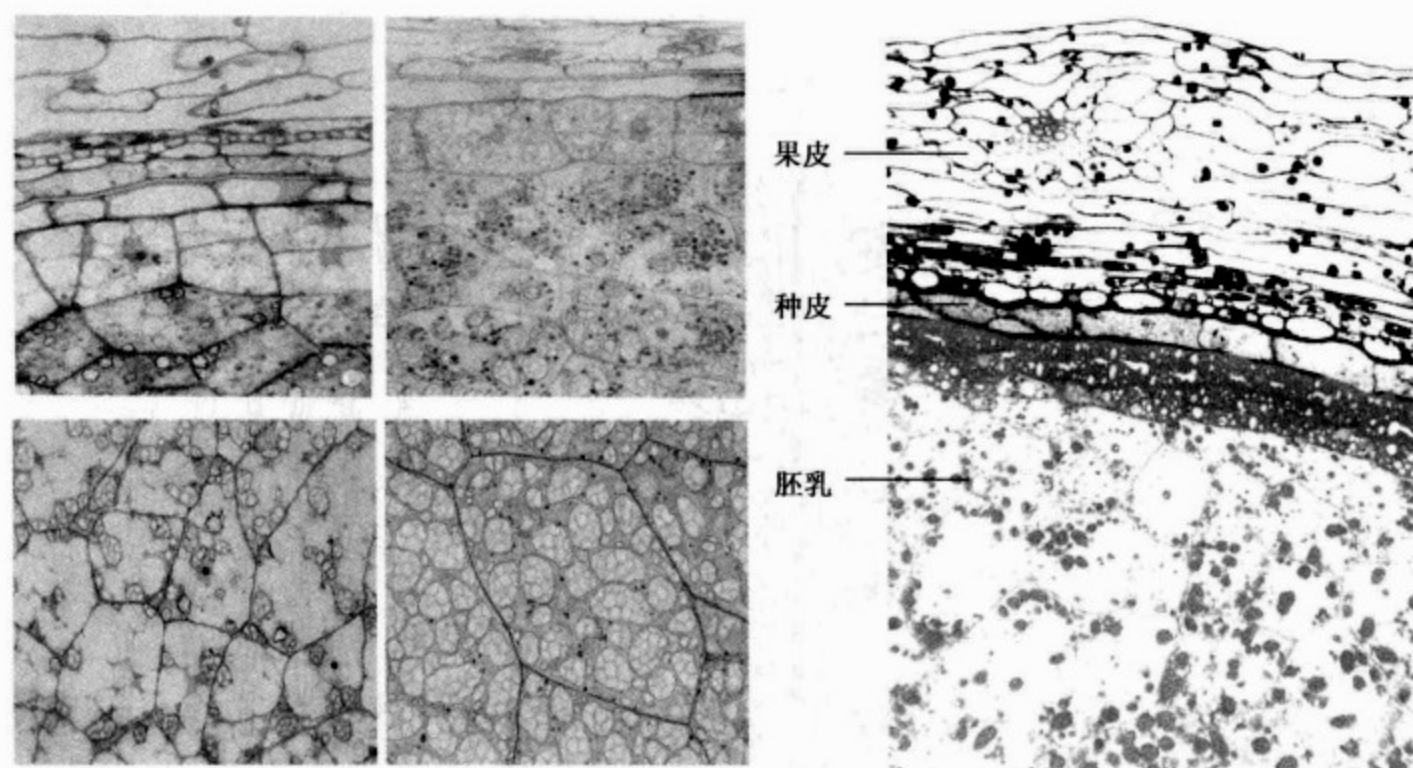
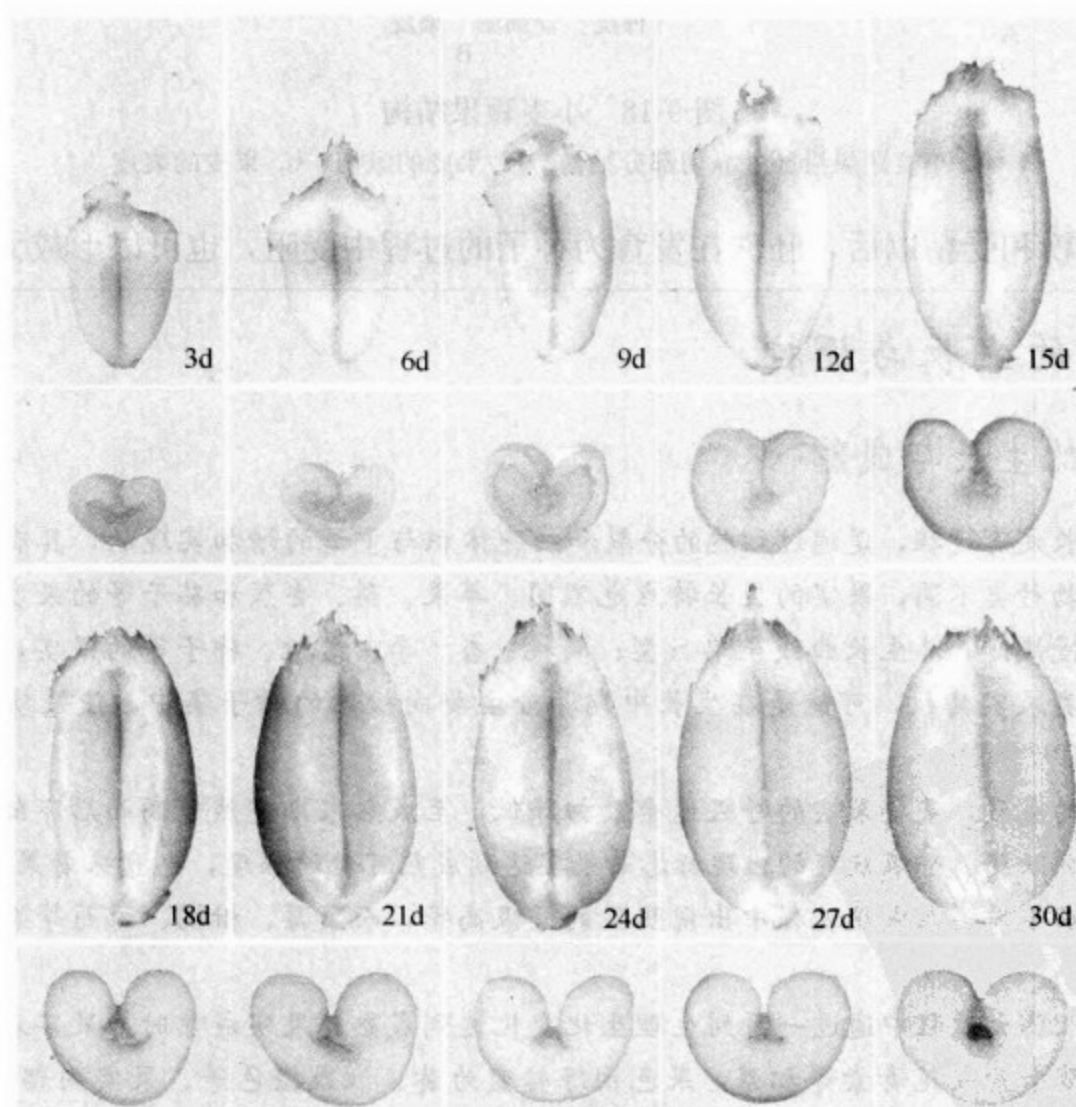


图 9-16 受精 5~8 天的水稻颖果部分结构横切 (王忠, 2008)



小麦颖果外形与横切

图 9-17 小麦颖果发育过程 (形态与横切) (熊飞, 2008)

辣椒等, 使其单性结实, 人工生产无籽果实取得良好效果。

单性结实必然产生无籽果实, 但并非所有的无籽果实都是单性结实的产物。因为有些

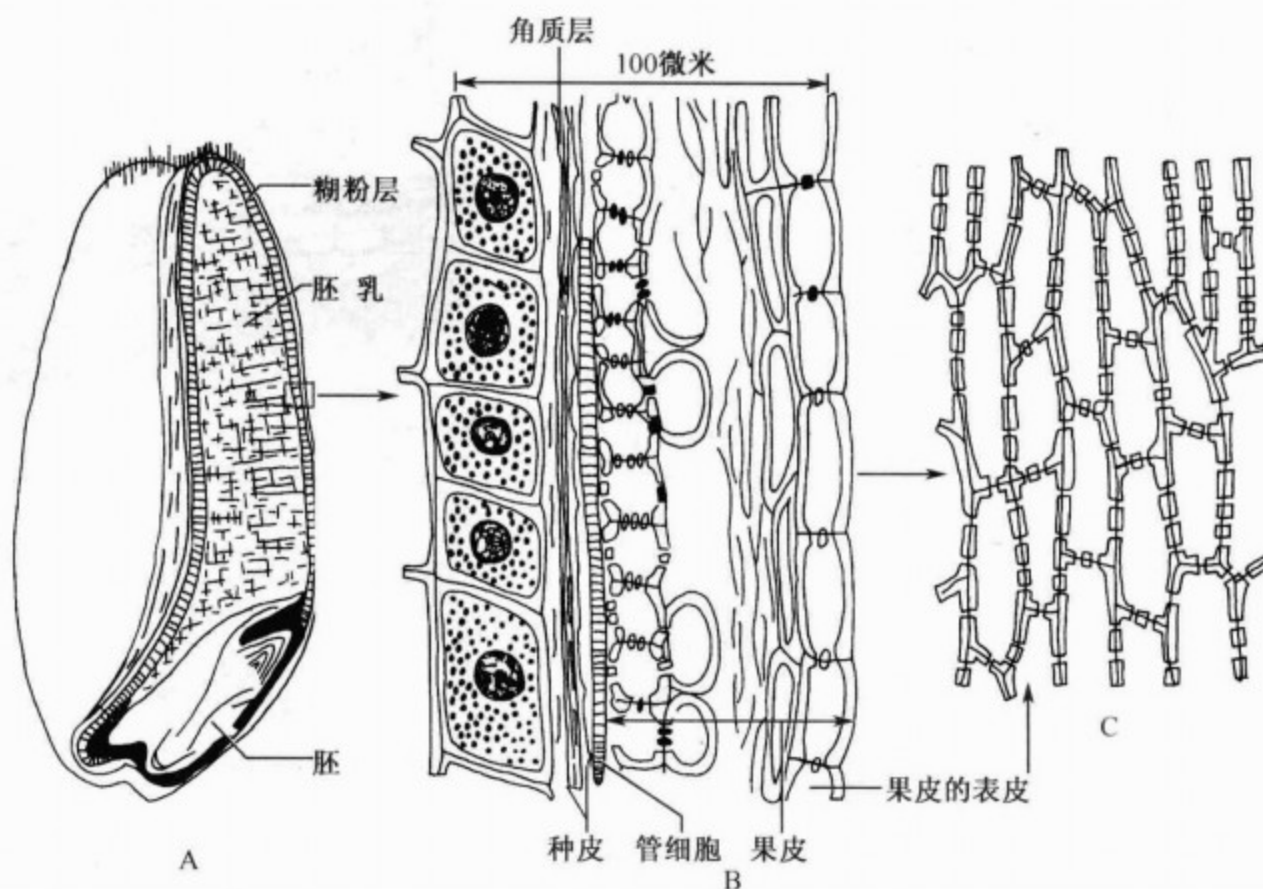


图 9-18 小麦颖果结构

A. 小麦颖果沿胚处纵切部分结构 B. 果皮的纵切 C. 果皮的表皮

植物开花、传粉和受精以后，胚珠在发育为种子的过程中受阻，也可以形成无籽果实。

三、果实的生长与调控

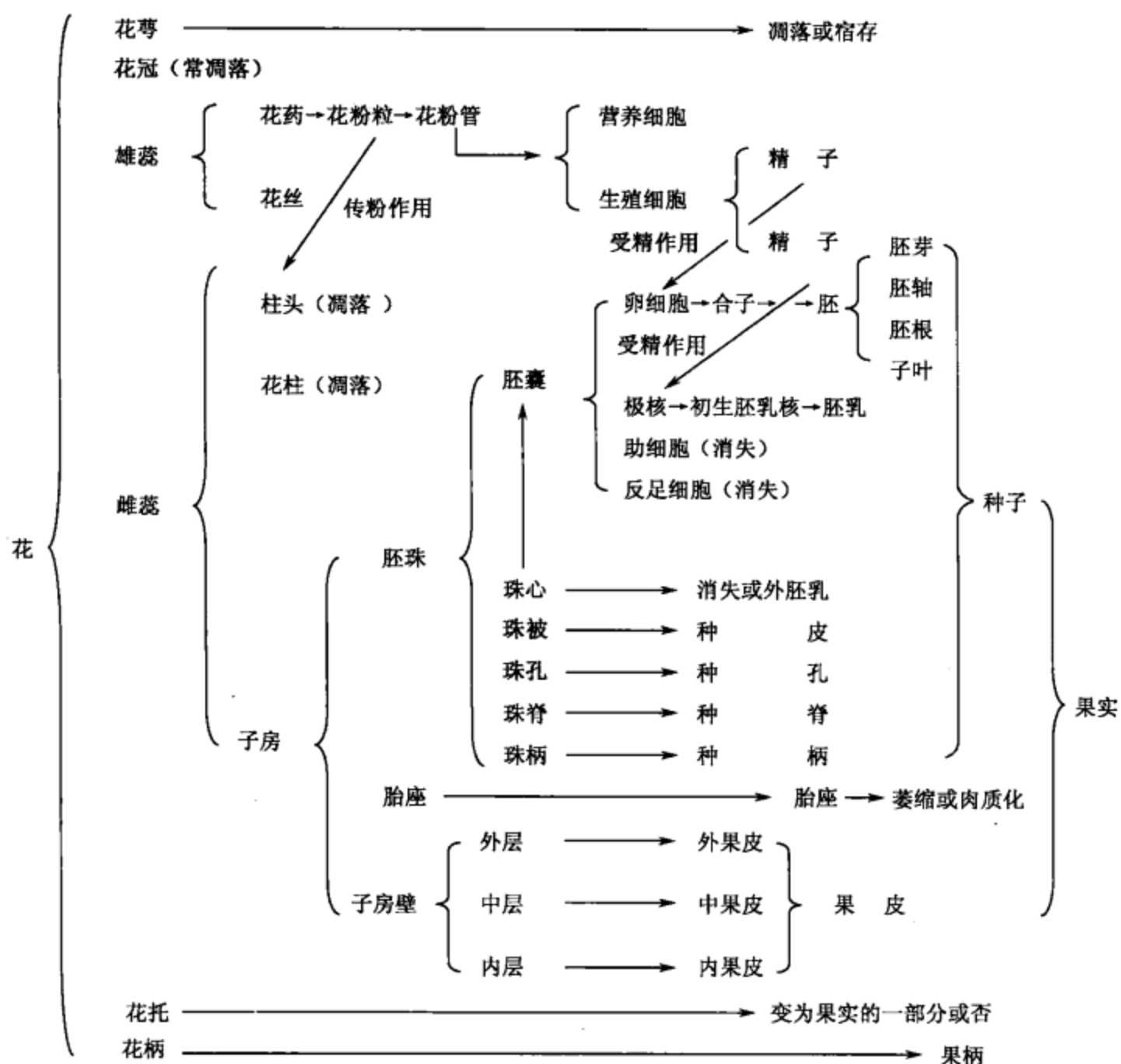
(一) 果实的生长与成熟

果实的生长发育过程，是通过细胞的分裂和细胞体积与重量的增加实现的，具有 S 型生长曲线特征。但植物种类不同，果实的生长特点也不同。苹果、梨、香蕉和茄子等的果实只有一个迅速生长期，即慢—快—慢，其生长曲线呈单 S 型；而桃、杏、李、樱桃、柿子等的果实，其生长曲线呈双 S 型。这类果实具核，可能是在生长中期养分主要向核内的种子集中，使果实生长减慢而造成。

随着果实的成熟，某些果实的呼吸速率最初降低，至成熟末期突然升高而后下降，这种现象称为果实的呼吸跃变。呼吸跃变的出现标志着果实达到成熟可食的程度，也意味着果实即将衰老。梨、香蕉、番茄等果实在成熟过程中出现明显的呼吸高峰，而草莓、柑橘、葡萄等果实的成熟过程则不明显。

果实在生长膨大过程中通过一系列生理生化变化达到成熟。果实成熟时，果实表皮细胞中叶绿素分解，胡萝卜素或花青素等积累，果色由绿转变为黄、红或橙色等。果实内部合成以醇类、酯类和羧基化合物为主的芳香性物质而散发出香气。同时，果实中原有的单宁、有机酸等减少，糖分增多，以致涩、酸减弱，甜味明显增加。此外，果实成熟的另一明显变化则是水解酶使胞间层水解，细胞间松散，组织软化。

现将花至果的发育过程简要总结如下：



(二) 果实成熟的调控

研究表明,果实成熟是分化基因表达的结果。番茄的PG酶(多聚半乳糖醛酸酶)反向调节转基因果实,其PG的mRNA减少,PG的活性明显降低,果实能保持相当的硬度。PE酶(果胶甲酯酶)参与细胞壁果胶物质的脱甲基化,在植物体中至少存在三种同工酶。果实成熟过程中,PE酶的脱甲基产物是PG酶作用的基质。将从果实中分离的PE基因反向构建转入植物体中,其果实PE酶活性大大降低,果胶物质分解受到抑制,但对根和叶片的PE酶活性无影响。这表明植物体中PE基因间核酸序列存在一定差异,反义基因的抑制作用具有很强的专一性。将ACC(1-氨基环丙烷-1-羧酸)合成酶cDNA的反义系统导入番茄,得到的转基因植物的乙烯合成被抑制了99.5%,果实不出现呼吸高峰,贮存3~4个月也不变红变软,用乙烯处理则果实成熟。而ACC脱氨基酶基因过度表达的转基因植物,可将ACC大量转变为 α -丁酮酸,因而乙烯的生成减少了90%~97%,也可延长贮存期,而且果实的表型和品质都与正常果实无异。其他还有通过转基因改变果实的颜色或糖的含量等都获得了成功。

乙烯被认为是调节果实成熟的激素，与乙烯合成有关的基因 *E4*、*E816* 和 *E17* 等启动果实的成熟。果实停止增重，呼吸速率降低后，对乙烯敏感，使用乙烯生物合成的抑制剂可延迟果实的成熟。用乙烯处理拟南芥，获得乙烯不敏感突变体 *etr*，已从中分离出 *ETR1*、*ETR2* 和 *ERS* 等 5 个以上的乙烯受体蛋白基因，其中 *ETR1* 基因编码的蛋白质，N-端通过一个双硫键形成二聚体与膜结合，C-端是组氨酸激酶区，它可能通过二聚体与膜结合，吸收乙烯。*ERS* 基因编码的蛋白质有一个组氨酸激酶区，N-端与 *ETR1* 同源，但其 C-端缺乏吸收区，将其转入正常植株，则对乙烯不敏感。这表明乙烯的信号传导是由多基因控制的。在番茄中亦已分离出与 *ETR1* 同源的基因，它们与番茄成熟过程中乙烯的调节表达有关。

ABA（脱落酸）也能促进果实成熟和衰老。外源 ABA 处理能刺激苹果和番茄等果实产生乙烯。

此外，生长素影响果实成熟的启动时间，一般可延缓果实的成熟，但不影响果实的成熟程度。细胞分裂素不影响成熟起始时间但降低成熟度。赤霉素的作用和细胞分裂素类似。综合看来，果实成熟可能是多种植物内源激素平衡作用的结果。

四、果实的类型

果实是被子植物有性生殖的产物。根据果实的发育特征可将其分为单果、聚合果和复果三类。单果（simple fruit）是在一朵仅具有一枚雌蕊的花中，其雌蕊子房发育而成的果实，如桃和小麦的果实等。聚合果（aggregate fruit）是在具有离生单雌蕊的花中，其雌蕊的子房均独自发育成的果实，如草莓和八角等的果实。复果（multiple fruit）是由整个花序发育形成的果实，复果又称为聚花果，如菠萝和无花果等的果实（详见第十二章）。

五、果实与种子的传播

果实和种子成熟后迟早要脱离母体，散布较远的距离，以争取更多的生存空间，使种群繁衍。如果植物的果实和种子没有适当的传播方法，其后代就要拥挤在一起，这样种内个体间的生存竞争将会十分激烈，导致相当多的个体因生存竞争的失败而死亡；同时，后代聚集在一起，还迫使进行近亲交配，这很不利于植物的进化。因此，植物通过长期的自然选择，成熟果实和种子具备了适应于各种传播方式的结构和特性，以扩大后代个体的分布范围，使种群更加繁荣。有的果实或种子借助于风吹、水流、动物和人类的携带来散布，也有的形成某种特殊的弹射机构来散布（图 9-19，图 9-20）。

1) 风力传播

适应于风力传播的果实和种子，大多数小而轻，并有翅或毛等附属物。例如，苦蕒菜（*Lactuca indica* L.）、蒲公英的果实具有冠毛，柳的种子外面有绒毛，榆树的果实具有翅等，这类果实很容易随风传播到远方。

2) 水力传播

水生植物、沼泽植物的果实或种子，多借助于水力传播。例如，莲的花托形成“莲蓬”，含有大量疏松而海绵状的通气组织，适于水面漂浮传播。生长在热带海边的椰子，其外果皮和内果皮坚实，可抵御海水的侵蚀，中果皮疏松纤维状，能借海水漂浮至远方。

3) 人类和动物的活动传播

有些植物的果实外表有刺状或钩状附属物，当人或动物经过时，可黏附于衣物或动

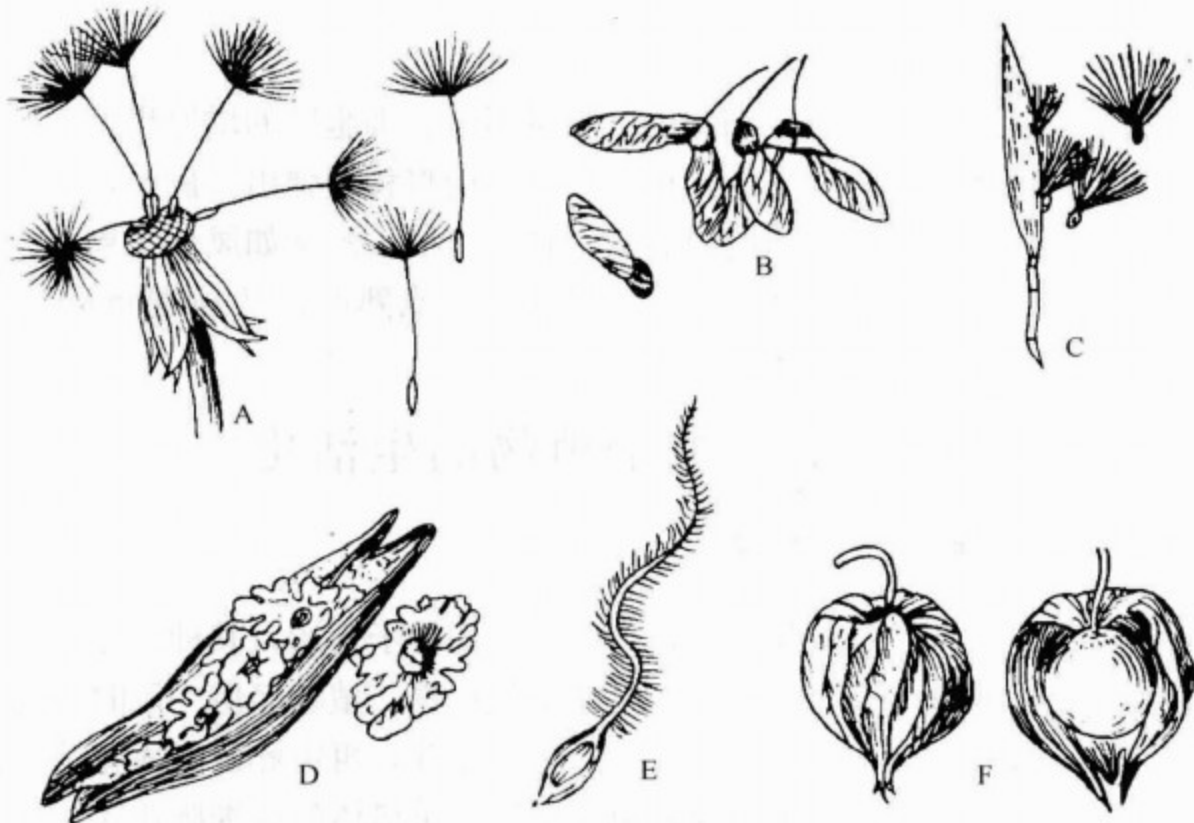


图 9-19 借风力传播的果实和种子

- A. 蒲公英的果实，顶端具冠毛 B. 槭的果实，具翅 C. 马利筋的种子，顶端有种毛
D. 紫薇的种子，四周具翅 E. 铁线莲的果实，花柱残留呈羽状 F. 酸浆的果实，外包花
萼所成的气囊（依陆时万、徐汉卿）



图 9-20 靠果实本身的弹力散播种子

- A. 凤仙花果实自裂，散出种子 B. 老鹳草果皮翻卷，散发种子 C. 菜豆果皮扭转，散出种子
D. 喷瓜果实成熟后，果实脱离果柄时，由断口处喷出浆液和种子（依陆时万）

物的皮毛上，被携带至远处，如鬼针草（*Bidens pilosa* L.）、牛膝（*Achyranthes bidentata* Bl.）、苍耳（*Xanthium sibiricum* Patr. ex Widder）等的果实与刺。有些植物的果实或种子成熟后被鸟兽等吞食，它们具有坚硬的果皮或种皮，可以不受消化液的侵蚀而随粪便排去体外，传播到异地他处仍能萌发生长，如稗草的果实等。人类的生产生活经济活动、长距离的引种和运输等都有利于夹带或混杂的植物果实或种子的远距离

传播，加速这类种群的扩散和繁衍。

4) 果实弹力传播

有些植物的果实，其果皮各层细胞的含水量不同、细胞壁的增厚程度不同，其果实成熟干燥后的收缩程度也不同。因此，可发生爆裂而将种子弹出。例如，大豆、绿豆等的荚果，果皮在失水干燥过程中扭曲或卷曲，将弹出种子。又如凤仙花果实成熟时果皮内卷，喷瓜 [*Ecballium elaterium* (L.) A. Rich.] 成熟时，从顶端将种子喷射出去等，靠其自身发育的特殊结构将种子弹出传播。

第三节 被子植物的生活史

一、被子植物的生活史过程

被子植物的个体发育，一般从上一代个体产生的种子开始，其种子在适宜的条件下萌发形成幼苗，逐渐成长为具有根、茎、叶系统的植株。植株经历一段时期的营养生长后，便可转入生殖生长，在植株的一定部位分化出花芽，再由此发育成花朵。在花芽分化过程中，雄蕊花药中的花粉母细胞经减数分裂产生单倍体的单细胞花粉粒。在多数双子叶植物中，单细胞花粉粒进一步发育成由营养细胞和生殖细胞共同组成的二细胞成熟花粉粒；在多数单子叶植物中，二细胞花粉粒还进一步发育，其生殖细胞分裂一次，形成具有一个营养细胞和两个精细胞（雄配子）的成熟花粉粒。与此同时，在雌蕊胚珠中的胚囊母细胞经减数分裂产生单细胞胚囊，再由单细胞胚囊进一步发育形成具有卵细胞（雌配子）和中央细胞（或两个极核）的成熟胚囊等。此后，植株经开花、传粉和双受精作用，其中一个精子与卵细胞融合成合子（受精卵），随后发育成胚；另一个精子与极核融合，形成初生胚乳核，最后发育成为胚乳（宿存或被消化吸收形成肥大的子叶）；珠被则发育为种皮，它们共同构成新一代种子；伴随这一过程，子房发育成果实。这样，被子植物经历了从上一代种子至形成新一代个体，再由新一代个体产生新的种子的全部生活历程，这就是被子植物的生活史（life history）或生活周期（life cycle）。

植物的生活史有长有短，与物种的特性和地理环境的影响直接相关。稻、麦、棉花、番茄、南瓜或油菜、白菜等一年生或二年生植物，生活周期短，一生中只一次开花，一次结实，种子成熟后，整个植株不久枯死。茶、桃、李、柑橘等多年生植物，其生活周期长，经多年、多次开花，结实之后，才逐渐衰老死亡。

二、被子植物的生活史特征

被子植物的生活史过程包括以下两个基本阶段：

其一，从合子（受精卵）形成开始，经胚胎发育和新个体的生长、发育，直到新的胚珠中胚囊母细胞和花药中的花粉母细胞减数分裂开始前止。这一阶段在整个被子植物生活周期中占据了绝大部分时间，植物体独立生活，各部分细胞内染色体数目为二倍（ $2n$ ），称为二倍体阶段，或称为孢子体阶段。因为，孢子体阶段的植物体由二倍体的细胞组成，将来可以通过花粉母细胞和胚囊母细胞的减数分裂，产生单倍体的小孢子（单核花粉粒）和大孢子（单核胚囊），因而又将这一阶段称为孢子体阶段。又因为该阶段不经历性细胞的产生和融合过程，因此又称其为无性阶段。

其二，从花粉母细胞和胚囊母细胞开始减数分裂到产生成熟的二（或三）细胞花粉粒（雄配子体）和成熟胚囊（雌配子体），再到双受精开始前的阶段。这一阶段在整个被子植物生活周期中所占的时间极短，且不能脱离孢子体生存，必须依赖于孢子体获取营养来营造自身，其细胞内染色体数目全为单倍（ $1n$ ），因此称其为单倍体阶段。在该阶段中，花粉母细胞经减数分裂产生的单倍体的单核花粉粒（小孢子），再发育为具有2（或3）个细胞的成熟花粉粒；经过传粉，花粉粒与柱头相互识别亲和后萌发形成花粉管，二细胞花粉粒的花粉管中的生殖细胞便在花粉管中分裂形成两个精细胞（雄配子）。成熟的花粉粒（三细胞）和花粉管（含两个精细胞和一个营养细胞）是被子植物高度简化了的、能够产生或形成雄配子的单位或结构，称为雄配子体。同时，胚囊母细胞经减数分裂后形成的单核胚囊（大孢子），再发育成为含有一个卵细胞（雌配子）的多细胞成熟胚囊（蓼型胚囊为7个细胞8个核胚囊）。成熟胚囊是被子植物高度简化了的、能够产生或形成雌配子的单位或结构，称为雌配子体。这一阶段因为与雌、雄配子的发育形成有关，又被称为配子体阶段。由于该阶段产生雌、雄性细胞（卵细胞与精细胞）和完成性细胞的融合过程，又被称为有性阶段。

在被子植物的生活史过程中，单倍体阶段极短，高度简化、集约化，二倍体阶段高度发达、进化。由二倍体阶段（孢子体阶段，或无性阶段）到单倍体阶段（配子体阶段，或有性阶段），必须经过减数分裂过程才能实现。二倍体阶段较长，由单倍体阶段到二倍体阶段的转折点就是1个精细胞与卵融合（受精）为合子，1个精细胞与极核或中央细胞融合（受精），形成初生胚乳核。因此，减数分裂和双受精是被子植物生活史中的重要环节和转折点（图9-21，图9-22）。

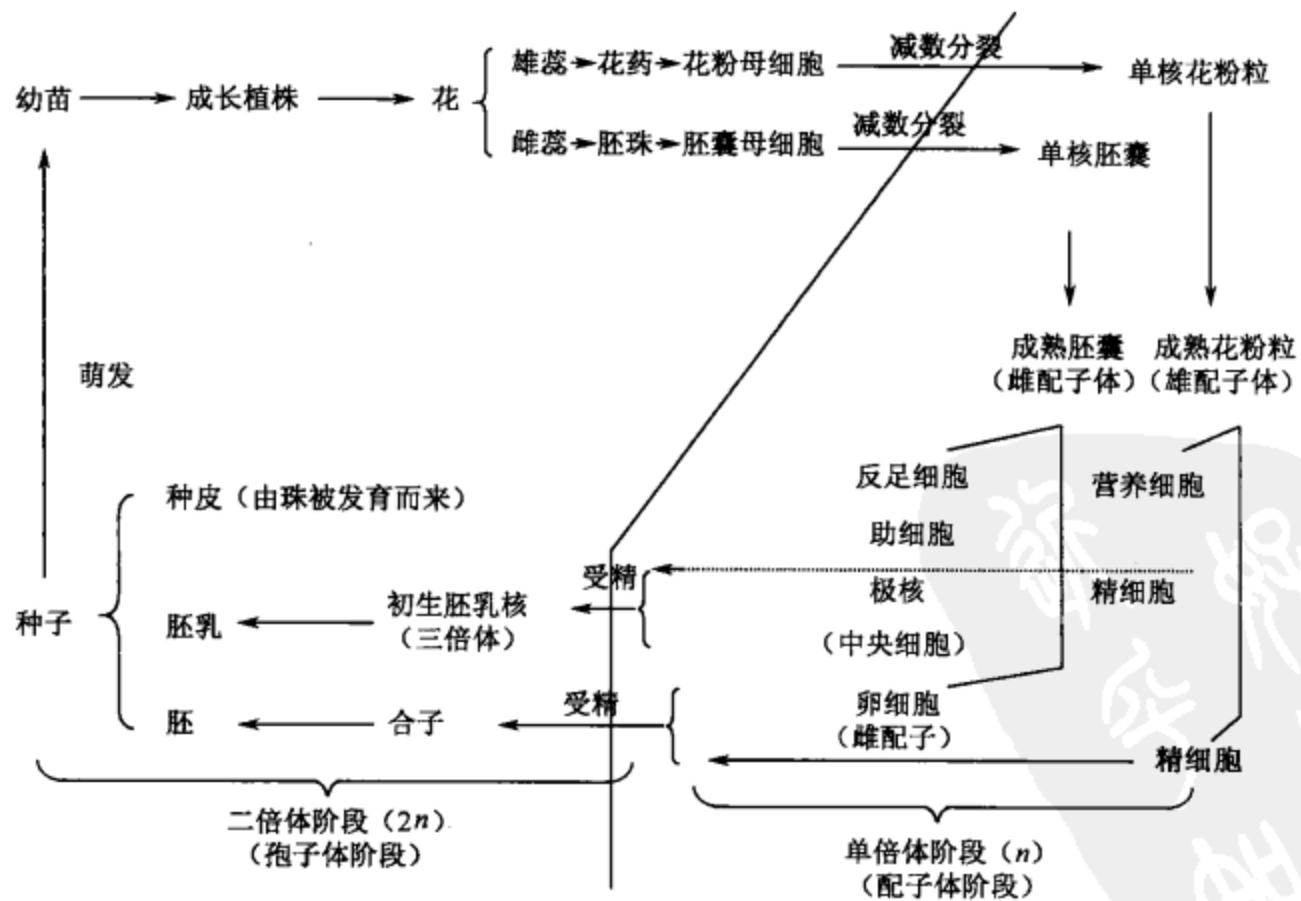


图 9-21 被子植物的生活史过程示意

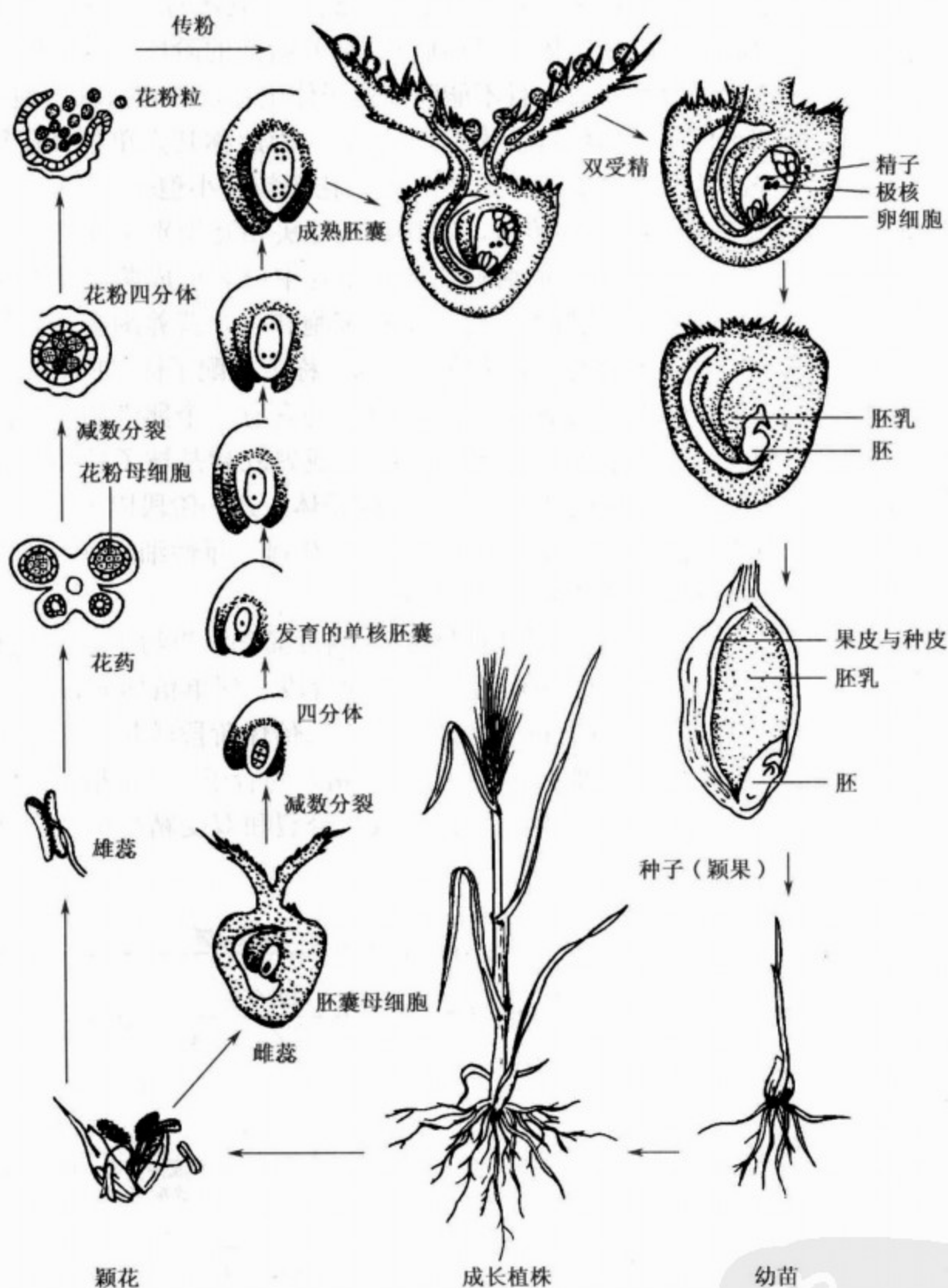


图 9-22 小麦生活史图解 (依徐汉卿)

总结与复习

被子植物的果实和种子属于生殖器官。

双受精分别形成合子和初生胚乳核(或受精极核)。在种子和果实的发育过程中,合子发育成胚,胚的发育成熟经历原胚期、幼胚期和胚成熟期。双子叶植物和单子叶禾本科植物胚的发育中、后期存在差异。初生胚乳核发育成胚乳,胚乳为三倍体。胚乳的发育有核型、细胞型和沼生目型三种。珠被发育成种皮。经受精的胚珠发育成种子。自然和人工离体培养条件下,可产生胚状体。通过人工种皮、人工胚乳、胚状体可生产人工种子。

子房发育成果实。子房以外的其他部分参与形成的果实称假果。果实主要包括果皮和种子两部

分。果皮由外果皮、中果皮和内果皮组成。

有些植物不经过性细胞融合而产生有胚种子，称为无融合生殖，无融合生殖在育种上有很重要的应用价值。单性结实包括营养单性结实和刺激单性结实两种，利用单性结实可培育无籽果实。

果实分为单果、聚合果、聚花果（复果）三种类型。单果是一朵花中只有一个雌蕊且只形成一个果实的类型。聚合果是一花内有若干个离生单雌蕊分别形成的果实类型。聚花果为整个花序形成的果实。

被子植物生活史是指被子植物从种子萌发形成幼苗，再经过一系列生长发育，再形成新一代种子的过程。在被子植物的生活史中，孢子体复杂、占优势，配子体简化、依赖孢子体营养自身；减数分裂是孢子体（二倍体、无性）阶段向配子体（单倍体、有性）阶段过渡的重要环节，双受精是配子体阶段向孢子体阶段过渡的重要转折点。

练习与思考

1. 以荠菜为例，试述荠菜种子的发育过程和结构。
2. 在受精结实过程中，花各部分的变化如何？
3. 简述被子植物的生活史过程和特征。
4. 名词解释：核型胚乳，细胞型胚乳，外胚乳，无融合生殖，不定胚，真果，假果，单性结实，单果，聚合果，复果，生活史，孢子体，配子体。

数字水印
PDG

第十章 植物分类基础知识

如前所述,植物种类繁多,形态、结构、生活习性等丰富多样。为了更好地认识、利用和保护植物,就必须对它们进行分门别类。为此,我们就要具备植物分类的基本知识。

第一节 植物分类的方法

一、植物分类方法与分类系统

人类要利用植物,首先就要识别植物,并进行分类。植物的分类从人们对植物的辨识和分类到建立植物分类系统并发展成为一门学科,经过了漫长的历史。一般以 Theophrastos Eresio 所著《De Historia et De Causis Plantarum》(植物的历史和植物本原)一书的问世,作为植物分类系统的开始,此后人才辈出,学说纷纭,分类系统常有新制。植物分类的历史大体上经历了人为分类、自然分类和系统发育分类三个时期,并都有相应的植物分类系统。

(一) 人为分类方法与人为分类系统(远古至 1830 年左右)

从远古原始人类认识植物开始到 19 世纪初,人类对植物的识别、分类主要是对植物的食用性、药用性的认识。这一时期,是学者们根据植物的经济用途和实用部位,选择其一个或少数几个特征作为标准将植物进行分门别类的时期,其所应用的植物分类方法就是人为分类方法(method of artificial classification)。

依据人为分类法对植物所进行的分类,是一种机械的分类(Mechanical taxonomy),它不考虑物种间亲缘关系的远近,常把亲缘关系极远的植物归并为一类,而相近的植物反被分离得很远,以致所建立的分类系统不能客观地反映出植物间的内在联系和固有次序。但是,对人类的生产和生活等实际应用却起了重要作用。例如,栽培学上所称粮食作物、油料作物、纤维植物等,果树学上将果树分为仁果类、核果类、坚果类、浆果类、柑果类等,通俗易懂、紧密联系生产实际,简单易行。

人为分类阶段的主要代表人物及其贡献有:

在西方,Theophrastos Eresio(希腊,约 BC 371~286)在他所著的《植物的历史和植物的本原》(De Historia et De Causis Plantarum)一书中记载已知植物近 500 种,将植物粗略地分为乔木、灌木、半灌木和草本 4 类,已知有限花序和无限花序;离瓣花和合瓣花之分。Pedanius Dioscorides(希腊,AD. 40~90)著写的《医学材料》一书中,描述了近 600 种植物,此书被认为是最早的本草学书。此后,直到 16 世纪,本草学研究在西方又开始恢复和发展。著名的本草学家 Otto Brunfels(德,1488~1534)、Andrea Caesalpino(意,1519~1603)、Fuchs Leonhard(德,1501~1566)以及 John Gerard(1545~1612)等,他们依据植物的形态、生长习性和经济用途等性状进行分类。

我国是记载和描述植物,特别是本草学研究最早的国家,西汉《淮南子·修务训》有“神农

(BC. 2737 年) 尝百草，一日而遇七十毒”的记述。至东汉《神农本草经》(A. D. 200 年) 记载植物药 252 种。明代药物学家李时珍 (1518~1593) 著《本草纲目》，将其所收集的 1000 多种植物分为草、谷、菜、果、木 5 部。每部又分成若干类，如草部又分为山草、芳草、湿草、青草、水草和杂草等 11 类。木部分乔、灌木等 6 类，成为当时最具影响的世界性巨著。后至清代，吴其浚《植物名实图考》出版，记载了我国植物 1714 种，并将其分为谷、蔬、山草、湿草、石草、水草、蔓草、芳草、毒草、果、木等 12 类。以上这些根据人为分类法所建立的植物体系（或排序、或分类系统）就是人为分类系统。

(二) 自然分类方法与自然分类系统 (17~19 世纪中叶)

自然分类 (natural taxonomy) 是以植物性状的相似程度来决定植物间的亲缘关系和系统排序的方向。依据自然分类方法 (method of natural classification) 所建立的分系统即为自然分类系统 (system of natural classification)。

自然分类阶段的主要代表人物及其贡献有：

John Ray (英, 1628~1705) 在《植物的历史》一书中，开始认识到胚中有一片或二片子叶之分，叶脉有平行和网状之分。

John Bauhin (1628~1705) 和 Gaspard Bauhin (1560~1624) 瑞士兄弟，在《植物界纵览》(1623 年) 一书，记载了 6000 种植物，并给出了异名，使用了种加词，为林奈后来的《植物种志》提供了方向。

Joseph Pitton de Tournefort (法, 1656~1708) 《植物基础》(1700)，将 9000 种植物划归为 22 纲 698 属，对属有了进一步认识，这一分类系统在法国一直被采用到今天。

C. Linnaeus (1707~1778) 1735 年在他的《自然系统》(*Systema Naturae*) 一书中，根据雄蕊的数目、特征以及和雌性的关系，将植物分成 24 纲。以性器官来分类在当时是一个首创。此后，又发表了《植物属志》，1753 年完成了《植物种志》，将约 7700 种植物归入 1105 个属，并首次使用了双名法。林奈对分类学的卓越贡献被后人称之为“分类学之父”。

1789 年，法国植物学家 Antonie Laurent de Jussieu (1748~1836) 和 Barnard de Jussieu (1699~1777) 创立自然系统而有《植物属志》(*Genera Plantarum*) 的发表。书中按子叶的有无和单双，将植物分成无子叶 (Acotyledones)、单子叶 (Monocotyledones) 和双子叶 (Dicotyledones) 三大门，又以花瓣、花冠的有无、多少和生长的位置而分成纲、目。并认为单子叶植物是现代被子植物的原始类群，成为现代系统的奠基人。

Robert Brown (英, 1773~1850) 发现种子有裸露和包裹的分别。裸子 (Gymnosperms) 和被子 (Angiosperms) 两大植物群因而建立。

A. W. Eichler (德) 在 1883 年将植物界分为藻类植物、苔藓植物、蕨类植物和种子植物 4 大门，沿用至今。

瑞典植物学家 Augustin Pyrame de Candolle (1778~1841) 著有《植物学的基本原理》(*Théorie Élémentaire de la Botanique*, 1813) 和《植物自然系统》(*Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*)，将植物分成 135 目 (科)，他儿子 A. Decandolle 发展到 213 科，肯定了子叶的数目和花部特征的重要性，并将维管束的有无及其排列情况列为门、纲的分类特征，还确定了双子叶植物是被子植物的原始类群。

英国人 G. Bentham 和 J. D. Hooker 在 1862~1883 间发表 3 卷《植物属志》(*Genera Plantarum*)，把双子叶分为 3 个纲 (离瓣花纲、合瓣花纲、单被花纲)，并把多心皮类放在原始的位置，至今仍是植物分类学的重要文献。

(三) 系统发育分类法与现代分类系统 (1859 年至今)

现代植物分类系统 (modern system of taxonomy) 是建立在过去分类系统的基础上发展起来的。例如, 从 John Ray 的系统和 Carolus Linnaeus 的性系统算起, 到现在大约经历了 267~298 年的历史。在达尔文进化论 (1859) 发表以后, 各类植物分类系统纷纷问世。现今, 植物分类进入了系统发育分类时期。系统发育分类法是以植物进化的观点为出发点, 按性状的演化趋势来进行分类, 建立能反映植物类群之间亲缘关系和植物界客观演化规律的方法。依据系统发育分类法所建立的植物分类系统, 即现代植物分类系统。

系统发育分类阶段主要的代表人物有:

德国学者 Adolf Engler (1844~1930) 与 Karl Prantl (1849~1893) 合作出版 20 卷本巨著《自然植物科志》(*Die Natürlichen Pflanzenfamilien*), 是一部重要的植物系统学文献。在《植物科志略》(*Syllabus der Pflanzenfamilien*) 简要叙述纲、目、科的系统排列 (详见第十二章)。

俄罗斯植物学家 Армен Леонович Тахтаджян (1910~) 自 20 世纪 40 年代以来, 发表了被子植物系统发育和演化的大量论文和著作。1997 年出版了《有花植物多样性和分类》(*Diversity and Classification of Flowering Plant*), 将木兰植物门 (Magnoliophyta) 分为木兰纲 (Magnoliopsida) (11 亚纲) 和百合纲 (Liliopsida) (6 亚纲), 共 71 超目、232 目、591 科, 并认为种子蕨可能是被子植物的祖先 (详见第十二章)。

美籍学者 Arthur Cronquist (1919~1992), 1981 年出版《有花植物的一个整合的分类系统》(*An Integrated System of Classification of Flowering Plant*) 和 1988 年出版《有花植物的进化和分类》(*The Evolution and Classification of Flowering Plant*)。他将被子植物 (有花植物) 作为木兰门分为木兰纲 (双子叶植物) (6 个亚纲) 和百合纲 (单子叶植物) (5 个亚纲) (详见第十二章)。Robert F. Thorne (1920~) 发表了《有花植物推测的系统发育系统的概要》(1968) 和《有花植物的分类和植物地理》(2000), 认为被子植物是单源起源。

英国学者 J. Hutchinsen (1984~1972) 发表了《有花植物科志》(*The Families of Flowering Plants*, 1926~1934, 1972) 和《有花植物的进化和系统发育》(*Evolution and Phylogeny of Flowering Plants*, 1969), 将被子植物分为双子叶植物和单子叶植物, 将双子叶植物分为木本支 (Lignosae) 和草本支 (Herbaceae), 认为现存被子植物最原始的科是木兰科 (Magnoliaceae) (详见第十二章)。

系统发育分类法能够比较客观地说明植物界发生发展的本质和进化上的顺序性, 但是由于百万年来植物的变化发展很复杂, 许多古代植物早已灭绝, 化石资料又残缺不全, 新种还不断被发现。因此, 从事这方面研究的学者们见解难以一致, 在学术观点上形成了“假花说” (pseudanthium theory) 和“真花说” (euanthium 或 anthostrobilus theory) 两个学派, 出现了各种不同的分类系统。现代被子植物的分类系统主要有: 恩格勒分类系统 (1897)、哈钦森分类系统 (1962, 1934)、塔赫他间分类系统 (1954)、克郎奎斯特分类系统 (1958, 1981)、胡先骕 (1894~1968) 的多元系统 (1950)、吴征镒 (1916~) 的八纲系统 (1998) 以及建立在分子系统学 (molecular systematics) 基础上的维管植物系统发育树 (phylogeny tree) [Judd et al., (*Plant Systematics*), 1999] 和 APG 系统 (Brener et al., 1998, 2003) 等。这些系统从不同侧面反映了植物界的发生演化关系。随着生产实践的发展和科学水平的提高, 植物分类系统将会不断

得到修正和完善（参见第十二章）。

二、植物分类知识的来源

早期的植物分类工作是采集标本，根据植物形态器官的差别，进行分类和命名，工具比较简单，手段比较原始，所采用的方法也仅限于描述和绘图而已。自从达尔文进化学说创立后，认为物种起源于变异与自然选择，从而得知复杂的植物种类，大致是同源的，这对植物分类产生了很大影响。物种形态上的相似性程度，能显示它们的亲缘关系远近。例如，小麦与水稻之所以亲缘关系较近，是由于它们间的共同祖先较近；而小麦与甘薯、大豆的亲缘关系较远，是因为它们间的共同祖先较远。在进化论以前的形态学及解剖学等方面的资料，和以后增加的地理部分的知识，是现今植物分类学的重要组成部分。

随着植物学各分支学科的不断发展，形态学、解剖学、胚胎学、细胞学、孢粉学、遗传学、生态学等方面的资料，也已被应用于种以上的分类。近年来，生物化学和分子生物学的发展，使植物的分类进入到分子水平。核酸和蛋白质等的研究和资料应用于植物分类，便产生了植物化学分类学。孢粉学的建立和研究，对植物分类也有很大的帮助。在 20 世纪 60 年代以来，将统计学方法和计算机手段等应用于植物的分类，从而有了数值分类学。透射电子显微镜及扫描电子显微镜技术应用于观察植物的细微结构特征，又有了超微结构分类学（ultra-structural taxonomy）。

（一）细胞分类学

细胞分类学（cytotaxonomy），是利用细胞学的性状和现象来研究植物的自然分类、进化关系和起源的一门学科。已经证明，植物界杂交和异源多倍体的形成是物种起源的重要途径，多倍体复合体（polyploid complex）的形成和发展是植物界进化的重要方式，而染色体结构的变异既可能导致物种的缓慢形成，也可以引起物种的快速起源。

1. 染色体数目

染色体的数目作为分类性状的价值，在于它在种内相当恒定。在自然条件下，同种个体均具有相同的染色体数目，不同种类的植物间可能具有不同的染色体数目，具有不同染色体数目的植物间常有生殖隔离（reproductive isolation）。一般说来，种子植物的染色体数为 $2n=14\sim24$ ，蕨类植物染色体数普遍较多而且小。在已知的植物中，纤细单冠菊（*Haplopappus gracilis*）的染色体数目最少， $2n=4$ ；心叶瓶尔小草（*Ophioglossum reticulatum* L.）最多， $2n=126$ 。假如一个类群既有二倍体，又有多倍体，则其染色体基数（ X ）即为二倍体植物的配子体的染色体数目， $X=n$ 。在现存的被子植物中，被普遍认为最原始科的染色体基数是 7，或稍多于 7，个别低于 7，染色体多的物种通常被认为是多倍体，它含有大量的重复基因。狐茅属（羊茅属）（*Festuca*）植物的染色体数目为 $2n=14、28、42、56$ 和 70 ，这样的种被称为二倍体、四倍体、六倍体、八倍体和十倍体。所有这些数目都是以二倍体的配子体染色体数 7 为基数。在已研究的 12 000 种双子叶植物中，有 43% 是多倍体；在 5000 种单子叶植物中，有 58% 是多倍体；整个被子植物的多倍体种数为 47%。因此，现代被子植物的 $1/3\sim1/2$ 属于多倍体。

芍药属（*Paeonia*）以前一直被放在毛茛科中，但是该属的染色体基数为 $X=5$ ，与毛茛科其他各属不同，现已将该属独立成芍药科（*Paeoniaceae*）。

2. 染色体形态结构

在绝大多数物种中，每一条染色体的一定部位都有着丝点（着丝粒）(kinetochore)。这个区域和纺锤体 (spindle apparatus) 牵引丝相连。在着丝点两侧的染色体称臂，臂的长度不等，则分别称为长臂和短臂，相等则称为等臂。有的染色体末端有一个球形或棒状的突出物，称为随体 (satellite)。随体、臂的形态、大小均可作为识别染色体特征的重要指标。



图 10-1 火柴头核型分析
(陈建民等, 2004)

染色体的数目、结构和形态主要通过核型 (karyotype) 进行研究。核型是某一个体或一群亲缘个体在有丝分裂中期时染色体数目、大小、形态和排列等特征的总和。因此，对有丝分裂中期染色体按大小顺序的排列称为核型。以同源染色体为单位，按一定顺序排列起来的核型顺序称为核型图 (karyogram) (图 10-1)。目前，一般采用常规的形态分析、带型分析、着色区段分析和定量细胞化学等方法研究染色体。

3. 染色体行为

通过研究染色体在减数分裂时的配对行为，分析染色体组之间的关系，称染色体组分析 (genome analysis)。染色体组分析对于研究多倍体复合体的起源及复杂的内在关系具有重大意义。已经证明，小麦属染色体中有控制染色体之间配对的基因 *pH*，该基因的存在抑制部分同源染色体之间的配对。此外，染色体组分析对于进一步了解物种的进化、种系发生 (phylogeny) 和分类也非常重要。

此外，超微结构和微形态学特征也被用于被子植物的分类研究。用扫描电镜 (SEM) 观察花粉、叶、种子和果实的表面细微特征，用透射电镜 (TEM) 研究韧皮部组织等。

(二) 化学分类学

1699 年，Petiver 在“关于植物药用特性”一文中，正式提出了化学分类思想，并注意到形态上相似的植物种类具有相同的治疗特性。1804 年，De Candolle 发表了《植物的药性外部形态和自然分类的比较试验》一书，更多地叙述了药用植物。到 20 世纪初，Hallier 提出了“描述化学分类学”与“动态化学分类学”两个植物化学发展方向。后有 Baker、Smith、Weevers 等学者对许多植物类群做了大量的化学分类学工作。1958 年，R. Hegnauer 第一次提出“化学分类学” (chemotaxonomy)。1962~1973 年，R. Hegnauer 陆续出版了 6 册《植物化学分类学》巨著，按分类系统从低等的菌藻类植物开始，依次对苔藓植物、蕨类植物、裸子植物、单子叶植物和双子叶植物，分别描述了不同类群植物的化学成分特征及其分类系统学的关系。《植物化学分类学》经典著作的面世，标志着化学分类学学科的诞生与发展。利用化学的特征，来研究植物各类群间的亲缘关系，探讨植物界的演化规律，从分子水平上来研究植物分类和系统演化的规律。

植物化学分类学 (plant chemical taxonomy) 是根据植物体内化合物的组成和特征来研究植物各类群间的亲缘关系，探讨植物界的演化规律，也可说是从分子水平上来研究植物分类和系统演化的一门学科。植物化学分类学的主要研究任务是探索各分类等级（如门、纲、目、科、属和种等）所含化学成分的特征和合成途径；探索和研究各化学成分在植物系统中的分布规律，以及以经典分类学为基础，综合植物化学组成（大分子或小分子）特征，结合其他有关学科，进一步研究植物的系统发育。

小分子化合物如次生代谢产物在植物界的分布存在间断性,成为研究植物分类和系统演化关系有价值的分类性状。植物的次生代谢产物大多是废物、贮藏物、色素、毒素、香素、结构单位或疏水剂等,其中应用最广的是生物碱、酚类、 β -硫代葡萄糖苷脂、氨基酸、萜类、油、蜡质以及碳水化合物,其研究成果已被广泛应用于植物分类。例如,莎草科的单型属海滨莎(*Remirea maritima* Aubl.)原被放在刺子莞亚科(Rhynchosporiudeae)中,但是经过醌类色素的检测,刺子莞亚科的其余种类均不含有醌类色素,而海滨莎却含有大量的醌类色素。因此,根据化学资料,将该属放在靠近富含醌类色素的莎草属附近的蘆草亚科(Scirpoideae)中更为合适。又如,在塔赫他间分类系统中,石竹类(中央种子目)包括21科,除了形态学等方面的共有性状外,该目的绝大多数成员含甜菜色素(betalains,包括betacyanins和betaxanthins),从而支持该目是一个自然的单系群。此外,Helgren根据化学成分的分布和综合其他性状,提出合瓣类的主要类群沿着两条或三条演化线分化:一条是含有虹彩类化合物(iridoid)的演化线,包括山茱萸超目(Corniflorae)→刺莲花超目(Loasiflorae)→唇形超目(Lamiiflorae)→龙胆超目(Gentianiflorae);一条是含有聚炔类化合物(polyacetylene)半萜类(sesquiterpene)→内酯(lactone)的演化线,包括五加超目(Araliiflorae)→菊超目(Asteriflorae);一条是不含有上述化学成分,但常常含有莨菪碱(tropane)或耐逊(necine)生物碱,如茄超目(Solaniflorae)。

将大分子化合物作为分类性状应用于植物分类主要包括以下几个方面:血清学研究、蛋白质电泳、同工酶和分子生物学技术。血清分类学(serotaxonomy)是用血清学的方法研究植物间的相关性或进行的植物分类,其结果与依据形态学等资料所得亲缘关系相关或相近,能在一定程度上反映物种间的相似性。蛋白质电泳(electrophoresis),是根据蛋白质颗粒带有不同的正负电荷,在电场影响下,各向其异性方向移动,分子的大小、结构光滑程度、分子电荷大小不同,蛋白质的移动速率与距离不同,这样在凝胶板上就形成了一幅蛋白质的区带谱。不同物种所含蛋白质的谱系不同,因而其区带谱也不同。例如,有人将山羊草(*Aegilops squarrosa* L.)和二粒小麦(*Triticum dicoccum* L.)的蛋白质混合液与普通小麦蛋白质提取液进行电泳对比实验,结果两者的电泳特征相同,说明普通小麦与两者有关。近年来同工酶(isozymes)的研究发展很快,酶的多形性通常在种以下的等级中表现出来。同工酶的研究表明,即使在同一居群内的个体间也存在着遗传多样性,其适应性分化主要是基因频率的分化。此外,以氨基酸顺序、DNA碱基顺序作为分类性状的分子生物学技术也广泛应用于植物的分类研究。

(三) 数量分类学

数量分类学(numerical taxonomy)是一门将数学、统计学原理和电子计算机技术应用于生物学的科学,它是用数量方法评价有机体类群之间的相似性,并根据其相似值把类群归成更高阶层的分类群(taxa)。数量分类学是以表型特征为基础,利用有机体大量性状、数据,按一定的数学模型(model),应用电子计算机运算得出的结果,从而客观地对有机体进行定量比较。经过这种处理所得到的分类群之间的关系可靠,具可验证性。

数量分类学虽然不能提供新的分类证据,但却可以提供新的分类信息。目前,图论、概率论、信息论、统计数学和模糊数学等都已应用于分类学。已用的分析方法有主成分分析、聚类分类以及分支分类等。当代植物分类学大师 V. H. Heywood 曾经这样评价道:化学分类学与数量分类学的产生是植物分类学在 20 世纪的重大事件。

1. 主成分分析

主成分分析(principal component analysis)是研究如何将多指标问题化为较少的综合性指标问题。这些新指标彼此互不相关,能综合反映原来多个指标的信息。综合后的新指标则称为原指标的主成分。这是目前研究最充分和应用最广泛的方法之一,其基本工作流程如下:

- a. 选择研究对象：如植物个体、品种或种等，称为运算单位 (OUT)。
- b. 选择特征：特征的选取对运算结果的影响极大，因此要慎重。在分类学研究中，通常选取那些相对稳定的特征，而且尽量避免选取那些相关性强的特征。
- c. 特征的量化：对于数值特征不进行编码处理，如长度、面积等实测的数据；二元特征或有序多态特征用非负整数顺序编码，如合瓣花与离瓣花是二元特征赋值为 0 和 1，植株无毛、具毛和密被毛是有序多态特征，可分别赋值为 0、1 和 2；对于具有 3 个性状以上且无次序的特征，通常被分解为二元特征，如花序类型可分解为总状花序或否、伞形花序或否等二元特征，并分别赋值。
- d. 原始数据标准化：由于数据来源复杂且量纲不同等原因，原始数据必须进行标准化处理。目前方法较多，但利用标准差的计算对原始数据进行矫正是普遍采用的方法之一。
- e. 主成分分析运算：目前有许多软件，如 SPSS 和 SAS 等。只需将数据输入，计算机会自动分析并输出分析结果。
- f. 运算结果的分析：根据统计软件输出的主成分与其对原始特征的贡献率的结果，选择累计贡献率在 75% 以上的主成分。一般前 2~3 个主成分均可满足这一条件，以它们为坐标轴作散点图，分析研究对象之间的关系。

2. 聚类分析

聚类分析 (cluster analysis) 是建立在全面的表征 (phenotype) 相似性基础上的分析，因此特征的选取十分广泛且数量极大。特征的选取、量化及标准化方法与主成分分析相同。该方法的基本思想是通过计算各研究对象 (OUT) 之间的相似性系数或相异性系数，根据此系数将关系最近的研究对象逐级予以归类，最终可以描绘成树状的示意图，并进行分析。

3. 分支分类学

分支分类学 (cladistic taxonomy) 是根据共有衍征 (synapomorphy) 来建立单系类群的原则，依系统发育关系进行的分类。基本过程为：首先根据外类群比较法等方法确定性状的极性，即祖征 (plesiomorphy, 即原始性状) 和衍征 (apomorphy)，前者赋值为 0，后者赋值为 1、2、3 等，其中假设具有全部祖征的类群为 OG。然后，根据公式计算出不同类群间的距离，如前进指数 (advancement index)，最后根据距离值构建演化树。

第二节 植物分类的等级与植物的命名法则

一、植物分类的各级单位

为了便于有效地识别多样性的植物种类和系统地表示植物间的亲缘关系与系统发生的时序性，对全部植物进行分门别类，按照植物类群的阶元系统，所给予的一定名称，就是分类上的各级阶元 (或单位) (表 10-1)。

表 10-1 植物分类的基本单位

中 名	拉丁文	英 文
界	Regnum	Kingdom
门	Divisio	Division
纲	Classis	Class
目	Ordo	Order
科	Familia	Family
属	Genus	Genus
种	Species	Species

各级阶元根据需要可再分成亚级，即在各级阶元之前，加上一个亚(sub)字，如亚门、亚纲、亚目、亚科、亚属。种下面又分为亚种、变种和变型。现以水稻为例，说明它在分类上所属的各级阶元。

界 植物界 (Regnum vegetable)

门 被子植物门 (Angiospermae)

纲 单子叶植物纲 (Monocotyledoneae)

亚纲 颖花亚纲 (Glumiflorae)

目 禾本目 (Graminales)

科 禾本科 (Gramineae)

属 稻属 (*Oryza* L.)

种 稻 (*Oryza sativa* L.)

二、物种的概念及其意义

在进化论产生之前，分类学家根据生物的表型特征来识别和区分物种。就生物分类的目的而言，物种是生物界可依据生物表型特征识别和区分生物的基本单位。从进化的观点来看，物种是生物进化过程中从量变到质变的结果，是自然选择的历史产物。也就是说，物种是进化的，是在进化中产生的。

早在17世纪，John Ray (1686~1704) 在其《植物史》(1692) 一书中把物种定义为“形态类似的个体之集合”，同时认为物种具有“通过繁殖而永远延续的特点”。林奈继承了John Ray的观点，他认为，物种是由形态相似的个体组成，同种个体可以自由交配，并能产生可育的后代，而异种杂交则不育。达尔文打破了物种永恒性的传统观点，认为一个物种可变为另一个物种，物种之间存在着不同程度的亲缘关系。

从形态、生理、遗传、生态等不同角度认识物种，以及在空间和时间两个角度上认识物种，形成了不同的物种概念。

1) 表型种 (phenotic species)

由于绝大多数物种在表型（主要指形态特征）上易于识别和区分，因此，现代的大多数分类学家在分类实践中仍然主要以表型特征作为识别和区分物种的依据。表型种概念可以表述为：物种是一群具有一定形态特征的生物个体，它们之间形态上的相似性明显地大于它们与其他群个体的相似性。

2) 生殖种 (reproductive species)

根据群体遗传学的理论来认识物种，物种被定义为互交繁殖的群体。物种之间的生殖隔离使得同种的个体共有一个有自己特征的基因库，即同种内的个体之间可以进行基因的自由交流。物种的个体成员共有一个基因库，可以解释何以物种成员具有表型上的共性。生殖种概念也可以说是遗传种概念（或称生物学种概念），这一概念强调了物种的遗传学特性，使分类学具有遗传学基础。

3) 生态种 (ecological species)

从生态学观点来看，物种是生态系统中的功能单位，每个物种占有一个生态位，每一个物种在生态系统都处于它所能达到的最佳适应状态。每个物种在生态系统也都能保持其生态位，直至被别的物种竞争排挤，或因本身的进化改变而转移到新的生态位。因此，生态种可作为占有特定生态位的相似植物群。

4) 时间种 (temporal species)

在时间向度上识别和区分物种需要另一些标准和定义, 因为物种是随着时间而进化改变的。一方面是表型的连续改变, 另一方面是种内分异, 形成两个或多个新的分类群。如果分类对象不仅仅是现代生存的生物, 也包括地质历史上生存过的生物, 那么就必须涉及时间尺度, 所以古生物学家需要不同于生物学的物种概念。如果对生物进行分类的目的不仅仅限于识别、鉴定和命名, 而是要追溯物种之间的历史联系, 那么在确定物种概念和定义物种时, 也要涉及时间和进化事件。

由上可见, 物种 (或“种”) 是指具有一定的自然分布区和一定的生理、形态特征的植物类群。一般在同一种内的个体间具有相同的遗传性状, 而且彼此能进行自然交配并产生可育后代 (即具有生殖隔离现象)。种 (物种) 是生物进化和自然选择的产物, 是植物分类的基本单位。

物种虽具有相对稳定的形态特征, 但又处于不断发展演化之中。如果种内某些个体之间具有显著差异, 则可视差异的大小, 分为亚种、变种和变型等。亚种除形态结构和生理上有显著特征外, 还具有一定的自然分布区。变种在植物分类中是一个比较常用的单位, 它与原有种只是在特征上存在较小的差别。例如, 花色的变化、毛的有无、枝条下垂与否等, 这些特征是种内个体在不同环境条件影响下所产生的可遗传的变异, 如糯稻 (*Oryza sativa* var. *glutinosa* Matsum.). 变型是同一种内的植物, 在形态上表现出与原有种有差异的个体群, 其变异更小, 不稳定, 也不能遗传, 如树木的形态、叶色的变异等。

在栽培植物中, 人们常以品种 (cultivar) 来评价或区分种内不同栽培群体类型。因此, 品种是人类在栽培某一物种的过程中, 基于经济意义和形态上的考虑, 而选择出来的变异群体类型。确立品种的指标主要有色、香、味、植株大小、产量高低等, 如苹果有国光、香蕉、红元帅等品种, 小麦、玉米、水稻、菊花等具有更多的品种。品种只用于栽培植物, 不用于野生植物, 实际上是栽培植物的变种或变型。种内各品种间的杂交, 叫近亲杂交。种间、属间或更高级的单位之间的杂交, 称远缘杂交。育种工作者, 常常遵循近亲易于杂交的法则, 培育出新的品种。

三、植物的命名

人们在生产和科学研究中, 为了识别、掌握和利用植物, 常常给不同种类的植物起不同的名称, 借以区别它们, 所以各国、各地区或各民族对某种植物都有他们自己的通俗称呼, 即俗名。俗名地方通用、一说皆知, 具有描述性、形象性, 如七叶一枝花、人参、钻天杨、龙爪槐等。但俗名也有其局限性: 存在同物异名 (synonym), 或异物同名 (homonym) 的混乱现象, 如马铃薯在南京叫洋山芋, 在东北和华北多叫土豆, 在西北则叫洋芋。同叫白头翁的植物多达 16 种, 分属于 4 科 16 属, 造成识别和利用植物及成果交流等方面的障碍。

为避免混乱, 很早以前, 植物学家就对制定国际通用的植物命名法做了很多努力。1753 年, 瑞典植物学家林奈发表的《植物种志》(*Species Plantarum*) 一书系统规范应用了双名法 (binomial nomenclature), 后被世界植物学家所采用, 并经国际植物学会确认。1867 年 8 月, 在巴黎, 由 Augustin Pyrame de Candolle (1778~1841) 等人拟定并通过国际植物命名法规 (International Code of Botanical Nomenclature, ICBN)。此后, 举行过多次国际植物学会议, 对其补充和完善。

双名法是用两个拉丁单词作为一种植物的名称，第一个单词是属名，是名词，其第一个字母要大写；第二个单词为种名形容词（或种加词）（specific epithet）；后边再写上定名人的姓氏或姓氏缩写（第一个字母要大写），便于考证。这种国际上统一的名称，就是学名（scientific name）。学名的属名和种名形容词应为斜体字。例如，稻的学名是 *Oryza sativa* L. 第一个词是属名，是水稻的古希腊名，是名词；第二个字是种名形容词，是栽培的意思；后边大写“L.”，是定名人林奈（Linnaeus）的首字母。

种以下的分类单位有亚种（subspecies）、变种（varietas）、变型（forma）等，这三个词的缩写为 subsp. 或 ssp.（亚种）、var.（变种）、f.（变型）。其命名方法是在原种名之后，加上拉丁文亚种、或变种、或变型的缩写，然后再加上亚种名、变种名或变型名，并斜体书写，最后附以定名人姓氏或姓氏缩写。例如，蟠桃（*Prunus persica* var. *compressa* Bean.）为桃的变种，白丁香（*Syringa oblata* Lindl. var. *alba* Rehd.）为紫丁香的变种，龙爪槐（*Sophora japonica* L. f. *pendula* Loud.）是槐树的变型等。

植物的科名常根据本科中某一显著特征而来，或根据一科中最显著的某一属名而定，如茄科（Solanaceae）是由茄属（*Solanum*）而来。科及科以上各级单位的名称均为正体书写。

四、国际植物命名法规概要

《国际植物命名法规》最早由 1867 年 8 月在法国巴黎举行的第一次国际植物学会议委托德堪多尔的儿子 Alphomso de Candolle 负责起草，初为植物命名法规（*Lois de la Nomenclature Botanique*），后又参酌英美学者的意见出版了上述法规，称为巴黎法规或巴黎规则。该法规共分 7 节 68 条，这是最早的植物命名法规。1910 年在比利时的布鲁塞尔召开的第三次国际植物学会议，奠定了现行通用的国际植物命名法规的基础。以后在每 6 年召开一次的国际植物学大会上都要对法规进行修订和补充。1999 年，第 16 届美国圣路易斯国际植物学大会也召开了命名会议。我国正式翻译的有蒙特利尔法规（1959）（匡可任译）、列宁格勒法规（赵士洞译）和圣路易斯法规（朱光华译），这是目前我国植物命名的主要参考文献。

国际植物命名法规是各国植物分类学者对植物命名所必须遵循的规章。现将其要点简述如下：

1. 植物命名的模式和模式标本。科或科级以下的分类群的名称，都是由命名模式来决定的。更高等级（科级以上）分类群的名称，只有当其名称是基于属名的才由命名模式来决定。种或种级以下的分类群的命名必须有模式标本作为根据。模式标本必须要永久保存，不能是活的植物。模式标本有下列几种：

(1) 主模式标本（全模式标本、正模式标本）（holotype） 主模式标本是由命名人指定的模式标本，即著者发表该分类群时据以命名、描述和绘图的那一份标本。

(2) 等模式标本（同号模式标本、复模式标本）（isotype） 等模式标本是与主模式标本为同一采集者在同一地点与时间所采集的同号复份标本。

(3) 合模式标本（等值模式标本）（syntype） 合模式标本是著者在发表某一分类群时未曾指定主模式而引证了两份以上的标本或被著者指定为模式的标本，其数目在两份以上时，此等标本中的任何一份，均可称为合模式标本。

(4) 后选模式标本（选定模式标本）（lectotype） 当发表新分类群时，著者未曾指定主模式标本或主模式已遗失或损坏时，是后来的作者根据原始资料，在等模式或依次从合模式、新模式和原产地模式标本中，选定一份作为命名模式的标本，即为后选模式标本。

(5) 副模式标本 (neotype) 当主模式、等模式、合模式、后选模式标本均有错误、损坏或遗失时, 根据原始资料从其他标本中重新选定出来充当命名模式的标本。

(6) 原产地模式标本 (topotype) 当不能获得某种植物的模式标本时, 便从该植物的模式标本产地采到同种植物的标本, 与原始资料核对, 完全符合者用以代替模式标本, 称为原产地模式标本。

2. 每一种植物只有一个合法的正确学名, 其他名称均作为异名予以废弃。例如, 土茯苓 (*Smilax glabra* Roxb.) 是在 1832 年发表的, 但后来的学者对该物种又发表了几个学名 [*S. hookeri* Kunth (1850), *S. trigona* Warb (1990)], 按法规规定, Roxb. 发表的种名是土茯苓的正确学名, 其余的均作为异名处理。

3. 学名包括属名和种加词, 最后附加命名人的姓氏或姓氏缩写。

4. 学名的有效发表和合格发表。

根据《国际植物命名法规》, 植物学名的有效发表条件是发表作品一定要是出版的印刷品, 并可通过出售、交换或赠送, 到达公共图书馆或者至少一般植物学家能去的研究机构的图书馆。仅在公共集会上、手稿或标本上以及仅在商业目录中或非科学性的新闻报刊上宣布的新名称, 即使有拉丁文特征集要, 均属无效。自 1935 年 1 月 1 日起, 除藻类 (自 1958 年 1 月 1 日) 和化石植物外, 一个新分类群名称的发表, 必须附有拉丁文描述或特征集要, 否则不算合法发表。自 1958 年 1 月 1 日以后, 科或科级以下新分类群的发表, 必须指明其命名模式, 才算合格发表。例如, 新科应指明模式属; 新属应指明模式种; 新种应指明模式标本。

5. 优先律原则 植物名称有其发表的优先律 (priority)。凡符合“法规”的最早发表的名称, 为唯一的正确名称。种子植物的种加词 (种名) 优先律的起点为 1753 年 5 月 1 日, 即以林奈 1753 年出版的《植物种志》为起点; 属名的起点为 1754 及 1764 年林奈所著的《植物属志》(*Genera Plantarum*) 的第 5 版与第 6 版开始。因此, 对于某种植物, 如已有两个或两个以上的学名, 应以最早发表的名称为合格名称。例如, 银线草有 3 个学名先后分别被发表过:

Chloranthus japonicus Sieb., in Nov. Act. Cur. 14 (2): 681, 1829; *Chloranthus mandshuricus* Rupr., in Dec. Pl. Amur. t. 2, 1859; *Tricercandra japonica* (Sidb.) Nakai, in Fl Sylv. Koreana 18: 14, 1930.

按命名法规优先律原则, *Chloranthus japonicus* Sieb. 发表年代最早, 应是合法有效的学名, 后两名称均为它的异名 (synonym)。

6. 学名的改变 通过专门的研究, 认为一个属中的某一种应转移到另一属中去时, 假如等级不变, 可将它原来的种加词移到另一属中而被留用, 这样组成的新名称叫“新组合” (combination nova)。原来的名称叫基原异名 (basonym)。原命名人则用括号括之, 一并移去, 转移的作者写在小括号之外。例如, 杉木最初是 1803 年由 Lambert 定名为 *Pinus lanceolata* Lamb. 1826 年, Robert Brown 又定名为 *Cunninghamia sinensis* R. Br. ex Rich. 1872 年, Hooker 在研究了该名的原始文献后, 认为它属于 *Cunninghamia* R. Br., 但 *Pinus lanceolata* 应予保留。故杉木的合格学名为 *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. 其他两个学名成为它的异名, 而 *Pinus lanceolata* Lamb. 称为基原异名。

7. 保留名 (nomina conservanda) 对不符合命名法规, 但历史上惯用已久的名称, 可经国际植物学会讨论通过作为保留名。例如, 某些科名, 其拉丁词尾不是 *aceae*, 如豆科 Leguminosae (Fabaceae), 十字花科 Cruciferae (Brassicaceae), 菊科 Compositae (Asteraceae) 等。

8. 名称的废弃 植物的命名必须以国际命名法规为据, 不能随意废弃和变更。但下列情形之一者, 则予以废弃。

(1) 同属于某一分类群而早已有正确名称, 以后所发表的其他名称是多余名 (superfluous name), 或另一学者发表的相同名称为晚出同名 (later homonym) 等, 必须予以废弃。

(2) 或将已废弃的属名, 用作种加词者, 或在同一属内的两个次级区分或在同一种内的两个种下分类群, 具有相同的名称, 即使它们基于不同模式, 又非同一等级, 也不合法, 应作为同名处理。

(3) 当种加词用简单的语言作为名称而不能表达意义的, 丝毫不差地重复属名的, 或所发表的种名不能充分显示其为双名法的, 均属无效, 必须废弃。

9. 杂种是在两个种加词之间加用×表示: 如 *Calystegia sepium* × *silvatica* 为 *C. sepium* R. Br. 和 *C. silvatica* (Kit.) Griseb. 间的杂交种; 但也可另取一名, 用“×”分开, 如 *Calystegia* × *lucana*。

栽培植物有专门的命名法规, 基本的方法是在种级以上与自然种命名法相同, 种下设品种, 并将其品种名用单引号引入。

第三节 植物分类检索表的编制和使用

植物分类检索表, 是鉴定植物种类的重要工具之一, 一般植物志、植物分类手册都有检索表, 通过检索表, 可以查找某一植物的科、属和种名。检索表有门、纲、目、科、属、种等分类单位的检索表。其中以分科、分属、分种三种检索表为主。

一、植物分类检索表的编制

检索表的编制是根据 Lamarck (法, 1744~1829) 的二歧分类原则, 把原来的一群植物相对的特征性状分成相对应的两个分支, 再把每个分支中相对的性状又分成相对应的两个分支, 依次下去, 直到编制的科、属或种检索表的终点为止。

检索表采取“由一般到特殊”和“由特殊到一般”的原则编制而成。首先必须将所采到的地区植物标本进行有关习性、形态上的记载, 将根、茎、叶、花、果和种子的各种特点进行详细的描述和绘图。在深入了解各种植物特征之后, 再按照各种特征的异同来进行汇同辨异, 找出互相矛盾和互相显著对立的主要特征, 依主、次要特征进行排列, 将全部植物分成不同的门、纲、目、科、属、种等分类单位的检索表。其中主要有分科、分属和分种三种检索表。

二、植物分类检索表的类型和使用

检索表的式样一般有三种, 现以植物界分门的分类为例说明如下:

(1) 定距检索表

将每一对互相矛盾的特征分开间隔在一定的距离处, 而注明同样号码如 1~1, 2~2, 3~3 等, 每两个相对应的分支, 都编写在距左边有同等距离的地方。每一个分支下边, 相对应的两个分支, 较先出现的又向右退一个字格, 这样继续下去, 直到要编制的终点为止。依次检索到所要鉴定的对象 (科、属、种)。

- | | |
|----------------------------------|------|
| 1 植物体无根、茎、叶的分化, 没有胚 | 低等植物 |
| 2 植物体不为藻类和菌类所组成的共生体。 | |
| 3 植物体内有叶绿素或其他光合色素, 为自养生活方式 | 藻类植物 |
| 3 植物体内无叶绿素或其他光合色素, 为异养生活方式 | 菌类植物 |

- 2 植物体为藻类和菌类所组成的共生体 地衣植物
- 1 植物体有根、茎、叶的分化、有胚、生殖器官多细胞 高等植物
- 4 植物体有茎、叶，无真根 苔藓植物
- 4 植物体有茎、叶，有真根。
- 5 不产生种子，用孢子繁殖 蕨类植物
- 5 产生种子，用种子繁殖 种子植物

(2) 平行检索表

将每一对互相矛盾的特征紧紧并列，在相邻的两行中也给予一个号码，如 1·1；2·2；3·3 等，而每一项条文之后还注明下一步依次查阅的号码或所需要查到的对象的名称。

- 1. 植物体无根、茎、叶的分化，无胚 低等植物 2
- 1. 植物体有根、茎、叶的分化，有胚，生殖器官多细胞 高等植物 4
- 2. 植物体为菌类和藻类所组成的共生体 地衣植物
- 2. 植物体不为菌类和藻类所组成的共生体 3
- 3. 植物体内含有叶绿素或其他光合色素，为自养生活方式 藻类植物
- 3. 植物体内不含有叶绿素或其他光合色素，为异养生活方式 菌类植物
- 4. 植物体有茎、叶，而无真根 苔藓植物
- 4. 植物体有茎、叶，也有真根 5
- 5. 不产生种子，用孢子繁殖 蕨类植物
- 5. 产生种子 种子植物

(3) 连续平行检索表

将相互矛盾的特征用两个号码表示，如 1 (6) 和 6 (1)，当查对时，若所要查对的植物性状符合 1 时，就向下查 2，若不符合时，就查 6，如此类推，一直向下查对到所需要的对象。

- 1. (6) 植物体无根、茎、叶的分化，无胚 低等植物
- 2. (5) 植物体不为藻类和菌类所组成的共生体。
- 3. (4) 植物体内有叶绿素或其他光合色素，为自养生活方式 藻类植物
- 4. (3) 植物体内无叶绿素或其他光合色素，为异养生活方式 菌类植物
- 5. (2) 植物体为藻类和菌类所组成的共生体 地衣植物
- 6. (1) 植物体有根、茎、叶的分化，有胚 高等植物
- 7. (8) 植物体有茎、叶，而无真根 苔藓植物
- 8. (7) 植物体有茎、叶，有真根。
- 9. (10) 不产生种子，用孢子繁殖 蕨类植物
- 10. (9) 产生种子 种子植物

在进行植物鉴定时，应根据需要选用检索表，也可以从纲开始检索直到种。要达到预期检索的目的，必须同时具备完整的检索表资料和所检索对象性状完整的标本。检索鉴定时，首先要弄清植物各部的形态特征，尤其要仔细解剖和观察花的构造，掌握所要鉴定植物花的各类特征，然后沿着纲、目、科、属、种的顺序进行检索。在初步确定了所鉴定植物所属的科、属、种的基础上，再用植物志、图鉴、分类手册等工具书，进一步核对已检索到的植物的生态习性、形态特征描述，以确保检索鉴定的准确性。

使用检索表检索时应注意以下几点：①一定要熟悉每组对立特征的表述。②理解表述的特征的含义，不能猜测。③有关大小的特征，用数字定量化，不能揣测。④细微特

征用足够放大倍数的放大镜进行观察，不能马虎。⑤新鲜的植物标本，常有颜色等的变化，不能仅通过对一个材料的观察就下结论，一定要对材料各部分以及很多标本进行观察研究，选取要点进行检索。

在查检索表时，若发现特征不够，应从不同方向继续推敲两个可能的答案，再核对植物体的全部特征，并与学名进行核对。在检索过程中，要求耐心细致，讲究科学性、准确性和唯一性。对一个初学者或分类学爱好者说来，要经常反复地练习使用检索工具，检索鉴定的过程也是学习和掌握分类学知识的过程。

总结与复习

生物的分界、植物的分类，有着很重要的理论和实践意义。

植物分类的方法有人为分类法、自然分类法和系统发育分类法三种。人为分类法是人们依自己的方便或按用途进行分类的方法。自然分类是以依据植物间性状的相似程度所进行的植物分类方法。系统发育分类法是以植物性状的相似性程度和演化趋势进行分类，建立能反映植物类群之间亲缘关系和植物界客观演化规律的方法。不同分类方法的建立对人类认识、利用植物和促进植物科学的发展都起到了重要作用。依据系统发育分类法所建立的植物分类系统受到学者们的高度重视和广泛支持。

随着植物学分支学科的发展，建立了细胞分类学、化学分类学、数量分类学、超微结构分类学等。

植物分类的各级单位，以亲缘关系远近为根据，分为界、门、纲、目、科、属、种。种是植物分类的基本单位，种以下还有亚种、变种和变型。而科是植物分类的重要单位。

对于每种植物各国都有各自的名称，一个国家各地的名称也有差异。而世界各国都采用林奈创立的双名法作为一种植物的学名。双名法是用两个拉丁单词作为一种植物的名称，第一个单词是属名，第二个单词是种加词，最后加上命名人的姓名。通过植物命名国际法规对植物的命名进行严格的规定。

植物检索表是根据拉马克二歧分类原则，将不同特征的植物，用对比方法，汇同辨异，逐一排列编制而成，用它可迅速鉴定不知学名的植物。使用检索表鉴定检索植物必须做到科学、准确和客观，不可有丝毫的马虎。

练习与思考

1. 植物分类学的任务是什么？
2. 植物各级分类单位有哪些？什么是分类的基本单位？
3. 当代植物研究对植物分类学有哪些贡献？
4. 简述物种的概念及其意义。
5. 简述国际植物命名法规的主要内容。
6. 何谓双名法？举例说明。
7. 什么是检索表？如何使用检索表？

8. 名词解释：人为分类法，人为分类系统，自然分类法，自然分类系统，系统发育分类法，现代植物分类系统，物种，双名法，检索表。

第十一章 植物界的基本类群与进化

地球上现有植物种类近 50 万种，它们是在长期演化过程中形成的。据考证，地球上最原始的植物是原核的藻类植物，诞生于 38 亿年前的海洋，陆地植物的出现至少有 26 亿年的历史。陆地上出现真核植物至少有 20 亿年。植物经过长期的进化发展，出现了形态结构、生活习性等方面的差别。有些类群繁盛起来，有些类群衰退下去。老的物种不断消亡（来自植物化石的证据），新的物种不断产生。植物从无到有、从少到多、从简单到复杂、从水生到陆生、从低级到高级，进化着并繁荣着（表 11-1）。

表 11-1 不同地质年代和时期占优势的各类植物

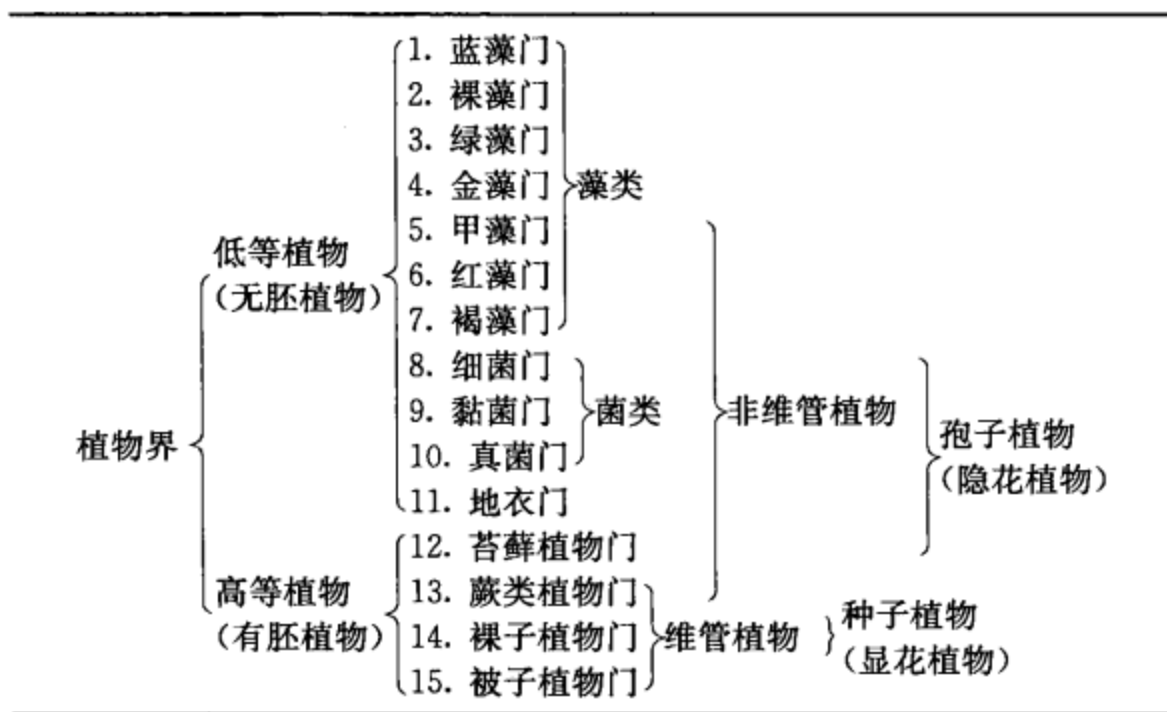
代(P. ra)	纪(Period)	世(期)(距今百万年前) (Epoch)	植物进化与发展	优势植物	
新生代 (Cenozoic)	第四纪 (Quaternary)	近代(Recent) 1. 2	被子植物占优势, 草本植物大发展	被子植物	
		更新世(Pleistocene) 2. 5			
	第三纪 (Tertiary)	上新世(Pliocene) 7	森林衰落, 草本植物发生		
		中新世(Miocene) 26			
		渐新世(Oligocene) 38	被子植物进一步发展, 森林出现		
		始新世(Eocene) 54			
		古新世(Faleocene) 65	被子植物发展		
中生代 (Mesozoic)	白垩纪 (Cretaceous)	后期 90	裸子植物衰退	裸子植物	
		早期 136	松柏类裸子植物占优势,		
	侏罗纪 (Jurassic)	后期 166	被子植物出现		
		早期 190	真蕨繁茂, 裸子植物大发展		
	三叠纪 (Triassic)	后期 200			
		早期 225	苏铁、银杏类植物繁茂		
	二叠纪 (Permian)	后期 260			
古生代 (Paleozoic)	石炭泥 (Carboniferous)	早期 280	木本蕨类衰退	蕨类植物	
		后期 325			
	泥盆纪 (Devonian)	早期 345	蕨类森林形成, 真蕨出现, 种子蕨发展		
		后期 360			裸蕨类由繁茂至衰退种子蕨、苔藓植物出现
		中期 370			
	早期 395	裸蕨植物出现, 藻类植物繁茂			
	志留纪(Silurian)		430		
	奥陶纪(Ordovician)		500		
	寒武纪(Cambrian)	570	海洋藻类植物繁茂	藻类植物	
元古代 (Proterozoic)		570~1500	真核藻类植物形成和发展		
太古代 (Archaean)		1500~5000	原核植物形成和发展	生命起源	

在形形色色、多种多样的植物中，有的结构简单、低等而古老，常生活于水中或阴湿地方。植物体没有根、茎、叶的分化，其生殖器官常为单个细胞。受精卵不发育成胚，故称为无胚植物（nonembryophyta）或低等植物（lower plant）。低等植物包括藻

类 (Algae)、菌类 (Fungi)、地衣 (Lichenes) 等植物类群, 约有 10 多万种。有些植物, 形态构造和生理上都比较复杂, 绝大多数营陆生生活, 常有根、茎、叶的分化 (苔藓植物可例外), 生活周期有明显的世代交替, 生殖器官由多个细胞构成; 受精卵首先发育成胚, 继而形成植物体, 因此又称有胚植物 (embryophyta) 或高等植物 (higher plant)。高等植物包括苔藓植物 (bryophyta)、蕨类植物 (pteridophyta) 和种子植物 (seed plant) 等植物类群, 约有 20 万种以上。在形形色色的植物中, 通过单细胞的繁殖孢子传播扩散的植物称为孢子植物 (spore plant) 或隐花植物 (cryptogamae), 通过产生种子来繁衍生息的植物称为种子植物或显花植物 (phanerogamae)。蕨类植物、种子植物因其植物体有维管组织的分化, 而被称为维管植物 (vascular plant)。苔藓植物、蕨类植物的雌性生殖器官为颈卵器 (archegonium), 而裸子植物也有退化的颈卵器, 因此将三者合称为颈卵器植物 (archegoniatae)。

植物界的分门并不统一。根据多数学者的观点, 植物界可分为 15 门 (表 11-2)。低等植物包括 11 门, 高等植物为 4 门。本书在介绍有关“门”的基础上, 同时按藻类、菌类、地衣、苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物七大类群加以介绍。

表 11-2 植物界基本类群



植物界各门及其主要特征检索表:

1. 植物体无根、茎、叶的分化, 生殖器官为单细胞 (极少数为多细胞) 结构, 合子直接发育成植物体而不形成胚..... 低等植物
2. 植物体不为菌、藻共生体
3. 细胞内含有叶绿素或其他光合色素, 为自养植物..... 藻类植物 (Algae)
4. 原核生物..... 蓝藻门 (Cyanophyta)
4. 真核生物
5. 植物体为单细胞, 无细胞壁, 具鞭毛、能游动..... 眼虫藻门 (裸藻门) (Euglenophyta)
5. 植物体为单细胞、群体或多细胞个体, 绝大多数有细胞壁
6. 细胞内色素与高等植物相同, 细胞壁由纤维素构成, 贮藏物质为淀粉..... 绿藻门 (Chlorophyta)

- 6. 细胞内色素与高等植物不同, 大多数种类的细胞壁为纤维素或硅质, 贮藏物质不是真正的淀粉
- 7. 细胞内含有叶绿素 a、d、黄色素和藻红素, 贮藏物质为红藻淀粉 红藻门 (Rhodophyta)
- 7. 细胞内含有叶绿素 a、c
- 8. 植物体无单细胞和群体类型, 通常为大型海藻, 细胞内除含叶绿素 a、c 外还有褐藻黄素, 呈褐色, 贮藏物质为海带多糖和甘露醇 褐藻门 (Phaeophyta)
- 8. 多为单细胞个体, 细胞内含有较多的叶黄素
- 9. 细胞壁常呈套合的两半, 有些种类为无隔多核的分枝丝状体或球状体, 贮藏物质为金藻淀粉和油 金藻门 (Chrysophyta)
- 9. 植物体常为花纹的甲片相连而成, 贮藏物质为淀粉和脂肪 甲藻门 (Pyrrophyta)
- 3. 细胞内不含叶绿素, 异养植物 (除少数细菌外) 菌类植物 (Fungi)
- 10. 原核生物 细菌门 (Schizomycophyta)
- 10. 真核生物
- 11. 植物体在营养阶段为裸露的原生质体 (无壁), 能运动, 吞食固体食物 黏菌门 (Myxomycophyta)
- 11. 植物体在营养阶段有细胞壁, 常呈丝状体 真菌门 (Eumycophyta)
- 2. 植物体为菌、藻共生体 地衣门 (Lichenes)
- 1. 植物体有根、茎、叶分化, 生殖器官为多细胞结构, 合子在母体内发育成胚 高等植物
- 12. 植物体内无维管束, 配子体占优势, 孢子体寄生在配子体上 苔藓植物门 (Bryophyta)
- 12. 植物体有维管束
- 13. 孢子繁殖。孢子体发达, 配子体退化, 各自独立生活 蕨类植物门 (Pteridophyta)
- 13. 种子繁殖。孢子体发达, 配子体寄生在孢子体上 种子植物门 (Spermatophyta)
- 14. 无子房构造, 胚珠裸露 裸子植物门 (Gymnospermae)
- 14. 有真正的花, 胚珠包被在子房内, 不裸露 被子植物门 (Angiospermae)

第一节 藻类植物

一、藻类植物的一般特征

藻类植物 (Algae) 是一群具有光合色素、能独立生活自养原植体 (没有根、茎、叶分化) 植物 (thallophyte)。现存的藻类植物约 2 万种左右, 多生于海水或淡水, 或潮湿的土壤、树皮和石头上。

藻类植物植物体为单细胞个体或多细胞的丝状体、球状体、片状体或枝状体等。

藻类植物的繁殖有营养繁殖、无性生殖和有性生殖等方式。生活史过程具有核相交替 (如衣藻、水绵等) 和世代交替 (如海带、紫菜等) 两种。世代交替是在植物的生活史过程中, 二倍体的孢子体世代 (或称孢子体阶段、无性世代) 和单倍体的配子体世代 (或称配子体阶段、有性世代) 有规律交替出现的现象。

二、藻类植物的分类与代表植物

在植物分类系统中, 藻类植物不是一个自然类群, 如此称谓只是方便使然。一般根据植物体细胞结构特征、鞭毛的有无和着生的位置与类型、光合色素种类、贮藏物质、

生殖方式等的不同,将藻类植物分为蓝藻门 (Cyanophyta)、绿藻门 (Chlorophyta)、裸藻门 (Euglenophyta)、金藻门 (Chrysophyta)、甲藻门 (Pyrrophyta)、褐藻门 (Phaeophyta)、红藻门 (Rhodophyta) 七门,现选其主要者分述如下 (表 11-3)。

目前,对于藻类植物分门存在较大分歧,我国藻类学家多主张将藻类分为 12 个门。也有的依据生物分界的五界系统,将蓝藻门列入原核生物界,而将其他藻类归为 9 个门。

表 11-3 藻类植物各门的主要特征比较

门	藻体形态结构	色素成分	贮藏物质	细胞壁的主要成分	繁殖方法	鞭毛	生境	种数
蓝藻门	原核生物,单细胞、丝状体、叶状体	叶绿素 a、藻蓝素、藻红素、胡萝卜素、叶黄素	蓝藻淀粉	果胶、黏多糖、肽聚糖	营养繁殖,无性生殖	无	多生于海洋、污水,少陆生	2000
绿藻门	单细胞、群体、叶状体、丝状体	叶绿素 a、b、胡萝卜素、叶黄素	淀粉	纤维素	营养繁殖,无性生殖、有性生殖 (同配、异配、卵式)	2~8 根等长鞭毛,顶生	分布广泛	8600
裸藻门	绝大多数为单细胞	叶绿素 a、b、胡萝卜素、叶黄素	裸藻淀粉和脂肪	无细胞壁	细胞纵裂,营养繁殖	顶生 1~3 根等长鞭毛	主要分布于污水中	1000
金藻门	单细胞、群体或丝状体	叶绿素 a、c、胡萝卜素、叶黄素	脂肪、昆布多糖	果胶、或有纤维素	细胞繁殖,少数为有性生殖	1~2 根鞭毛等长,顶生,或无	主要在淡水中,海水也有	6000
甲藻门	多为单细胞	叶绿素 a、c 胡萝卜素、叶黄素	淀粉,有时为脂肪	纤维素	细胞分裂营养繁殖,少数为有性生殖	2 根不等鞭毛,侧生	多生于海水中,少生于淡水中	1000
褐藻门	多细胞丝状体、或有组织分化的组织体	叶绿素 a、c、胡萝卜素、墨角藻黄素	褐藻淀粉、甘露醇	纤维素加褐藻胶	营养繁殖、有性生殖 (同配、异配、卵式)	2 根不等鞭毛,侧生	绝大多数生于浅海中	1500
红藻门	绝大多数为叶状体、丝状体、枝状体、极少为单细胞	叶绿素 a、藻蓝素、藻红素、胡萝卜素、叶黄素	红藻淀粉	纤维素或琼脂、鹿角菜胶	无性生殖、有性生殖 (卵式)	无	绝大多数生于寒冷浅海中	4410

(一) 蓝藻门

1. 主要特征

蓝藻门 (Cyanophyta) 是最简单、也是最原始的自养植物类群。植物体或单细胞或多细胞丝状群体。蓝藻门植物细胞的原生质体分化为周质 (periplasm) 和中央质

(centroplasm)。只有原始的核，而没有真正的核，是原核生物 (procaryote)。周质中没有载色体 (chromatophore)，但有光合片层 (photosynthetic lamella)，含有叶绿素 a、藻蓝素 (phycocyanobilin)，故植物体常呈蓝绿色，有的还含有藻红素 (phycoerythrin)，因而呈其他色泽。贮藏物质为蓝藻淀粉 (cyanophycean starch)。中央质位于细胞中央，主要由染色质组成 (图 11-1)。

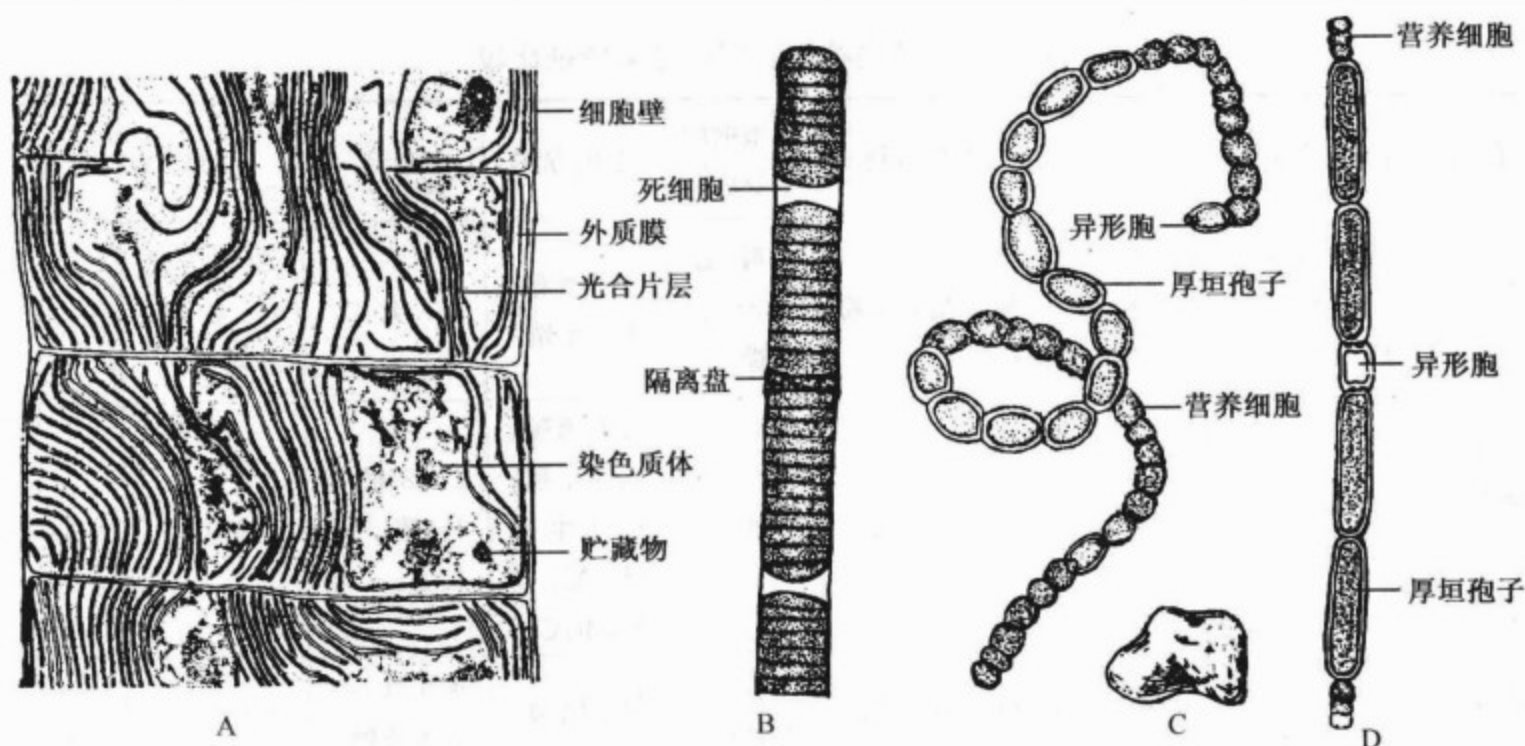


图 11-1 蓝藻

A. 颤藻属电子显微镜下结构 B. 颤藻属 C. 念珠藻属去掉胶质包被 D. 鱼腥藻属

蓝藻门植物的繁殖方式主要为营养繁殖和无性繁殖，无有性生殖。营养繁殖通过细胞的直接分裂，故蓝藻又称裂殖藻 (schizophyceae)。分裂时细胞中部向内生出新横壁，初生如环，逐渐向心扩展，直至将原生质体分为两半，中央质亦同时分为两半。

单细胞类型是细胞分裂后，子细胞分离形成新的单细胞个体；群体类型是细胞反复分裂后，形成更多细胞的大群体，群体破裂后形成小群体；如果为丝状体，其丝状体可作断离繁殖。断离的丝状体段，称为藻殖段 (hormogonium)。藻殖段由异形胞 (heterocyst) 或厚垣孢子 (akinetes) 分隔形成。与厚垣孢子相比，异形胞较小、壁厚，所含物质均匀透明，与营养细胞连接的两端鼓胀，呈乳头状突起 (papillae)。厚垣孢子是无性繁殖的结构，类似内生孢子 (endospore)，萌发之前，原生质体分裂发育形成新的植物。

蓝藻门植物约有 150 属，2000 种，多数种类植物生于淡水中，海水中亦有，甚至在 85℃ 温度的热水泉中亦有蓝藻的分布。还有的则附生于别的植物体上、光石上，或树干上等的阴湿之处，或与真菌共生形成地衣。

2. 代表属种

1) 色球藻属 (*Chroococcus*)

植物体为单细胞或群体型。单细胞时，细胞为球形，外被固体的胶质鞘。群体型由两代或多代的多细胞聚集而成，单个细胞和群体外围都有胶质鞘分布。

2) 颤藻属 (*Oscillatoria*)

植物体为丝状群体，无或近无胶质鞘，细胞圆筒形，可前后伸缩或左右摆动。丝状体中常间隔分布着中空且呈双凹形的死细胞，或具有胶化膨大的隔离盘 (separation disc)，两个死细胞或隔离盘之间的藻丝体段，称为藻殖段。颤藻属多生于有机质丰富的水湿环境中 (图 11-1)。

3) 念珠藻属 (*Nostoc*)

念珠藻生于水中、湿地或草地上，植物体为念珠状丝状群体，或外有公共的胶质鞘所包被的片状体。细胞为圆球形，丝状体上有异形胞和厚垣孢子。念珠藻一般生长在潮湿的地区或水流缓慢、有机质较丰富的浅水水底，或生长于地面和岩石上 (图 11-1)。常见种如可食用的葛仙米 (*N. commune* Vauch.) 和发菜 (*N. flagelliforme* Born. et Flah.) 等。

4) 鱼腥藻属 (*Anabaena*)

鱼腥藻属与念珠藻属相近，念珠状的丝状体无胶质鞘包被，营养细胞为球形或圆筒形，厚垣孢子较长或较大。有的鱼腥藻属植物能固定游离的氮，有的能生长在蕨类植物满江红属 (*Azolla*) 植物的体内，固定游离态氮 (图 11-1)。

蓝藻分子生物学已成为生物学的前沿之一。在完成集胞藻 (*Synechocystis* sp.) 的 DNA 全序列分析的同时，已成功地将金属硫蛋白基因、蚊幼毒蛋白基因、解氮基因、超氧歧化酶基因、肿瘤坏死基因等转入到集胞藻等蓝藻中，其应用前景广阔。

(二) 裸藻门 (Euglenophyta)

1. 主要特征

裸藻门又称眼虫藻门。绝大多数为无细胞壁，能自由游动的单细胞植物，具有 1~3 条鞭毛。本门植物有自养和异养两类。自养者细胞内有载色体，含有叶绿素 a、叶绿素 b、 β -胡萝卜素和叶黄素；贮藏物为副淀粉 (paramylum) (或裸藻淀粉) 及少量脂肪。裸藻淀粉可聚集成形状各异的裸藻淀粉体 (paramylum body)。在载色体中有 1 个蛋白核 (pyrenoid)。异养者腐生、动物式营养，能吞食固体食物。繁殖方式为细胞纵裂的营养繁殖，无有性生殖。

此门有 1 纲 2 目 25 属 450 种。

2. 代表属种

常见植物有裸藻属 (眼虫藻属) (*Euglena*)，多生于池塘及水沟中，细胞为梭形，前端有胞口 (cytostome)，有一条鞭毛 (flagellum) 从胞口伸出。胞口下有沟，沟下端有胞咽 (cytopharynx)，胞咽以下有一个袋状的储蓄泡 (reservoir)。附近有一到几个伸缩泡 (contractile vacuole)。体中的废物可经胞咽及胞口排出体外。储蓄泡旁有趋光性的眼点 (eyespot, stigma)，植物体仅有一层富于弹性的表膜 (pellicle)，没有纤维素的壁，因而个体可以伸缩变形。细胞内含多个载色体 (图 11-2)。

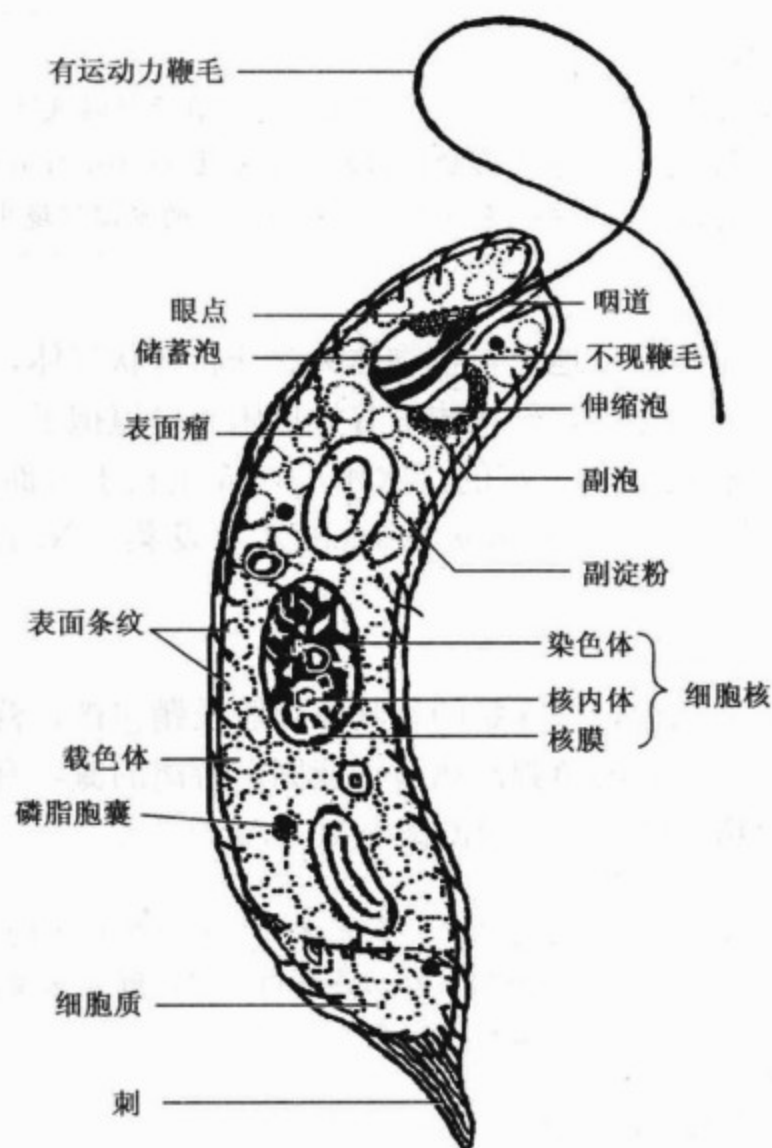


图 11-2 裸藻属细胞结构

(三) 绿藻门 (Chlorophyta)

1. 主要特征

绿藻是最常见的藻类植物，90%的淡水藻类是绿藻，陆地上阴湿处或海水中也有少量分布。绿藻或附着生长，或浮游生活。有些种类与真菌共生成为地衣，有的则生活于绿水螅 (*Hydra viridis*) 体内。

绿藻的形态结构多样，有单细胞、群体、丝状体、片状体和“茎叶体”。多数种类的游动细胞有 2 或 4 根等长的顶生鞭毛。

绿藻植物细胞结构、细胞壁成分、胞内色素及其所贮藏的养分与高等植物相似。细胞壁外层为果胶质、内层为纤维素。绿藻色素存在于载色体（含 1 至几个蛋白核）中，有叶绿素 a、叶绿素 b、叶黄素和胡萝卜素。贮藏的养料有淀粉和油类。

绿藻有营养繁殖、无性生殖和有性生殖（同配、异配和卵式生殖）三种繁殖方式。

绿藻门是藻类植物中最大的一个门，约 430 属，8600 种。一般将绿藻门分为绿藻纲 (Chlorophyceae) 和轮藻纲 (Charophyceae) 两个纲。

2. 代表属种

1) 衣藻属 (*Chlamydomonas*)

衣藻属有 100 种以上，多生于有机质丰富的淡水中。植物体为单细胞，卵形，细胞

内有1个核，一个杯状载色体，载色体中常有蛋白核，细胞前端有2条等长的鞭毛，其基部有2个伸缩泡，旁边有1个红色眼点。衣藻进行无性繁殖时，其营养细胞失去鞭毛，原生质体分为2、4、8、16团，各形成具有两根鞭毛的游动孢子（zoospore）。游动孢子形成后，母细胞成为游动孢子囊，囊破裂后放出新个体。

衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii* Dang.) 有性繁殖为同配 (isogamy) 或异配 (gamete)、少为卵式生殖 (oogamy)。同配生殖，即结合的两个配子形状相似，大小相同。异配生殖，即结合的两个配子形状相似，大小不同，与游动孢子相似，体形较小，有2条鞭毛。配子结合初，形成具有4条鞭毛的合子，以后再形成厚壁的合子 (zygote)。休眠后，经过减数分裂，产生4个游动孢子。当合子壁破裂后，游动孢子散出新的衣藻个体 (图 11-3)。

本属的莱茵衣藻 (*Chlamydomonas reinhardtii* Author) 是植物分子生物学和基因组学研究和叶绿体基因工程中最重要模式绿藻，其核基因组和叶绿体基因组的全核苷酸序列均已测定完成，这为进一步开展绿藻功能基因组学研究奠定了基础。例如，有人将细菌编码的抗链霉素基因 *aadA* 转化到衣藻载色体中，使其能抗链霉素和壮观霉素。

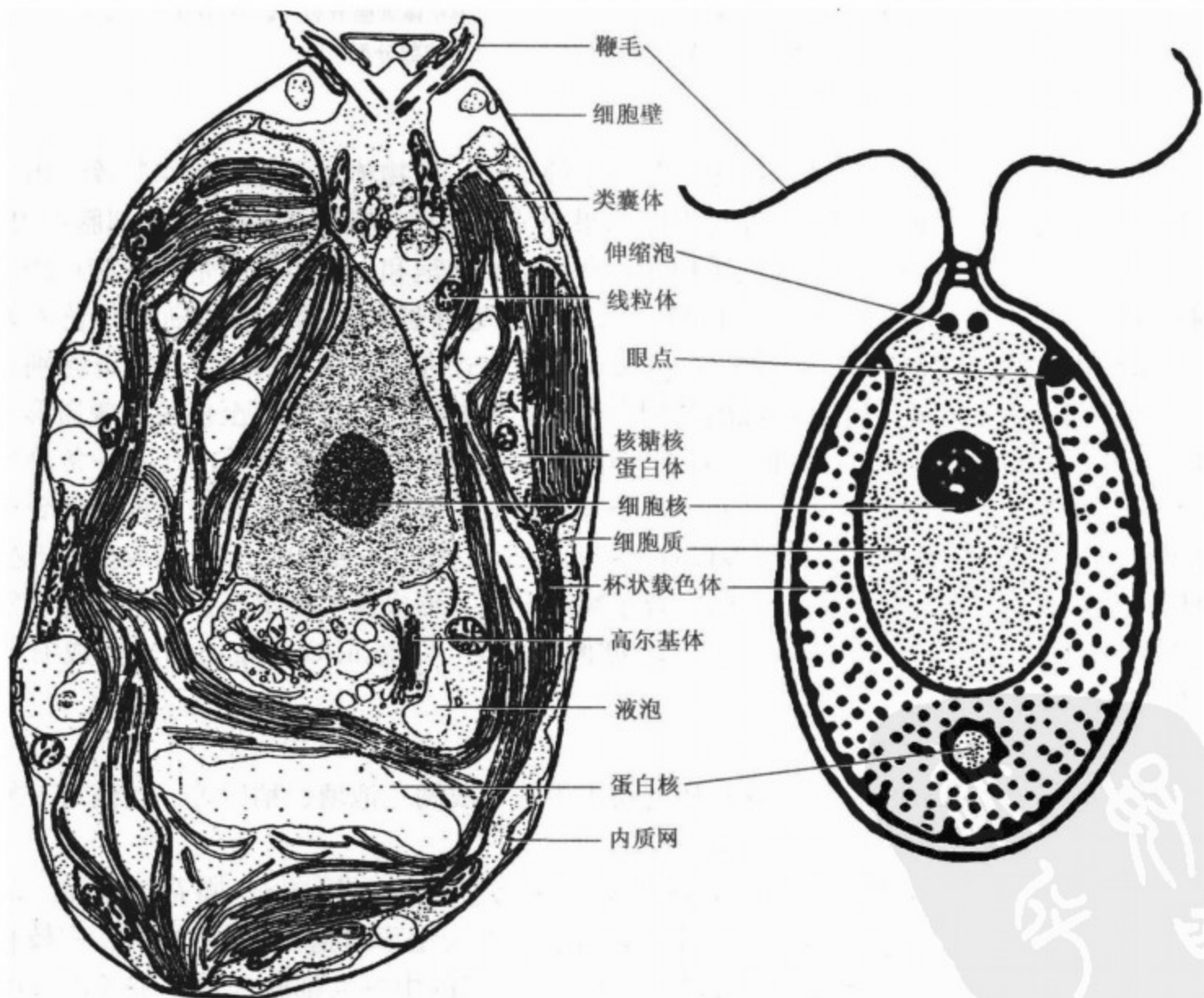


图 11-3 衣藻细胞结构

2) 团藻属 (*Volvox*)

团藻属植物生长在淡水池、沼泽和淤泥的河流中。植物体是由数百至数十万个衣藻型的细胞 (大多数为营养细胞，少数为大型、具有繁殖能力的生殖细胞) 构成球形群体。

藻体沿着球体表面排列为一层，中央为充满黏液的空腔。无性繁殖时，少数大型繁殖胞 (gonidium) 可发育成子群体，落入母群体腔内，母体破裂时，放出子群体。有性生殖为卵式生殖 (图 11-4)。

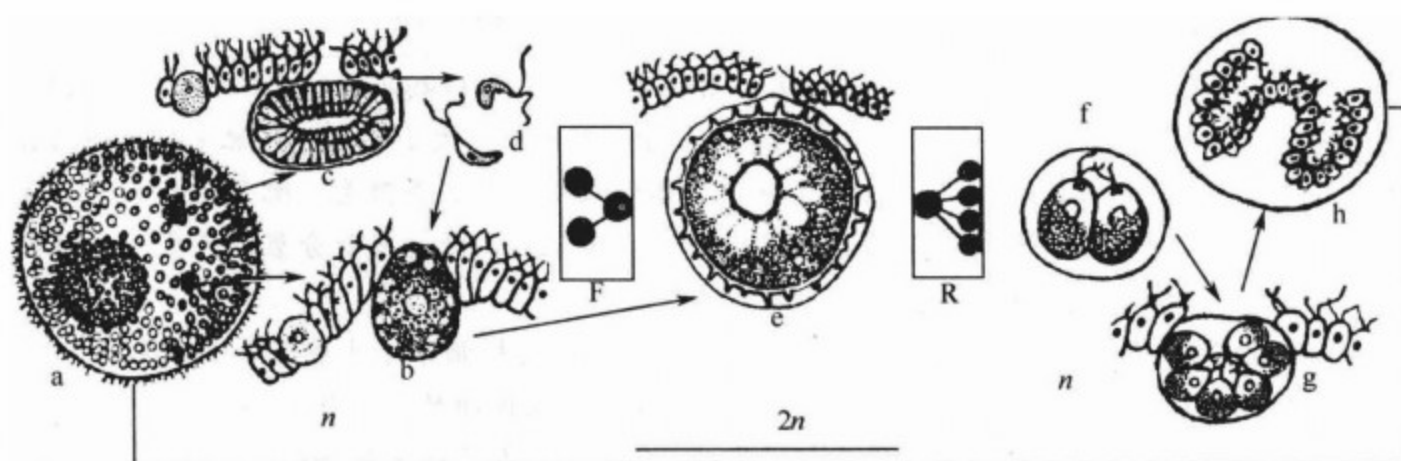


图 11-4 团藻生活史

a. 植物体 b. 卵囊及卵 c. 精子囊 d. 精子 e. 合子 f. 一个单倍体细胞分裂 g. 定型群体 h. 翻转
F. 受精 (二个单倍体细胞结合) R. 减数分裂

3) 水绵属 (*Spirogyra*)

水绵属植物是最普通的淡水绿藻，分布于静水中。植物体为不分枝的丝状体，由许多圆筒状细胞连接而成。细胞壁外有很厚的果胶质，手感滑腻。细胞核位于细胞中央，通过原生质丝与贴近细胞壁的细胞质相连，有一个大液泡和一至多条呈带状螺旋环绕于细胞质的载色体，载色体有多个蛋白核。水绵以细胞分裂和丝状体的折断进行营养繁殖。水绵的有性生殖通过接合生殖 (conjugation) 方式进行。在春秋季节，具有性别差异的两条藻丝并列靠近，相对的细胞分别产生突起，并生长、接触直至接触点融通形成接合管 (conjugation tube)。同时，各细胞中的原生质体收缩成为配子，其中一条藻丝中的全部配子分别以变形虫式运动到另一条藻丝的对应细胞中，并与其内的配子融合成合子 ($2n$)，这样的生殖方式叫梯形接合 (scalariform conjugation)。合子形成后，产生厚壁，休眠，藻体腐解。环境适宜时，合子减数分裂，形成新的单倍体孢子，由此萌发形成新的个体 (图 11-5)。此外，水绵还可侧面结合 (lateral conjugation) 完成有性生殖。

4) 轮藻属 (*Chara*)

轮藻属分布于流动缓慢、富含钙质的淡水中，如浅湖、池塘、稻田等。轮藻有灭蚊作用，凡轮藻多的地方，往往孑孓很少。

轮藻属植物体直立多分枝，以单列多细胞的无色假根 (rhizoid) 固着于底泥。高 10~60cm。体外被有钙质。枝顶有一个可持续生长的大型顶细胞 (apical cell)。主枝和侧枝有“节”与“节间”之分，“节间”由有一个多核的中央大细胞和数个细长的外围细胞组成。“节”部生“侧枝”，“侧枝”的“节”上有轮生的“叶” (图 11-6)。

在生殖上，轮藻与蓝藻截然不同，没有无性生殖，只有卵式的有性生殖。生殖器官的结构较其他藻类复杂、高级。雌性生殖结构叫卵囊球 (oogonium)，雄性生殖结构叫精子囊 (spermatangium)；前者位于节之上侧，后者位于节之下侧。卵囊球卵形，由 5 个螺旋形管细胞 (tube cell) 和 1 个位于中央的卵细胞所组成。精子囊呈球

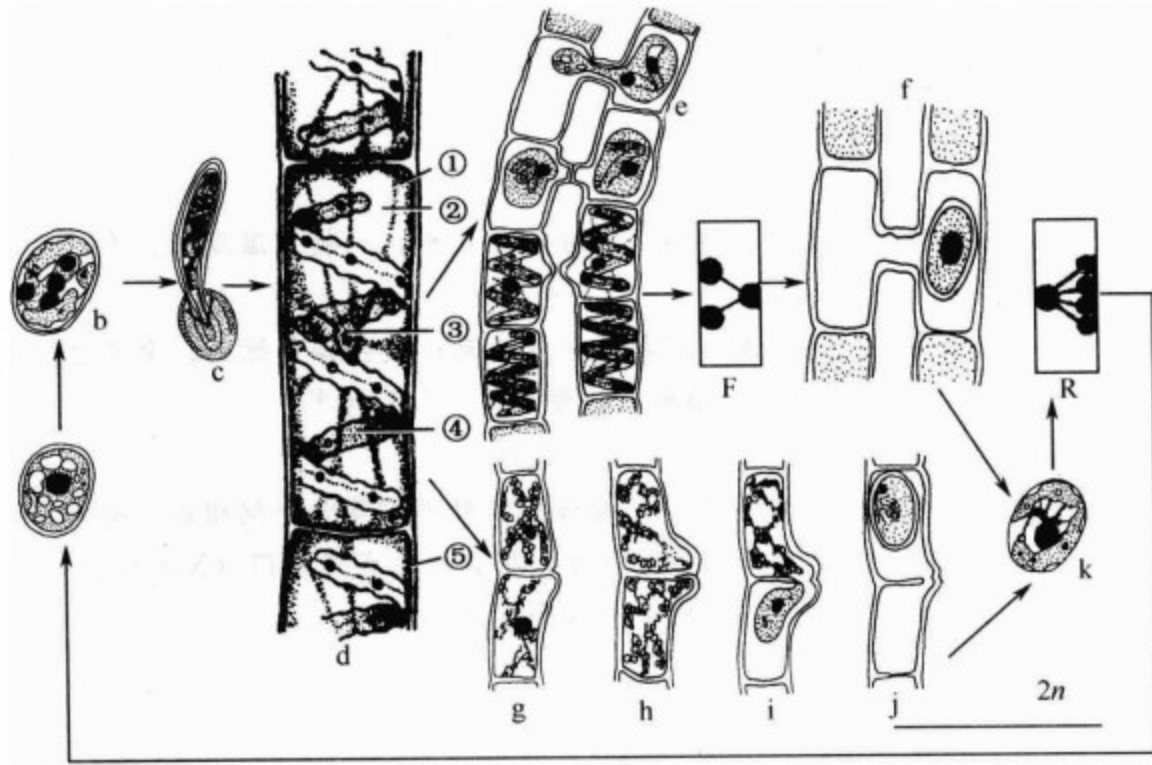


图 11-5 水绵属生活史

a. 经减数分裂后的合子 b. 萌发的合子 c. 幼植体 d. 营养体 (①细胞质, ②液泡, ③细胞核, ④载色体, ⑤细胞壁) e, f. 梯形接合 g~i. 侧面接合 j, k. 合子 F. 受精 R. 减数分裂

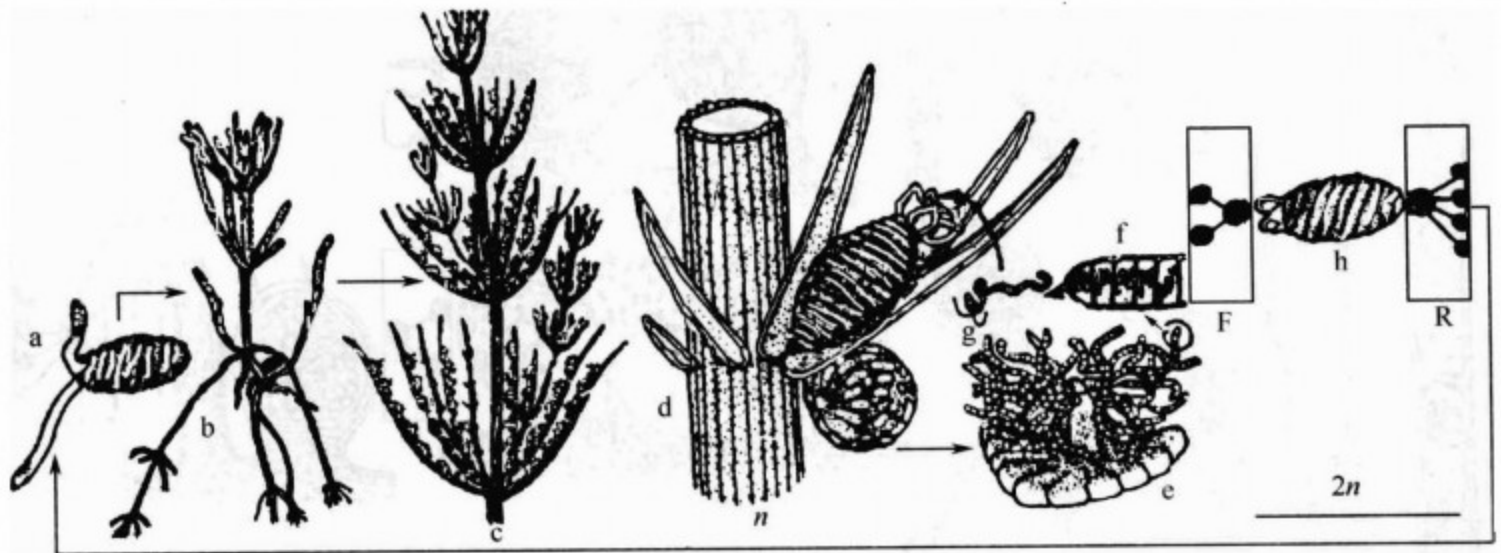


图 11-6 轮藻属生活史

a. 合子萌发 b. 幼植物体 c. 植物体的一部分 d. 一短枝的一部分示卵囊和精子囊 e. 盾形细胞及精子囊丝 f. 精子囊丝 g. 精子 h. 合子 F. 受精 R. 减数分裂

形, 由 8 个三角状的盾细胞 (shield cell) 组成, 其细胞内的载色体呈橘红色。盾细胞内侧生有数个盾柄细胞 (manubrium), 盾柄细胞上生出 1~2 个头细胞和次生头细胞。次生头细胞上生出几条精囊丝 (antheridia filament), 其上每一个细胞中各有一个精子。精子放出后, 进入卵囊球与卵结合形成受精卵。受精卵经休眠以后, 减数分裂形成新的个体。轮藻的营养繁殖以藻体断裂为主。轮藻的枝状体基部也可长出珠芽, 由珠芽长成植物体。

(四) 金藻门 (Chrysophyta)

1. 主要特征

植物体有单细胞、群体和分枝丝状体等。多分布于淡水，一般在温度低、有机质含量少、微酸性水体中生长较多。

多数植物的藻体无细胞壁，具眼点、有鞭毛、能运动；载色体黄绿色、金黄色或褐色；贮藏物质为金藻糖 (chrysose) 或脂滴。细胞有壁时，壁常为套合的两半。

金藻门植物的繁殖主要有细胞分裂、群体断裂成片等方式。

金藻门约有 300 属 6000 余种。由黄藻纲、金藻纲、硅藻纲等 3 个纲组成。有的学者根据黄藻所含的硅甲黄素色素和硅藻营养体为二倍体等特征，将其独立成黄藻门 (Xanthophyta) 和硅藻门 (Bacillariophyta)，为了初学方便，本书仍将其列入金藻门。

2. 代表属种

1) 无隔藻属 (*Vaucheria*)

无隔藻属约 50 种，主要生于淡水或湿地上。藻体为管状分枝的多核体，以假根固着在基质上生长，中央是一个中央大液泡，原生质中有很多微小的核和载色体，以及许多微小的油点。无性繁殖的游动孢子大得多核，卵式生殖 (图 11-7)。

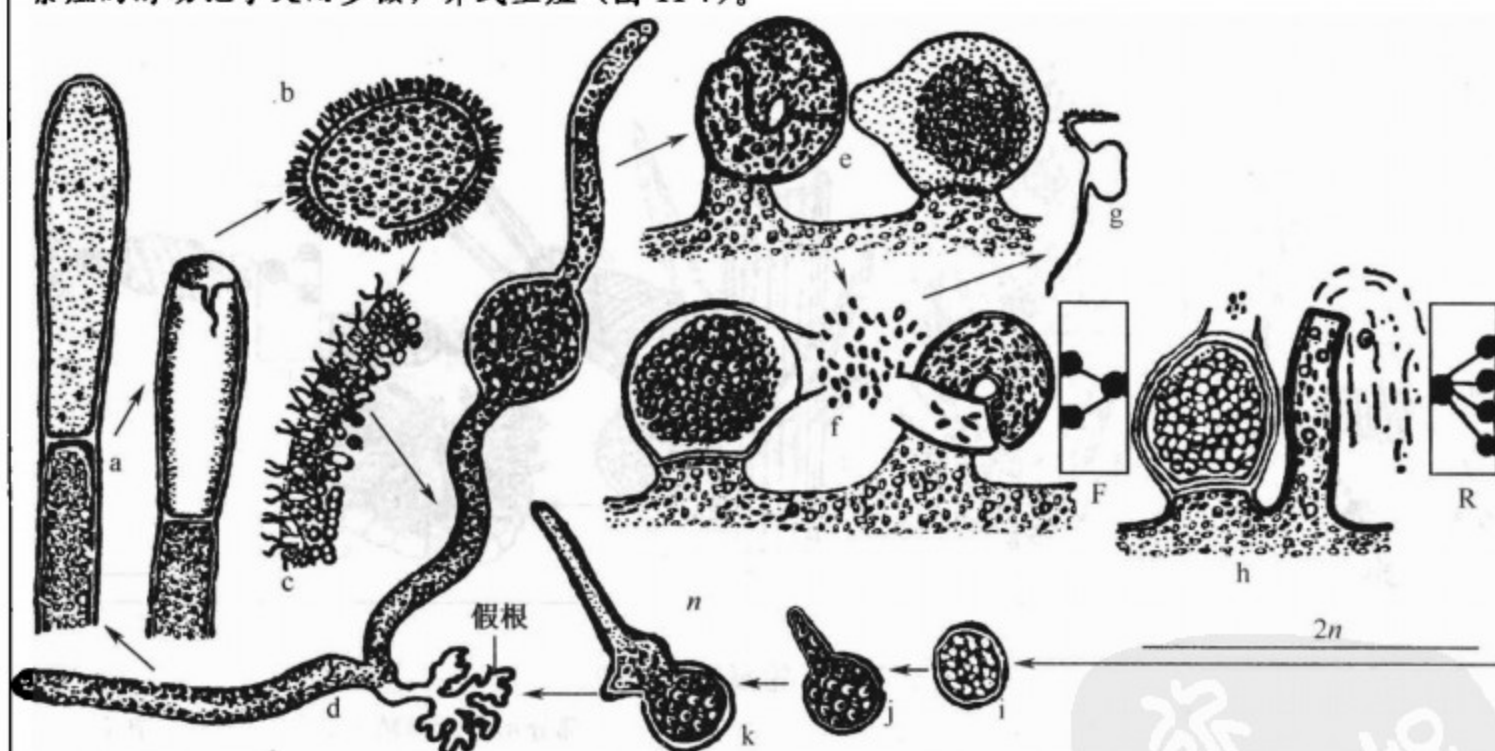


图 11-7 无隔藻属的生活史

a, b. 游动孢子的形成和释放 c. 游动孢子切面放大 d. 由游动孢子萌发而成的幼植物体 e, f. 早期和受精时期的精子囊和卵囊 g. 厚壁无隔藻 (*V. pachyderma*) 的游动精子 h. 合子 (左) 和精子囊的残余 i. 孢子 j~k. 孢子萌发 F. 受精 R. 减数分裂

2) 圆筛藻属 (*Coscinodiscus*) 和羽纹藻属 (*Pinnuloria*)

两属植物可分布于淡水、海水中。植物体为单细胞，有时贴合成丝状或其他形状的群体；细胞由套合的两瓣构成，其壁只含果胶质和硅质而不含纤维素；藻体正面为瓣面 (valve view)，其上多孔并组成各式花纹，侧面称为环面 (girdle view)，瓣的套合处称为环 (girdle)；细胞有一核，一个至几

个金褐色的载色体，主要含叶黄素、叶绿素 a、叶绿素 c 等色素；贮藏物质脂滴散布于细胞中。圆筛藻属细胞的瓣面辐射对称，多数呈圆形，有多数载色体。羽纹藻属细胞的瓣面左右对称，瓣面为舟形或其他形状，有 1~2 个载色体。主要以细胞有丝分裂和复大孢子 (auxospore) 的方式繁殖 (图 11-8)。

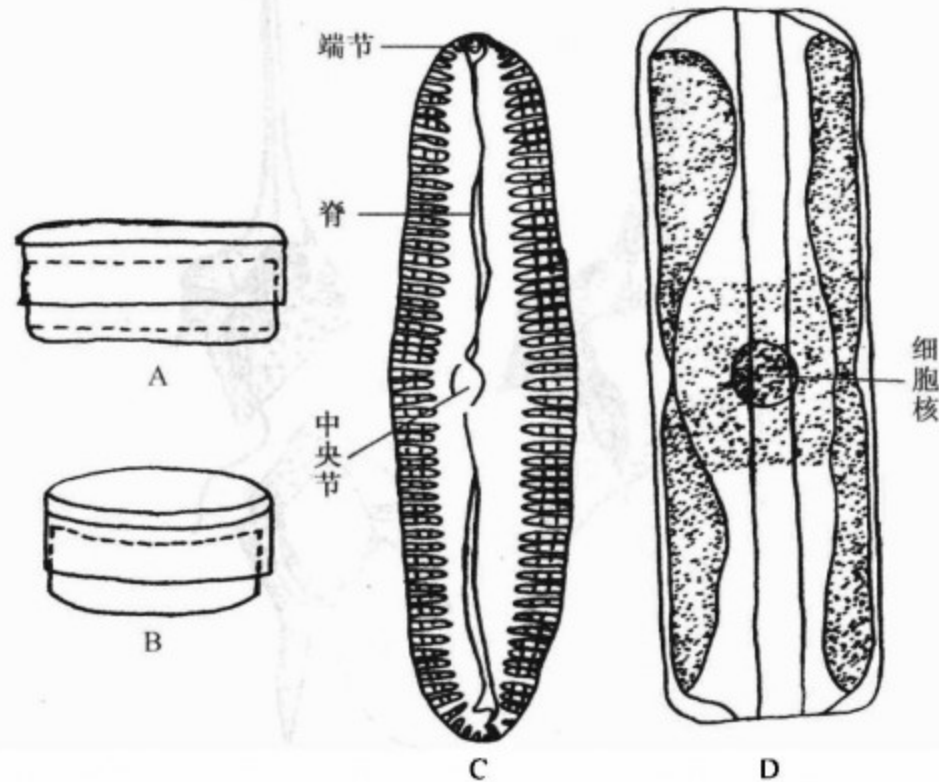


图 11-8 硅藻细胞结构示意图

A、B. 硅藻细胞上、下壳示意图 C. 羽纹硅藻属细胞壳面观 D. 羽纹硅藻属细胞带面观

两属藻体细胞壁极其坚固，易成为化石。硅藻土就是古代硅藻大量沉积而成的，其经济价值大，如混入爆炸性的火药中以防爆炸，炼糖时用以过滤糖汁，以及用来擦亮银器、制耐火砖、作填充料（制牙膏或造纸时均用之），或与石棉混合制成绝热材料。此外，还可利用硅藻化石研究地史、古地理、古气候等。

(五) 甲藻门 (Pyrrophyta)

1. 主要特征

植物体多为单细胞，具 2 个不等长、不对称的鞭毛，少为群体或分枝的丝状体。单细胞植物呈球形、三角形等，前后端常有突出的角；细胞由上壳 (epithelia) 和下壳 (hypothelia) 组成，两壳之间有一横沟 (girdle)，与横沟垂直的有一纵沟 (sulcus)，壳上有花纹 (图 11-9)。

藻体含叶绿素 a、叶绿素 c、胡萝卜素及多种藻黄素。贮藏物质为甲藻淀粉。

繁殖方法以细胞分裂为主，少数可产生无性孢子进行繁殖，或行同配、异配和卵式生殖。

甲藻植物广布于淡水、海水中，为海产贝壳的饵料，有“海洋牧草”之称。有的种类能在夜里发光，有的可寄生于鱼体，或与动物 (Cnidarians) 共生，但过量繁殖亦可形成赤潮 (red tide)，对水产养殖极为不利。甲藻死亡沉积海底，成为古代生油地层中的主要化石。石油勘探中，常把甲藻化石作为依据。

2. 代表属种

常见有角甲藻属 (*Ceratium*) 和多甲藻属 (*Peridinium*) 等。

角甲藻属在海水和淡水中都常见，植物体是不对称的游动细胞，前端有一长角，后端有2~3个较短的角。细胞表面覆有甲片，体内有一核、一眼点及多个金黄色的载色体。生殖方式是营养繁殖，每个子细胞各从母体获得一半旧壁及一根鞭毛。

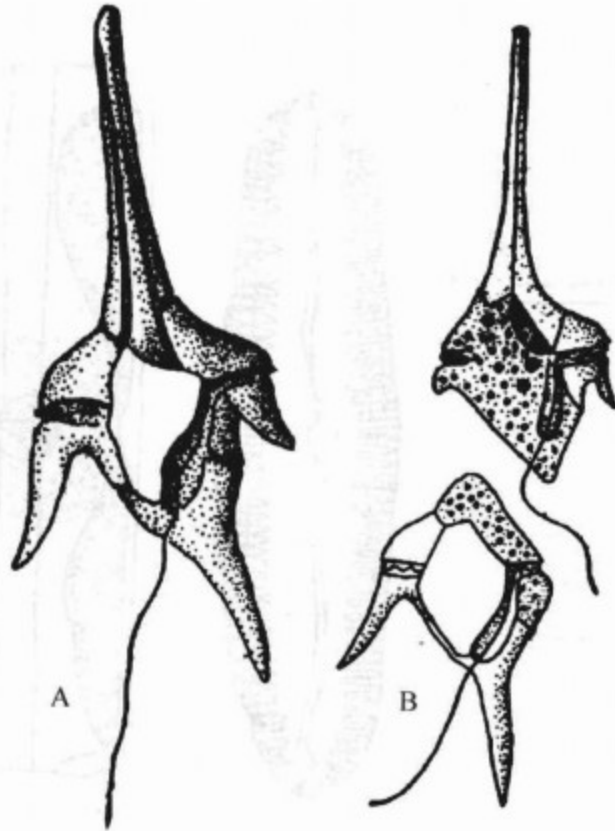


图 11-9 角甲藻属植物的形态 (A) 与细胞分裂 (B)

(六) 红藻门 (Rhodophyta)

1. 主要特征

植物体多数为多细胞丝状体或假组织的片状体，很少是单细胞个体。

细胞壁分两层，内层由纤维素组成，外层为琼胶、海萝胶等红藻特有的果胶化合物。载色体含叶绿素 a、类胡萝卜素、叶黄素及藻红素和藻蓝素，藻体多为红色或紫红色。贮藏物质主要是红藻淀粉 (floridean starch)。

繁殖方式有无性繁殖和有性生殖两种。无性繁殖产生静孢子，有性生殖为卵式生殖。

红藻门约有 550 多属，4000 多种，生于淡水或海水中，且多数种类固着生活。

2. 代表属种

紫菜属 (*Porphyra*) 藻体为单层或双层细胞组成的叶状体，以固着器固着于基质上，细胞有 1~2 个星状载色体，载色体中央为一个蛋白核，紫菜的平均长度为 20~30cm，我国常见栽培及分布的紫菜有甘紫菜、圆紫菜和长紫菜等，现以甘紫菜 (*P. tenera* Kjellm) 为例介绍紫菜的生活史。

甘紫菜是雌雄同株植物，水温在 15℃ 左右时，产生性器官。雄性生殖结构称精子囊，藻体的任何一个营养细胞，都可转变为精子囊器，其原生质体分裂形成 64 个精子囊，每个精子囊含有一个精子；雌性生殖结构又称为果胞 (carpogonium)，内含一个

卵，是由一个普通营养细胞稍加变态形成的。精子放出后随水流漂到受精丝上，进入果胞与卵结合，形成二倍体的合子。合子经过分裂，形成8个果孢子。果孢子成熟后，落到文蛤、牡蛎或其他软体动物的壳上，萌发进入壳内，长成单列分枝的丝状体，即壳斑藻。壳斑藻经减数分裂产生壳孢子，由壳孢子萌发为夏季小紫菜，其直径约3mm。当水温在15℃左右时，壳孢子也可直接发育成大型紫菜。夏季因水中温度高，不能发育成大型紫菜，故小紫菜产生单孢子，发育为小紫菜。在整个夏季，小紫菜不断产生，不断死亡。大型紫菜也可以直接产生单孢子，发育成小紫菜。晚秋水温在15℃左右时，单孢子萌发为大型紫菜（图11-10）。

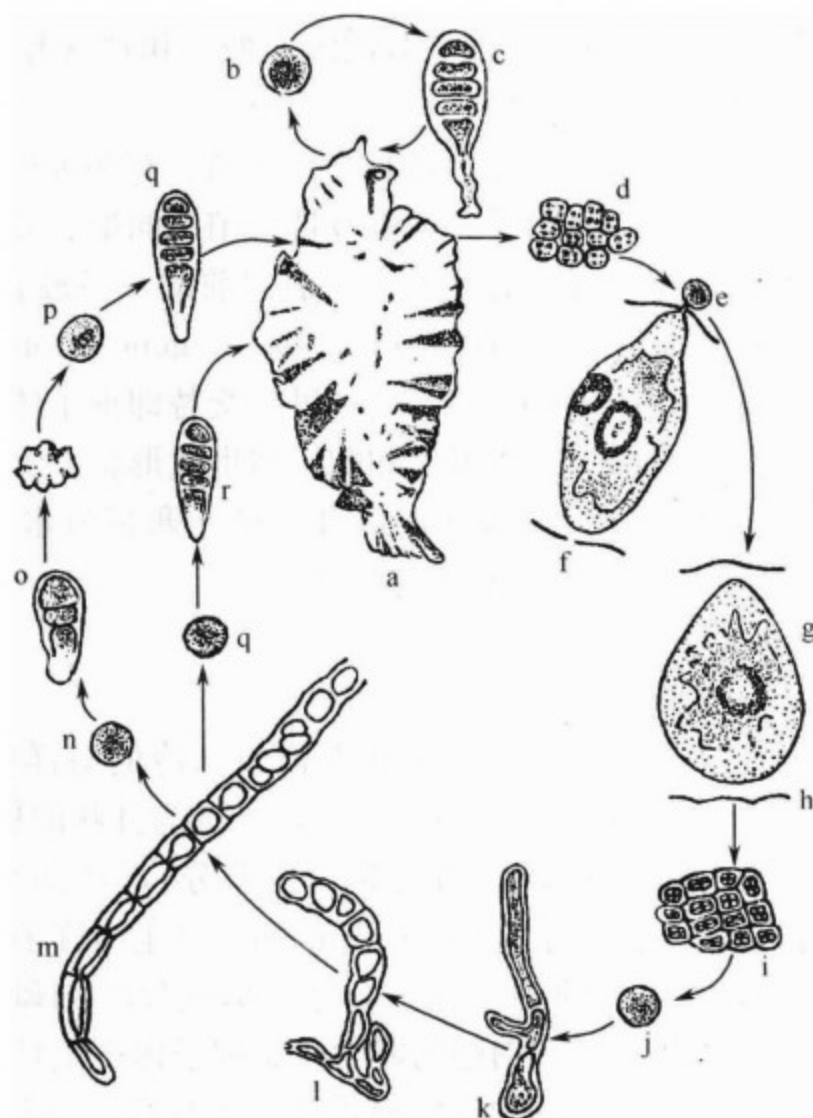


图 11-10 甘紫菜的生活史

a. 营养体 b. 单孢子 c. 幼株 d. 精子囊 e. 精子 f. 果胞 g. 合子 h. 受精 i. 果孢子囊 j. 果孢子 k. 丝状体幼期 l. 丝状体孢子囊 m. 成熟丝状体 n. 壳孢子 o. 幼株 p. 小紫菜 q. 单孢子 r. 壳孢子 s. 幼株

红藻门中的许多植物可以食用、药用和纺织工业用。从海萝 [*Gloiopeltis furcata* (P. et R.) J. Ag.] 中可提取海萝胶来浆丝，如广东的香云纱；可食用的植物除著名的蔬菜紫菜外，还有石花菜 (*Gelidium amansii* Lamx.)、江篱 [*Gracilaria confervoides* (Huds. Paperfuss)] 等。此外，鹧鸪菜 [*Caloglossa leprieurii* (Mont.) J. Ag.]、海人草 (*Digenea simplex* C. Ag.) 常用作小儿驱虫药，以及从石花菜属、江篱属、麒麟菜属 (*Eucheuma*) 中提取琼胶 (agar) 做培养基等。

(七) 褐藻门 (Phaeophyta)

1. 主要特征

褐藻植物体均为多细胞体分枝的丝状体，直立或匍匐，或分枝的丝状体相互紧贴成假薄壁组织体，或分化成具有“表皮”、“皮层”和“髓”的假组织体，或有假根、假茎和假叶分化的巨大树状，如巨藻属 (*Macrocystis*) 等。

细胞壁的组成物质主要是纤维素和藻胶。载色体含叶绿素 a、叶绿素 c、胡萝卜素及叶黄素，且以可利用短波光的墨角藻黄素含量较多，藻体呈褐色。贮藏物质主要是褐藻淀粉 (laminarin) (或称海带糖，一种水溶性的多糖) 和甘露醇 (mannitol)，有的种类 (如海带)，其体内含碘量很高。

褐藻的繁殖方式有营养繁殖、无性生殖和有性生殖。有些种类以断裂方式进行营养繁殖；无性生殖产生游动孢子和静孢子。褐藻有性生殖有同配、异配或卵式生殖。游动孢子和配子都具有侧生的 2 根不等长的鞭毛，一般向前的一条较长，向后的一条较短。褐藻植物有同形世代交替 (isomorphic alternation of generations) 和异形世代交替 (heteromorphic alternation of generation)。同形世代交替即孢子体世代与配子体世代形状、大小相似。异形世代交替即孢子体世代和配子体世代形状、大小差异很大。

本门植物属于冷水藻类，几乎全为海产，且多见于寒带海水中，营固着生活，是“海底森林”的主要组成植物，约有 250 属，1500 种。

2. 代表属种

海带 (*Laminaria japonica* Aresch) 生长在比较寒冷的海洋中，植物体长达十几米，分为三部分：上部为平扁的带片 (食用部分)，下部为杆状的柄 (其组织分为表皮、皮层和髓，髓中有类似筛管的构造，其功能为运输养分)，基部为分枝的根状固着器 (有些种类呈盘状)。藻体发育到一定时期，带片的两面丛生许多棒状孢子囊，孢子母细胞经减数分裂产生许多单倍体的游动孢子，分别形成丝状的雌配子体或雄配子体。雌、雄配子体小，雌配子体产生具卵细胞的卵囊，雄配子体产生具精子的精子囊，在卵囊口精卵结合，合子不离母体，萌发成新的孢子体 (小海带)。所以，海带的世代交替为异形世代交替 (图 11-11)。

海带原产于前苏联远东区、日本和朝鲜北部沿海地区，我国南方沿海因夏天水温较高，不宜海带生长。经过我国科研人员的努力，在江苏、浙江、福建等省的沿海地区已成功地繁育了海带。海带含有大量的碘和多种维生素，营养价值很高。海带所含的碘可治疗甲状腺肿大症，海带又是提取褐藻胶的主要原料。

褐藻中除海带外，鹿角菜 (*Pelvetia siligiosa* Tseng et C. F. Chang)、裙带菜 [*Undaria pinnatifida* (Harv.) Suringar] 等可食用或药用，马尾藻属 (*Sargassum*) 的植物还可作饲料或肥料。从马尾藻等植物中提取的褐藻胶、甘露醇、碘氯化钾、褐藻淀粉等，已用作食品或医药工业原料。

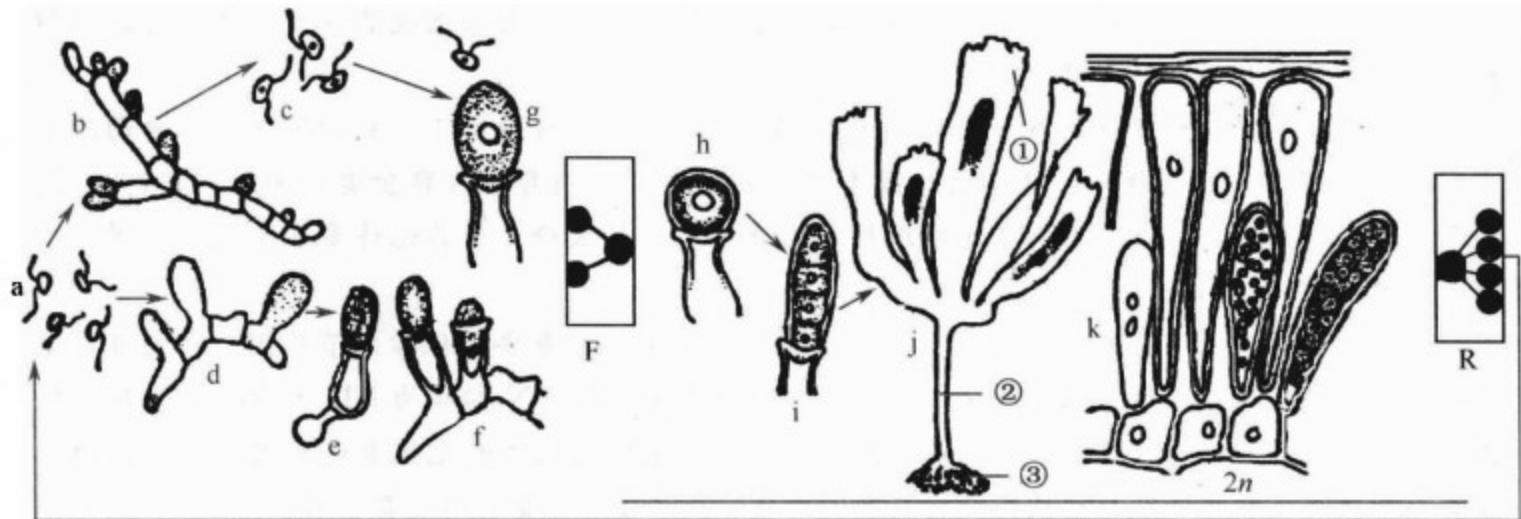


图 11-11 海带属生活史

a. 游动孢子 b. 雄配子体 c. 精子 d~f. 雌配子体 g. 卵 h. 合子 i. 合子萌发 j. 具有孢子囊堆的植物体 (①带片, ②柄, ③固着器) k. 通过孢子囊堆的横切面 F. 受精 R. 减数分裂

三、藻类各门间的亲缘关系

藻类绝大多数都是自养植物。藻类植物的分门主要是依据藻体所含色素种类、贮藏物类型、游动孢子鞭毛的类型和着生的位置进行的。

蓝藻是原核生物,在地质年代中出现最早。但是它和有性生殖很复杂的红藻,都含有藻胆素(phyco-belin,是藻蓝素类和藻红素类的总称),同时二者又都没有游动细胞,因此它们可能有亲缘关系相近的远祖。金藻门、甲藻门、褐藻门的植物体多为黄褐色,均含有较多的叶黄素和胡萝卜素,游动细胞又都具两条侧生鞭毛,因而推断它们的远祖,可能也有相近的亲缘关系。眼虫藻门、绿藻门含有的色素种类相似,但贮藏的营养与鞭毛的类型不同,它们的亲缘关系就不明显。

一般认为藻类的起源是同源的,眼虫藻门、绿藻门、金藻门、甲藻门、褐藻门可能起源于原始鞭毛类。蓝藻门则出现在原始鞭毛类以前,红藻门可能与蓝藻门有共同的远祖,而与其他门的关系不明。

四、藻类植物与人类的关系

(一) 藻类植物在自然界中的作用

藻类植物是一类高度多样的植物类群,在地球表面的水生生态系统和湿地生态系统中发挥着重要的作用。大多数藻类植物体型微小,需要在显微镜下才能观察到。藻类的生境主要有底栖于底泥和悬浮于水体两类,如绝大部分淡水中的底栖藻类是蓝藻、绿藻、硅藻和红藻,而金藻门、黄藻门、隐藻门和甲藻门的许多种类通常浮游生长。不管是底栖生长的藻类,还是浮游生长的藻类,它们均处于水生生态系统食物网的最基部,它们通过光合作用将太阳辐射能固定下来形成可供自身生长、发育和繁殖所需的化合物,同时,在光合作用过程中不断地向水体释放氧气,这些藻类被称为生态系统中的初级生产者。

在开放的池塘、湖泊和海洋中,藻类浮游生物有时可能是唯一可将太阳辐射能固定下来的生物。作为初级生产者的浮游藻类一般被小型浮游动物(主要甲壳纲动物)所取食,而小型浮游动物又可被体型较大的浮游动物或滤食性鱼类取食,而后被更为大型的肉食性鱼类所取食,在食物网的顶端可能是取食鱼类的鸟类、鲸、鲨、金枪鱼、海豹等。因而,在整个水生生态系统中,营养的来源

均最终依赖于浮游藻类的初级生产。因此,藻类是自然界中水生生态系统能量的主要来源,对维持生态系统方面发挥着不可替代的重要作用。

大型藻类一般也处于生态系统食物网的基部。但是,大多数情况下,相对较少的草食动物能直接消费大型藻类的生物量,这些大型藻类的营养需要通过消费者(腐食者)加以利用,此外,由于体型大,大型藻类成为生态系统物理结构的非常重要的成分,为其他许多水生生物提供了生长所需的生境。

除了作为初级生产者外,藻类还在水生生态系统中发挥着重要的化学调节作用。它们可将大量的无机物转化为有机物。蓝藻和含内共生蓝藻的硅藻可将大气 N_2 转换为 NH_3 和氨基酸,从而提高了低氮生境中的初级生产量。藻类是溪流、湖泊和湿地中无机磷和无机氮的初级收获者,白天藻类的营养吸收非常活跃,被认为是引起溪流中硝酸盐浓度昼夜变化的主要原因。

在许多水生生境中,藻类还起着稳定基底的作用。硅藻、丝状蓝藻以及无隔藻属的种类能够生长至砂石和沉积物以上,而当水流趋急时基底部分不致明显移动。有时甚至可在轮藻属植株周围形成长达1米的沙丘,并可作为其他许多生物(如小型无脊椎动物)的生境。此外,还发现刚毛藻属(*Cladophora*)以及其他丝状藻类也可为摇蚊、片脚类等许多小型无脊椎动物提供生境支持。

在自然界,有些种类的绿藻和蓝藻可与子囊菌纲等真菌建立互惠共生的具有独立遗传和生理特性的地衣体。这种共生关系的建立,不但极大地丰富了地球上物种多样性,而且也因为地衣作为先锋植物的作用而为其他生物的生存创造了有利的环境。

水体的富营养化,可引起有害藻类爆发。在夏季,微囊藻(*Microcystis*)、鱼腥藻、束丝藻(*Aphanizomenon*)和颤藻属等大量繁殖,藻体大量死亡腐烂分解,在水面形成一层有腥味的浮沫,即“水华”(water bloom)。“水华”会消耗大量水中的溶解氧,造成水中其他生物缺氧致死。海洋中的甲藻大量发生,能在近海形成“赤潮”。有些蓝藻能分泌毒素,人、禽、畜等饮用其水会中毒、甚至致癌,直接威胁人类的健康和生存。

由于自然环境的变化和人类的经济活动的影响,特别是随着工业化、城市化进程的快速发展,以及不合理的水资源开发和利用的影响,我国的湖泊、水库、江河、溪水、沼泽、池塘、泉水等各种内陆水体的水质明显下降,藻类植物的生存面临前所未有的威胁,水体中藻类多样性水平降低,群落结构趋向简化,在许多污染严重的水体中,有些藻类已处于濒危状态,有必要尽早采取积极措施进行保护。

(二) 藻类植物的应用

藻类植物种类繁多,褐藻门、蓝藻门、红藻门、绿藻门等的有些种类与人类生活和生产关系密切,具有重要的经济价值。人类对藻类的利用由来已久,应用领域广泛。

藻类是许多工业上的原料。在褐藻和红藻中可提取许多物质,如藻胶酸、琼胶、卡拉胶等。藻胶酸取自褐藻,可制耐火性更强的人造纤维,作为食品工业中的稳定剂、牙医的牙模型材料,还能使染料、皮革、布匹等增加光泽,使水泥、混凝土、沥青更加不透水,以及提高生丝的质量等。琼胶和卡拉胶被广泛应用于食品、造纸、纤维板以及许多建筑业。硅藻沉积成的硅藻土用作吸附剂、磨光剂、滤过剂、保温材料,或橡胶、化妆品、涂料等的填充剂,同时硅藻化石也是研究古地理、古气候和石油勘探的重要指示证据。

在农业上,蓝藻固氮成为生物肥料,能增加稻田或水体的氮素营养。目前,世界上已知有70多种固氮蓝藻,我国也已发现有10多种,此外,褐藻等富含钾元素,用作肥料可减少农作物发生病虫害。在爱尔兰西部地区,常将石枝藻属(*Lithothamnion*)

spp.) 等红藻加工成藻团粒, 用于调节土壤团粒结构和肥力。

藻类植物种类多, 产量大。有些藻类在我国是普通的食物。人们常食用的蓝藻有葛仙米、发菜、海泡菜, 绿藻有溪菜、石莼、浒苔、海松, 褐藻有海带、裙带菜、羊栖菜、鹿角菜; 红藻有紫菜、石花菜、海萝、麒麟菜、鸡冠菜、江篱等。据研究, 小球藻含蛋白质 50%、脂肪 10%~30%, 其营养价值相当于鸡蛋的 5 倍、花生仁的 2 倍。蓝藻还含蛋白质类纤维和多种微量元素与维生素, 成为未来食品来源中最有发展前途的重要藻类之一。

海藻富含维生素 A、维生素 B₁、维生素 B₆、维生素 C、维生素 D、维生素 E、维生素 K 和微量元素硼、钴、铜、锰、锌、碘、钾、铁、镁和钙等元素, 紫菜、海带等海藻在世界各地, 特别是亚洲国家, 被长期作为蔬菜食用。在我国, 至少有 70 种食用藻类。在欧洲, 掌状红皮藻 (*Palmaria palmata* Extract)、石莼 (*Ulva lactuca* L.) 和翅藻 (*Alaria esculenta*) 等被用作果酱等调料的原料。钝顶螺旋藻 (*Spirulina platensis* L.) 呈螺旋状, 更是被加工成超级食品, 其蛋白质含量高达 60%~70%, 长期食用该植物能降低胆固醇、抗癌和养胃护肝。杜氏盐藻 (*Dunaliella salina*) 富含 β -胡萝卜素, 还用作维生素 C 的添加剂。雪藻 (*Parietochloris incisa*) 因富含花生四烯酸 (arachidonic acid) 等不饱和脂肪酸而加工为保健食品。因此, 增加藻类食品的摄入有利于健康。

藻类与鱼类关系密切。在各种水域中生长的藻类, 特别是小型藻类, 都直接或间接为鱼虾的饵料, 如甲藻为海产贝类的饵料, 有“海洋牧草”之称。在印度洋, 油沙丁鱼的产量与海洋脆杆藻 (*Fragilaria oceanica* Cl.) 的丰减有密切的关系。在美国每年收获新鲜的巨藻属 (*Macrocystis* spp.) 用来提取藻酸盐和作为鲍鱼的饵料。但绿球藻附生在鲤鱼或贝的鳃部, 可致使鱼和贝类死亡。若鱼池中颤藻等大量滋生, 使鱼肉变成沼泽土味。

硅藻、甲藻等死亡沉积海底, 成为古代生油地层中的主要化石。石油勘探中, 常以硅藻、甲藻化石为石油蕴藏的依据。

此外, 藻类还在农业、能源、环境等领域发挥作用。藻类用于废水处理, 大大减少了常规废水处理中有毒化学品的使用。此外, 藻类还被用来生产优质的生物燃料, 在未来能源领域具有广阔的应用前景。

第二节 菌类植物 (Fungi)

一、菌类植物的一般特征

菌类植物通常是指不具有光合色素, 不能进行光合作用, 营异养生活的一类植物的总称。菌类植物除光合硫细菌、硝化细菌等极少数种类外, 专营寄生或腐生生活。菌类植物分布广泛, 在水中、陆地、动植物体内外都能见到。

菌类植物的繁殖有细胞分裂、营养繁殖、无性繁殖和有性生殖几种方式。生活史过程中, 单倍体阶段长, 二倍体阶段短。

菌类植物约有 120 000 种, 分属细菌门 (Schizomycophyta)、黏菌门 (Myxomycophyta) 和真菌门 (Eumycophyta), 其形态结构、繁殖方式和生活史等特征各不相同。菌类植物不是一个有自然亲缘关系的类群。

二、菌类植物的分类与代表植物

(一) 细菌门 (Schizomycophyta)

细菌是单细胞的原核生物 (图 11-12), 一般有几个 μm 的大小, 无色, 异养型, 没有真正的核结构。细菌分布广, 水、空气、土壤和许多动植物体内都有细菌。

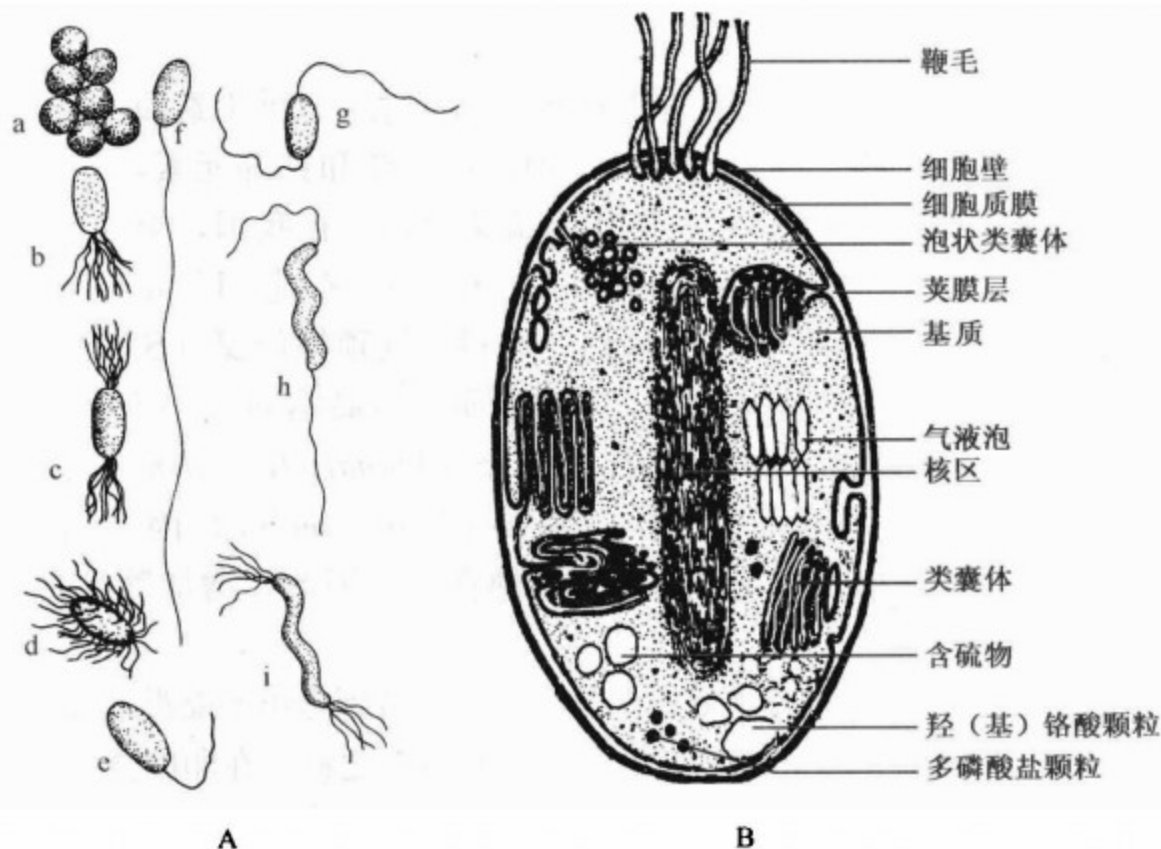


图 11-12 细菌的类型与结构示意图

A. 细菌的三种 (a 球菌, b~g 杆菌, h、i 螺旋菌) B. 一般细菌细胞的结构

根据细菌的形态, 可将其分为球菌、杆菌和螺旋菌三类。球菌球状或半球状, 直径 $0.5 \sim 2 \mu\text{m}$, 一般无鞭毛。杆菌细胞呈棒状, 长 $1.5 \sim 10 \mu\text{m}$, 宽 $0.5 \sim 1 \mu\text{m}$ 。螺旋菌细胞细长而弯曲。多数杆菌和螺旋菌只有几个微米, 且其生活史的某一个阶段有鞭毛, 能游动。

根据细菌获取营养方式的不同, 分为寄生细菌和腐生细菌两类。寄生细菌能致人畜和植物病害, 如水稻的白叶枯病、棉花的角斑病、花生的青枯病以及常见的蔬菜软腐病等都是细菌引起的。腐生细菌分布最广, 它们生活在动、植物的遗体上和含有机物的土壤及污水中, 人及动物的消化道中亦有此类细菌存在, 它们通过分解有机物质获取养料, 营养自身。有少数细菌能利用二氧化碳自制养料, 因而是自养的, 如硝化细菌、铁细菌能借氧化作用获得能量制造养料, 红硫细菌和红螺细菌含有细菌叶绿素, 则是光合自养的细菌。

细菌的生殖方式是细胞分裂, 一分为二。环境适宜时, 细菌繁殖速度极快, 可 $20 \sim 30 \text{min}$ 分裂一次, 形成新一代; 环境不宜时, 细菌可形成芽孢 (spore), 芽孢原生质体凝缩, 其外包被着一层含脂肪的、坚厚而不透水的壁, 具有很强的抗不良环境的能力。细菌的芽孢能忍受约 -253°C 的低温, 并且在沸水中 30h 不死, 当环境再次适宜时, 它们可重新萌发。

(二) 黏菌門 (Myxomycophyta)

1. 主要特征

黏菌约有 500 种，兼有动物和植物的特性。在生长期或营养阶段，菌体裸露、无细胞壁，呈多核的原生质体团，无光合色素、异养，似变形虫 (amoeba) 式运动和吞食固体食物。繁殖时节或在劣境条件下，发育成具纤维素壁的孢子，似真菌。因此，黏菌是介于动物和真菌之间的一类生物。

2. 代表属种

发网菌属 (*Stemonitis*) 是黏菌中最常见、最广泛分布的一类, 发网菌的营养体为裸露的原生质团, 称变形体。变形体呈不规则的网状, 直径数厘米, 在阴湿处的腐木上或枯叶上缓缓爬行。在无性繁殖时, 变形体爬到干燥光亮的地方, 形成很多的发状突起, 每个突起发育成一个具柄的孢子囊 (子实体)。孢子囊通常呈长筒形、紫灰色, 外有包被 (peridium)。孢子囊柄伸入囊内的部分, 称囊轴 (columella), 囊内有孢丝 (capillitium) 交织成孢网。然后原生质团中的许多核进行减数分裂, 原生质团被割裂成许多块单核的小原生质, 每块小原生质分泌出细胞壁, 形成一个孢子, 藏在孢丝的网眼中。成熟时, 包被破裂, 借助孢网的弹力将孢子散出。孢子在适宜的环境下, 萌发成具两条不等长鞭毛的游动细胞。游动细胞的鞭毛可收缩成变形体状的细胞, 称变形菌胞。有性生殖时, 由游动细胞或变形菌胞两两结合, 形成合子, 合子不经过休眠, 合子核进行多次有丝分裂, 形成多个双倍体核, 构成一个多核的变形体 (图 11-13)。

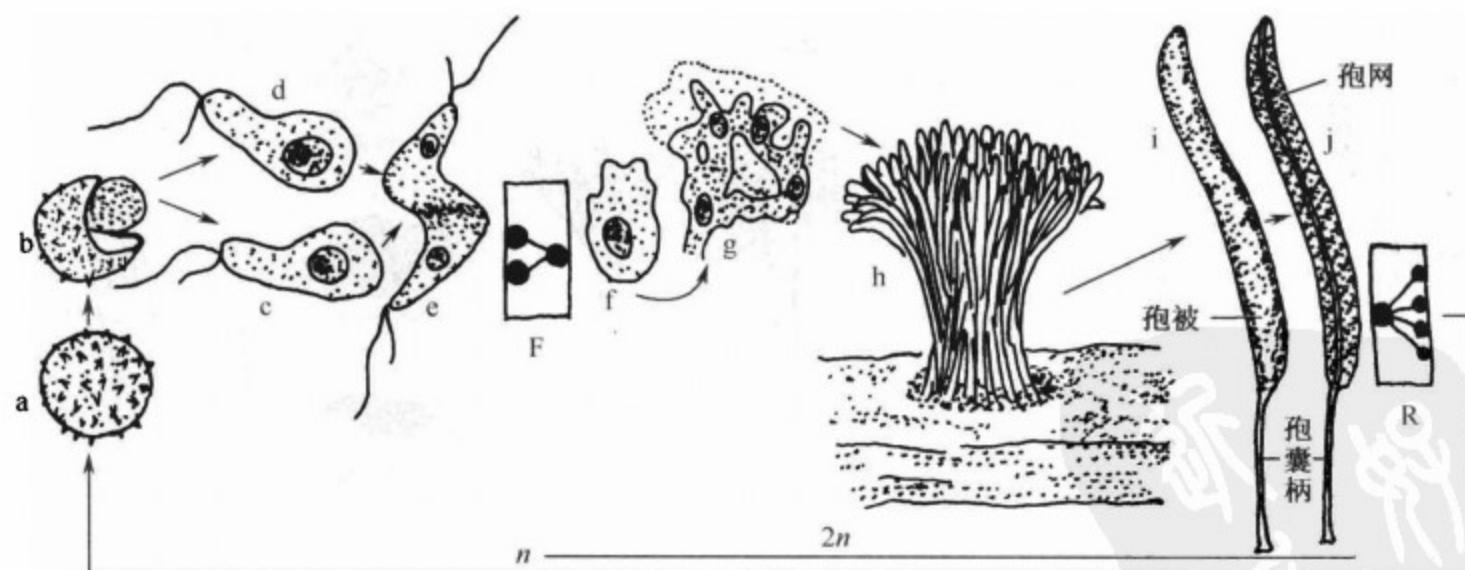


图 11-13 发网菌属生活史

- a. 孢子 b. 孢子萌发 c、d. 游动细胞 e. 游动细胞质配 f. 合子 g. 合子萌发成变形体 h. 丛生的孢子囊
i. 孢子囊 j. 包被破后的孢子囊 F. 受精 R. 减数分裂

(三) 真菌门 (Eumycophyta)

真菌是一类不含光合色素、异养的真核生物。与细菌不同的是真菌的细胞都有细胞

核，细胞壁多含几丁质（chitin），亦有含纤维素的。大多数真菌由菌丝（hypha）构成，菌丝是纤细的管状体，组成一个菌体的所有菌丝称菌丝体（mycelium）。菌丝分为有隔菌丝（septate hypha）和无隔菌丝（nonseptate hypha）两种。某些高等真菌在环境条件不良或进入生殖阶段时，菌丝会相互密结形成具有特定形态的菌丝组织体，常见的有根状菌索（rhizomorph）、菌核（sclerotium）、子座（stroma）。

真菌营异养生活。有的寄生，有的腐生；有的以腐生为主，兼寄生生活，而有的则以寄生为主，兼腐生生活。真菌中的绝对寄生者少，但常常是农作物病害的主要病原菌。例如，小麦秆锈菌（*Puccinia graminis* Pers.）、稻瘟菌（*Piricularia oryzae* Cav.）、玉米黑粉菌（*Ustilago zeae* L.）等。

真菌的繁殖方式有营养繁殖、无性生殖和有性生殖三种。营养繁殖以菌丝断裂方式进行。无性生殖可产生多种类型的孢子，孢子内生（即生于孢子囊内）或外生，如麦类白粉菌（*Erysiphe graminis* DC.）的分生孢子（图 11-14）。有性生殖有同配、异配和卵式生殖等方式，低等真菌多为同配或异配生殖，较高等的真菌，如子囊菌亚门的种类，有性生殖过程在子囊果（ascocarp）完成，子囊果内有子囊（ascus），子囊内产生子囊孢子（ascospore）；担子菌纲的种类有性配合后形成担子（basidium），担子内产生担孢子（basidiospore）。子囊孢子和担孢子是有性结合后产生的孢子，与无性生殖产生的孢子不同。

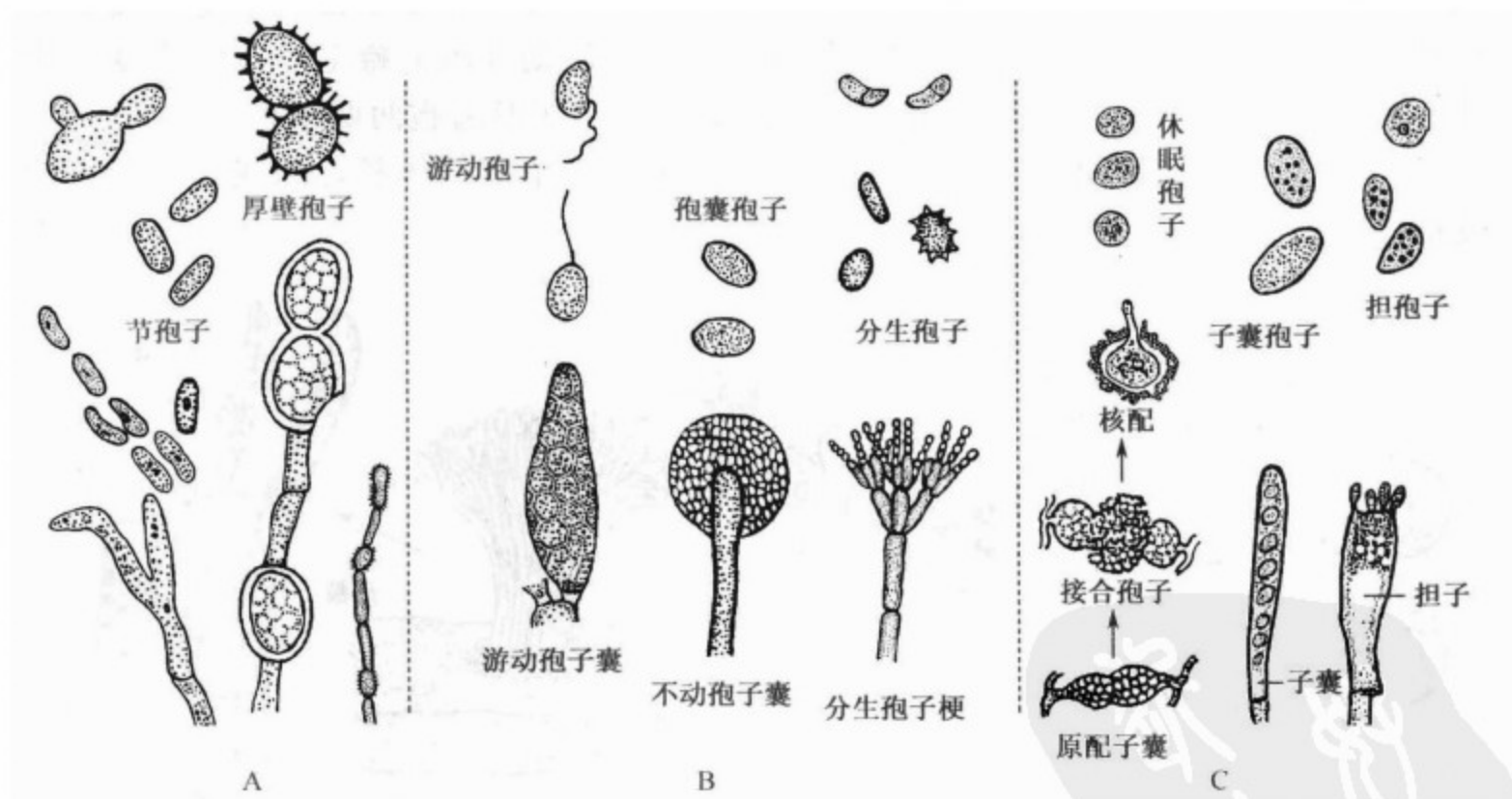


图 11-14 真菌的三种孢子

A. 营养繁殖孢子 B. 无性生殖孢子 C. 有性生殖孢子

在真菌的生活史中，单倍体无性阶段所占的时间长，而有性生殖形成的二倍体合子很快进行减数分裂，形成单倍体的繁殖孢子。因此，真菌没有明显的世代交替，但有单倍体和二倍体的核相交替。

真菌的种类很多,约3800多属,7万~10万种,广布于陆地、水体及大气中,而尤以土壤中最最多,滋生于各种动、植物的遗体上,寄生的种类则主要寄生于各类植物上,许多动物及人体上也有真菌寄生。Martinf (1950) 将真菌分为藻菌纲、子囊菌纲、担子菌纲和半知菌纲4个纲。Ainsworth (1971~1973) 将真菌分为鞭毛菌亚门、接合菌亚门、子囊菌亚门、担子菌亚门和半知菌亚门等5个亚门,为多数人接受。

1. 无真正的菌丝体,如有菌丝体,一般不具横隔壁
 2. 无性生殖产生单鞭毛或双鞭毛的游动孢子,有性生殖产生卵孢子…………… 鞭毛菌亚门 (Mastigomycotina)
 2. 无性生殖产生不动的孢囊孢子,有性生殖产生接合孢子…………… 接合菌亚门 (Zygomycotina)
1. 有真正的菌丝体,菌丝有横隔壁
 3. 有性生殖阶段已经明了
 4. 有性生殖时产生子囊,子囊产生子囊孢子…………… 子囊菌亚门 (Ascomycotina)
 4. 有性生殖时产生担子,担子产生担孢子…………… 担子菌亚门 (Basidiomycotina)
 3. 有性生殖阶段不清楚,甚至只知其菌丝体而未发现任何孢子…………… 半知菌亚门 (Deuteromycotina)

鞭毛菌亚门 (Mastigomycotina)

1. 基本特征

鞭毛菌亚门菌类除少数单细胞个体外,绝大多数是分枝的丝状体。菌丝多核,繁殖期菌丝的基部产生横隔,形成一个能产生单鞭毛或双鞭毛游动孢子的特定细胞。有性生殖时产生卵孢子 (oospore) 或休眠孢子;低等的种类为同配或异配生殖。本亚门约有1100种,大多数是水生、两栖生,少数陆生、腐生或寄生。

2. 代表属种

水霉属 (*Saprolegnia*)

水霉是鱼体上常见的一种病原菌,可生活在死鱼、蝌蚪、昆虫等尸体上。菌丝体由一个细胞发展而来,无隔壁、多核,呈白色、多分枝的绒毛状。由短的根状菌丝(钻入寄主组织,吸收寄主养料)和众多细长、分枝繁茂的菌丝组成。无性生殖时,菌丝的顶端稍膨大,在膨大部分的基部产生横隔壁,形成一个长筒形的游动孢子囊,其内产生的游动孢子呈球形或梨形,顶生两条鞭毛,称初生孢子。初生孢子形成不久,鞭毛收缩,变为球形的静孢子。不久静孢子萌发变成一个具侧生鞭毛的肾形游动孢子,称次生孢子。次生孢子不久又变为静孢子。静孢子在新寄主上萌发,再发育为新菌丝体。这种具两种游动孢子的现象,称双游现象 (diplanetism)。孢子囊成熟后,游动孢子顺序地从顶端开孔处游出,此后在旧孢子囊的基部再生第二个孢子囊,伸入旧孢子囊空壳中,如此,孢子囊可以重复产生三四次,顺序地1个套着1个,这种现象称为孢子囊的层出形成。

在营养不良时,水霉进入有性生殖,菌丝顶端分别膨大形成精囊和卵囊。在精囊和卵囊内分别产生精子和卵,精卵结合后形成厚壁的合子或卵孢子。卵孢子休眠后经减数分裂和有丝分裂,发育成新的无隔菌丝体(图11-15)。

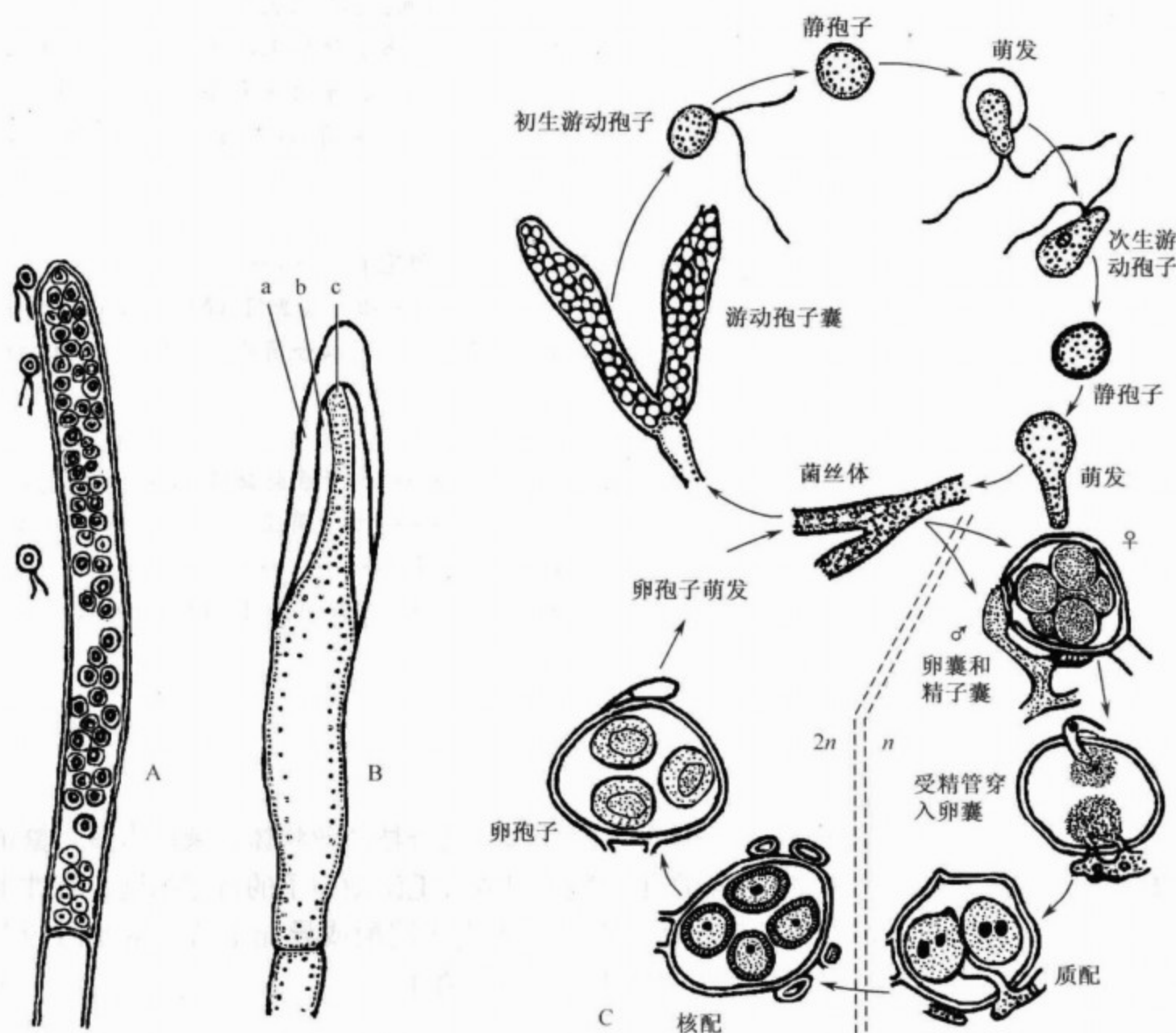


图 11-15 水霉属的游动孢子囊及生活史

A. 游动孢子囊 B. 游动孢子囊的层出形成 C. 生活史
a, b. 已空的游动孢子囊 c. 正在发育的幼游动孢子囊

接合菌亚门 (Zygomycotina)

1. 主要特征

营养体由无隔、多核菌丝所组成。无性生殖产生孢囊孢子，有性生殖产生接合孢子。接合菌是由鞭毛菌类向无鞭毛菌类演变的类群，也是由水生向陆生发展过渡的类群。本亚门约 610 种，有腐生、兼性寄生、寄生或专性寄生等营养类型。

2. 代表属种

根霉属 (*Rhizopus*)

本属为腐生菌，最常见的是匍枝根霉 [*R. stolonifer* (Ehrenb. ex Fr.) Vuill]，又称黑根霉、面包霉。生于面包、馒头等淀粉类的食物上，会使食物腐烂变质。菌丝体由分枝、不具横隔壁的菌丝组成，含多个细胞核。菌丝常横生，向下生有假根；向上可生出孢子囊梗，其先端分隔形成孢子囊，其中生有许多孢子（内生孢子）。孢子成熟后呈

黑色，当散落在适宜的基质上，就萌发成新菌丝（图 11-16）。

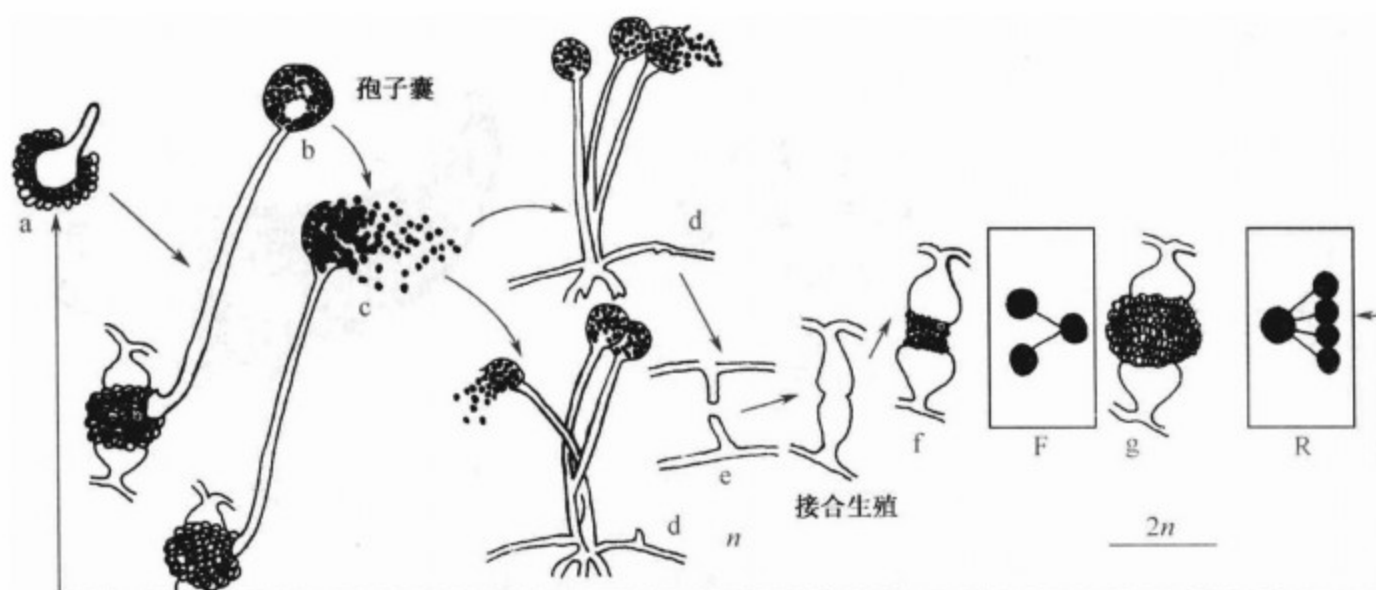


图 11-16 黑根霉生活史

a. 孢子萌发 b. 孢子囊 c. 孢子散出 d. 无性繁殖 e. 异性菌丝接触 f. 配子囊形成 g. 接合孢子
F. 受精 R. 减数分裂

黑根霉的有性生殖为接合生殖。在异性菌丝接触处产生短枝，两短枝的顶端膨大，产生横壁，使短枝与菌丝隔开，顶端形成配子囊（gametangium），横壁下部是配子囊柄（gametangiophore）。两个配子囊成熟后，它们之间接触的壁溶解，使原生质体融合为一体，形成合子。不久它的外壁加厚，合子休眠后，经过减数分裂，开始萌发，突破厚壁长出一直立不分枝的菌丝，顶端形成一个孢子囊，孢子囊里产生孢子，由孢子再发育新的个体。黑根霉常使蔬菜、水果、食物等腐烂。

接合菌亚门中常见的还有毛霉属（*Mucor*）的毛霉，也广泛分布于自然界中。根霉和毛霉含有大量的淀粉酶，能将淀粉分解为葡萄糖。在酿酒业中，先利用毛霉和根霉制成“酒曲”后再酿酒。根霉和毛霉也能产生脂肪酶，分解脂肪，使羊毛脱脂，羊皮软化。

子囊菌亚门（Ascomycotina）

1. 主要特征

子囊菌亚门除酵母菌属（*Saccharomyces*）类为单细胞个体外，大多数为多细胞有机体、菌丝有隔。无性繁殖时，单细胞的种类出芽繁殖，多细胞的种类产生分生孢子。有性生殖时产生子囊，子囊内两性结合后的核经减数分裂，一般形成 8 个子囊孢子。本亚门子实体（产生孢子的结构）称为子囊果，其周围包被着由交织的菌丝构成的子囊果的壁，子囊果内排列着子囊层（子实层，hymenium）和与之相间的侧丝（paraphysis）。子囊果有 3 类：①闭囊壳（cleistothecium）。子囊果呈球形，无孔口，完全闭合。②子囊壳（perithecium）。子囊果呈瓶形，顶端有孔口，这种子囊果常埋于子座（stroma）中。③子囊盘（apothecium）。子囊果呈杯碟状，子实层常露在外。子囊果的有无和形状是分纲的主要依据（图 11-17）。

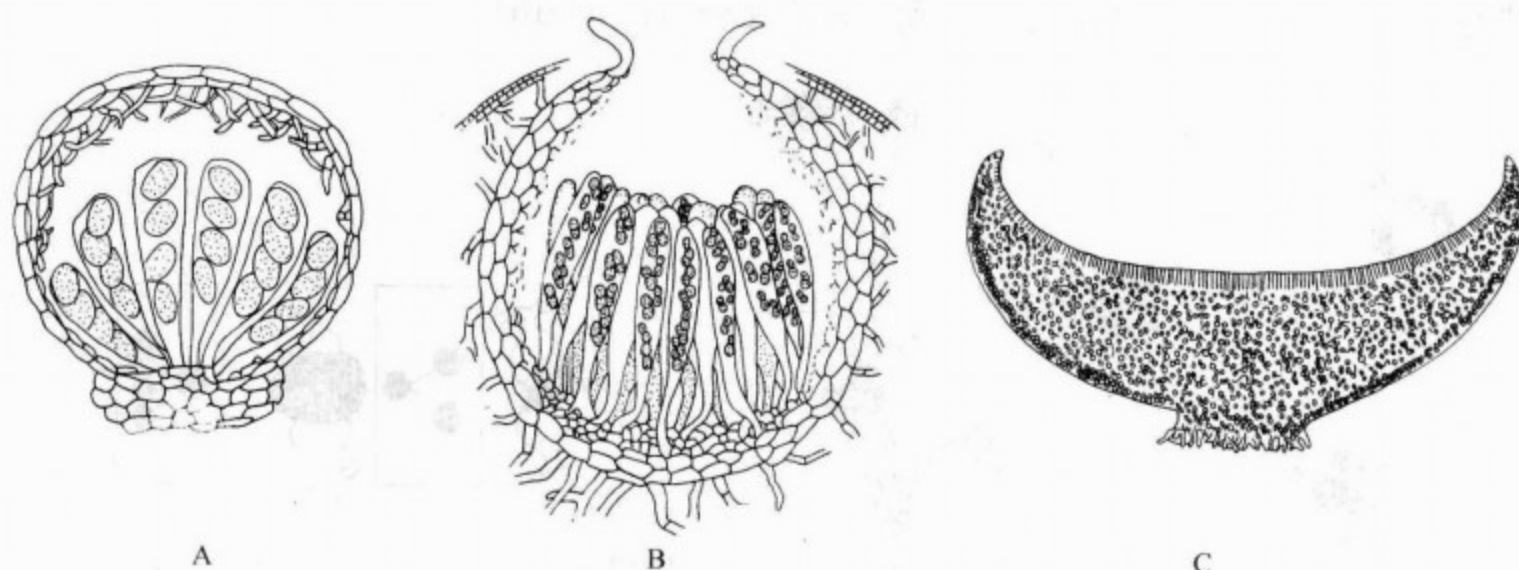


图 11-17 子囊果的三种类型

A. 闭囊壳 B. 子囊壳 C. 子囊盘

子囊菌种类繁多，类型复杂，约有 1950 属，15 000 种。下面介绍几种常见的子囊菌。

2. 代表属种

1) 酵母菌属

本属是本亚门中最原始的种类，植物体为单细胞，卵形，有一大液泡，核很小。酵母菌的重要特征是出芽繁殖：首先母细胞的一端形成一个小芽——芽生孢子 (blastospore)，芽生孢子长大后脱离母细胞，成为新的酵母菌；有时，芽生孢子可相连成为假菌丝 (图 11-18)。有性生殖时合子不转变为子囊，以芽殖法生二倍体的细胞，由二倍体的细胞转变成子囊，减数分裂后形成 4 个子囊孢子。酵母能无氧发酵，将糖类分解为二氧化碳和乙醇。酿酒酵母 (*Saccharomyces cerevisiae* Hansen) 是现代生物学研究最重要的模式生物之一。

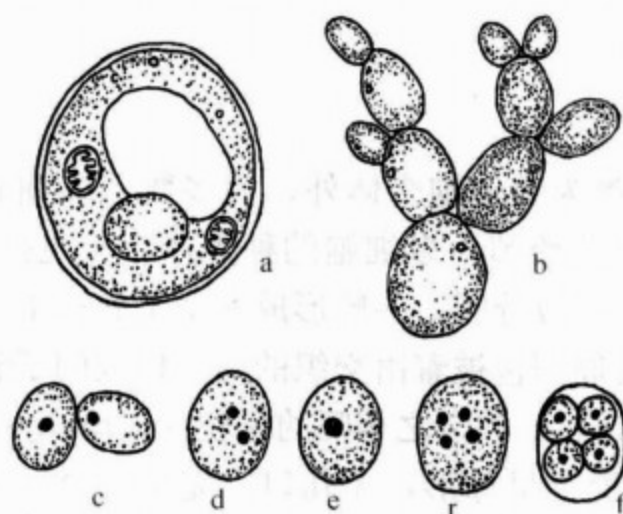


图 11-18 酵母菌属

a. 营养细胞 b. 出芽生殖 c. 有性过程 c, d. 孢子体配 e. 核配 R. 减数分裂 f. 子囊孢子形成

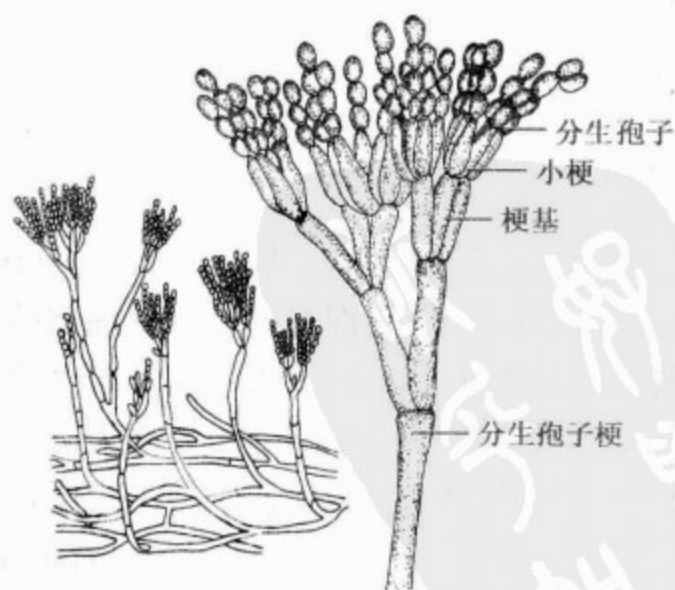


图 11-19 青霉属

2) 青霉属 (*Penicillium*)

本属真菌最普遍，常滋生于水果、蔬菜及各种潮湿的有机质上，常使贮藏的柑橘和苹果腐烂，引起青霉病。主要以分生孢子繁殖，从菌丝体上产生很多分生孢子梗，梗的先端分枝数次，呈扫帚状，最后的分枝叫小梗（sterigma），生小梗的枝叫梗基（图 11-19）。小梗上生有一串分生孢子，青绿色。有性生殖仅在少数种中发现，形成闭囊壳。黄青霉（*P. chrysogenum* Thom.）和点青霉（*P. notatum* Westl.）等能分泌抗生素——青霉素（penicillin）。

3) 麦角菌属 (*Claviceps*)

本属有麦角菌 [*C. purpurea* (Fr.) Tul.]，其子囊壳瓶状，主要寄生于麦类的子房中，形成黑色坚硬的菌核，状似角，称为麦角（ergot）；麦角制剂可作收敛子宫、子宫出血或内部器官出血的止血剂，人畜误食也常会发生中毒、流产，甚至死亡。

担子菌亚门 (Basidiomycotina)

1. 主要特征

担子菌都是多细胞有隔菌丝体，其菌丝有初生菌丝和次生菌丝之分。由担孢子萌发成单核、有隔且多分枝的菌丝称为初生菌丝；由部分初生菌丝经有性结合后的双核细胞分裂而来的双核菌丝称次生菌丝，由次生菌丝发育成子实体（又称担子果）。

担子菌的营养繁殖产生节孢子（arthrospore）、厚壁孢子（chlamydospore）或芽孢（blastospore）；无性生殖可产生分生孢子（conidium 或 conidiospore）、粉孢子；有性生殖产生担子，担子经减数分裂形成担孢子，担孢子萌发形成新的单核菌丝。

担子菌类型多样，约有 900 属，22000 多种。多数种类是植物专性寄生菌和腐生菌，可食用、药用，但有毒的种类也不少，因此担子菌与人类关系密切。

2. 代表属种

1) 锈菌目 (Uredinales)

本目菌类为专性寄生菌，主要的寄主为种子植物和蕨类植物，初生菌丝可形成性孢子，次生菌丝可产生秋孢子、夏孢子和冬孢子。大部分锈菌以冬孢子越冬。冬孢子萌发时，经减数分裂产生担孢子。锈菌种类极多，有 5000 余种。各种孢子的产生有一定的顺序。禾病锈菌（小麦秆锈病菌）（*Puccinia graminis* Pers.）生活史中有两个不同寄主，称转主寄生（heteroecism）。第一寄主为小麦、大麦、燕麦及其他禾本科植物，第二寄主为小檗属（*Berberis*）或十大功劳属（*Mahonia*）等属的某些植物（图 11-20）。

2) 伞菌目 (Agaricales)

本目多数种类为腐生菌。子实体肉质，少革质、栓质或膜质。具有伞状或帽状的菌盖（pileus）和菌柄（stipe）。菌柄大多数中间生。菌盖的腹面为辐射状或放射状的菌褶（gill），子实层生于菌褶的两面，担子果幼嫩时常有内菌幕（partial veil）遮盖着菌褶。菌盖充分生长发育展开时，内菌幕破裂，在菌柄上残留着的部分常形成环状的菌环（annulus）。有些种类有外菌幕（universal veil）包围子实体，菌柄延长时外菌幕破裂后在菌柄基部的残留称菌托（volva）。

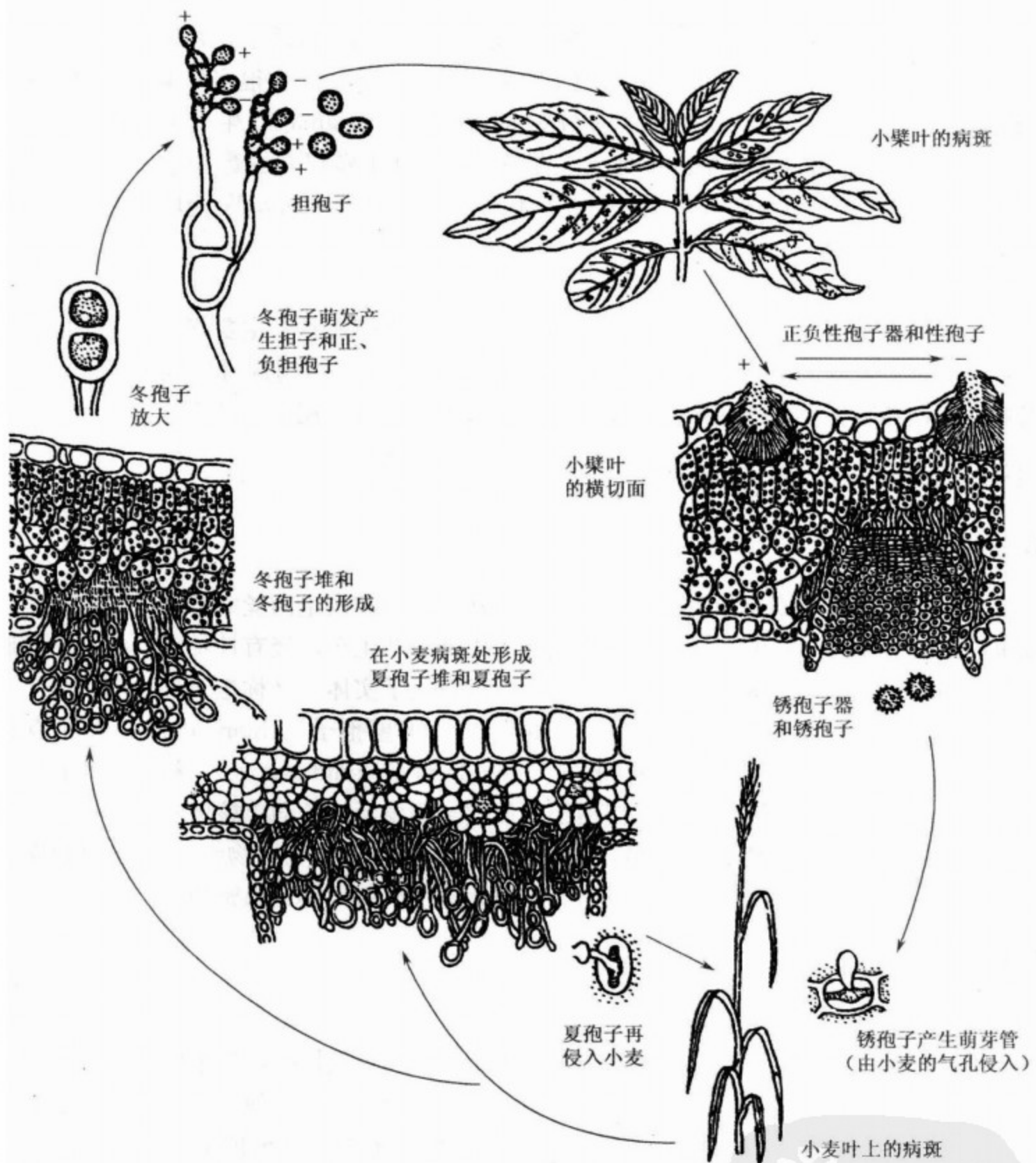


图 11-20 禾柄锈菌生活史

伞菌目的种类较多，已知的约有 3250 种。其中蘑菇属 (*Agaricus*) 的子实体有菌盖、菌柄和菌褶三个主要部分。菌盖肉质伞形，菌柄中生、柱状肉质，菌褶膜质。现多人工栽培。本目菌的子实体除味美可食外，还供药用，其所含的多糖类抗癌效力很强 (图 11-21)。

3) 多孔菌目 (Polyporales)

本目子实体无菌褶，一年至多年生，木质、栓质、肉质、蜡质、炭质、海绵质、酪质，稀胶质。形状多种多样，蹄形、扇形、半球形和珊瑚枝状等。担子单细胞，无分隔，担孢子 4 个。本目种类繁多，构造复杂，常生于树干或木材上，致木腐朽。例如，

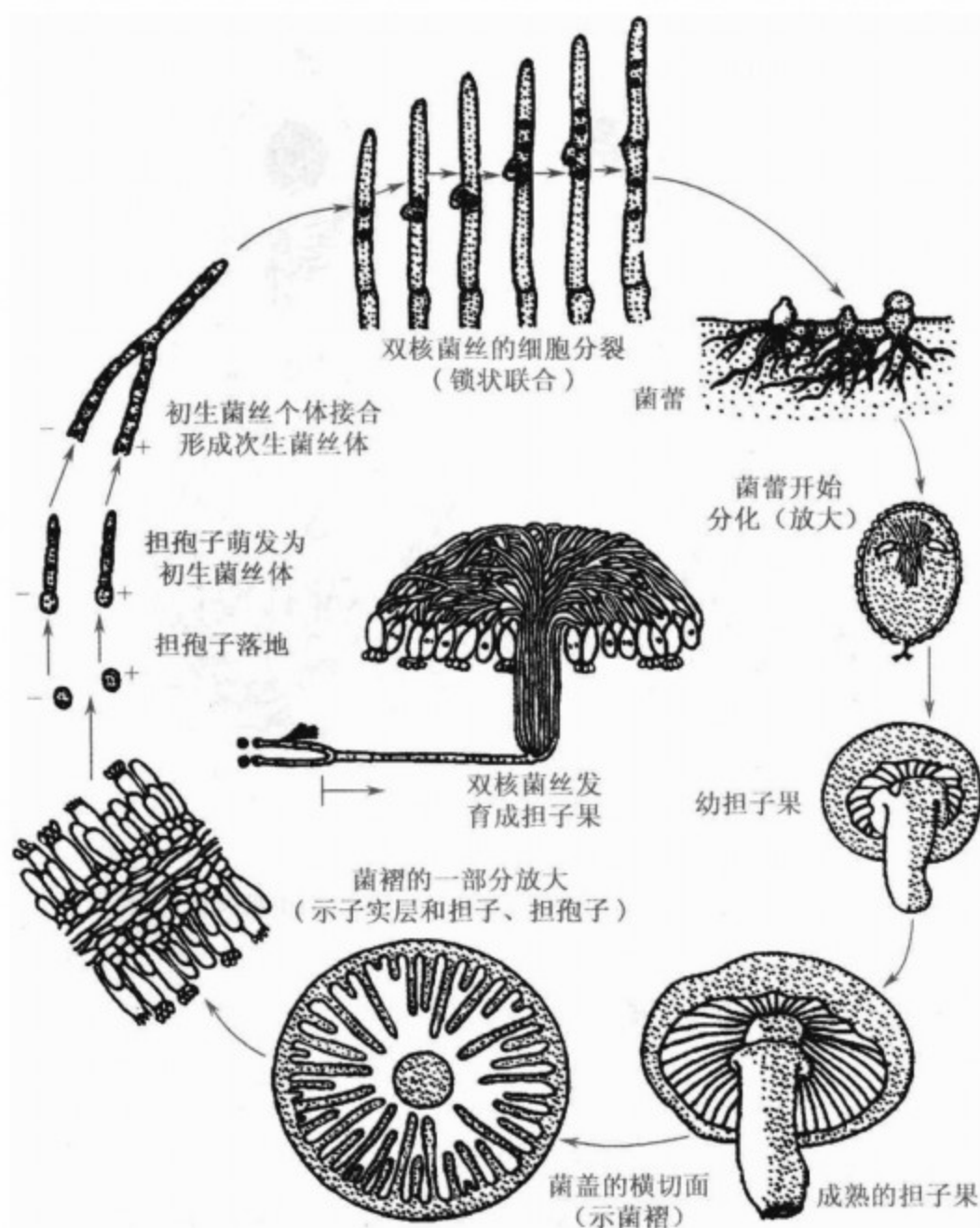


图 11-21 蘑菇属生活史

灵芝 [*Ganoderma lucidum* (Leyss. ex Fr.) Karst] 生于栎属或其他阔叶树干基部、干部或根部，子实体木质或木栓质，有侧生柄或无柄，有坚硬而光泽的皮壳。

本目植物，在我国西北、华北、华中、西南、华东各省和台湾省均有分布。有些可作为中药，用于健脑，治神经衰弱，慢性肝炎，消化不良，对防止血管硬化和调节血压也有一定效能，有些可用作滋补剂。

半知菌亚门 (Deuteromycotina)

本亚门的菌类多为有隔菌丝体，在其生活史中，还只知其无性生殖，有性阶段尚未发现。为了分类上的需要，人为地将这类真菌归纳为一亚门。半知菌大多是子囊菌亚门的无性阶段，少数是担子菌亚门的无性阶段，如发现其有性阶段，则按其有性特征进行归类。

本亚门已知有 1800 余属，26000 余种，其中约有 300 属是农作物和森林病害的病原菌，还有些属是能引起人类和一些动物皮肤病的病原菌。常见的农作物病害有引起水稻稻瘟病的稻瘟菌，引起水稻纹枯病的水稻纹枯菌 (*Rhizoctonia solani* Kühn) 和引起棉花

炭疽病的棉花炭疽菌 [*Colletotrichum gossypii* (Southw.) Edgerton] 等 (图 11-22)。

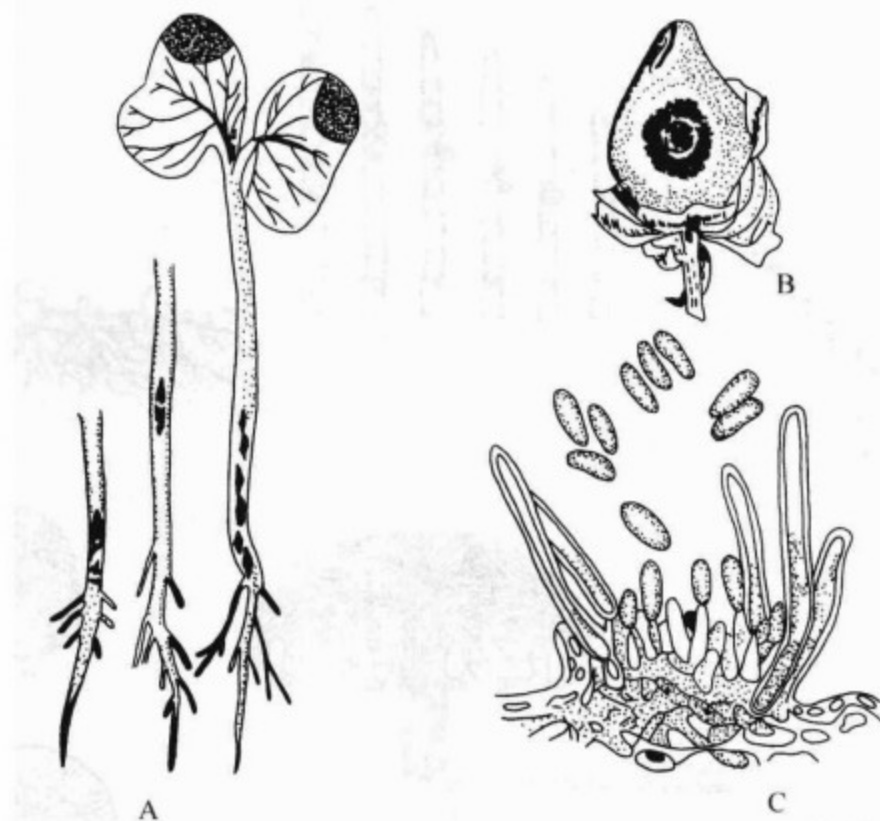


图 11-22 棉花炭疽菌

A. 幼苗受害症状 B. 棉铃受害症状 C. 分生孢子盘及分生孢子

三、菌类植物与人类的关系

(一) 菌类植物在自然界中的作用

菌类植物是自然物质的分解者。在自然界的物质循环中，菌类植物占有很重要的地位。菌的活动，对碳与氮的循环尤为重要。经细菌的活动，动植物遗体腐烂分解成二氧化碳和水等简单的化合物，重新为植物所利用。土壤中不能被植物利用的物质转化成可利用的物质，森林下的枯枝落叶分解成腐殖质，增加土壤肥力。

真菌常通过产生胞外蛋白、有机酸和其他代谢产物来提高其适应严酷环境（如污染严重的环境）的能力。在工业生产中产生的废水往往富含金属、无机营养和有机化合物等，如果不进行净化处理直接排放将导致环境的持续恶化。白腐菌 (*Phanerochaete chrysosporium*) 被发现具有高效的废水处理能力，也被认为在土壤生物修复中具有潜在的应用价值。

除真菌外，细菌在环境净化中的作用不可忽视。某些光合细菌可在污染严重的水体环境下生存，并在其自身的代谢活动中降解有机物，发挥净化水质的作用。

(二) 菌类植物的应用

在传统的食品工业中，食品的发酵生产是菌类利用中最广泛的应用领域。酵母菌、醋酸菌、乳酸菌、霉菌等是食品加工中最常用的微生物，因而与人们的日常生活密切相关。酵母菌是面包、馒头、葡萄酒等的加工和生产中必不可少的常用真菌，而酸奶、泡菜的生产也离不开乳酸菌的发酵作用。此外，霉菌则被用于酱油、豆腐乳等的加工。此外，石油原油的分解，以及制革、造纸、制糖和制作面包等都与菌类植物的利用

有关。

人类经常食用的菌类植物主要是大型真菌。在我国,已知可用于食用的菌类多达350余种,常见的有隶属于担子菌亚门的香菇 [*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler]、草菇 [*Volvariella volvacea* (Bull. ex Fr.) Sing.]、蘑菇、黑木耳 [*Auricularia auricula* (L. ex Hook.) Underwood]、银耳 (*Tremella fuciformis* Berk.)、猴头 [*Hericium erinaceus* (Bull. Fr.) Pers.]、竹荪 [*Dictyophora indusiata* (Vent. ex Pers) Fisch.]、松口蘑 [*Tricholoma matsutake* (S. Ito. et Imai) Sing.]、红菇 (*Russula lepida* Fr.)、金针菇 [*Flammulina velutipes* (Curt. : Fr.) Sing.] 和牛肝菌 (*Boletus impolitus* Fr.) 等以及少数子囊菌亚门的种类 [如羊肚菌, *Morchella esculenta* (L.) Pers.]。不同种类的食用菌具有各自独特的风味或专一的营养价值,除了直接采收野外自然生长的可食性真菌外,人类还掌握了食用菌栽培技术,不断地培育出新型的食用菌。

在农业上,根瘤菌属 (*Rhizobium*) 和梭状芽孢杆菌属 (*Clostridium*) 及固氮菌属 (*Azotobacter*) 等,都能摄取大气中的游离态氮 (N_2),合成有机态氮 (NH_3),直接或间接供绿色植物需要。利用某些菌类植物还可制成生物肥料。例如,“5406”菌肥实际上就是放线菌类 (*Actinomycetes*) 的生物肥料,它能提高土壤肥力,刺激作物生长,并能抑制有害微生物活动。

在医药卫生方面,菌也有极广泛的用途。预防和治疗疾病的抗血清以及常见的链霉素、四环素、土霉素、氯霉素等抗菌素,都是由菌类植物中制取的。此外,灵芝、猴头菌有滋补、健生效能,可治疗胃炎和胃溃疡等,所含的多糖类还有抗癌效能。茯苓 [*Poria cocos* (Schw.) Wolf.] 则有健脾宁心之功效,冬虫夏草能补肺益肾、止咳化痰。猪苓 [*Grifula umbellata* (Pers. ex. Fr) Pilat.]、茯苓、木耳、银耳等也都有很高的医药功能。

此外,菌对人类及动、植物的健康生活有直接影响。致病菌能使人、禽、畜及植物生病受害,甚至造成死亡,如痢疾、伤寒、鼠疫、霍乱、白喉、破伤风、水稻白叶枯病、白菜霜霉病等。

第三节 地衣植物

一、地衣的一般特征

地衣 (Lichenes) 植物是一类由1种藻类与1种真菌建立的紧密共生关系而形成的多年生复合有机体 (symbiotic plant), 它们是一类特殊的低等植物类群。通常,将地衣中的真菌称为地衣型真菌 (或共生菌), 藻类称为共生藻。

地衣植物中真菌和藻类之间的共生关系具有一定程度的专一性,并非所有的真菌都可与藻类建立稳定的共生关系。地衣型真菌中绝大多数隶属于子囊菌纲,少数为担子菌纲和半知菌纲的种类。地衣中的共生藻类主要隶属于绿藻门 (共球藻属, *Trebouxia*; 橘色藻属, *Trentepohlia*) 和蓝藻门 (念珠藻属、伪枝藻属, *Scytonema*) 的种类。在一般情况下,菌类占地衣的大部分,藻类则在复合体的内部,成一层或若干团。藻类为整个植物体制造养分,而菌类则吸收水分与无机盐,为藻类制造养分提供原料,并围裹和保护藻细胞。

地衣的主要形态与类型：

①壳状地衣 (crustose lichen) 植物体薄质扁平，成壳状紧贴于树皮、岩石或其他基质的表面，如文字衣属 (*Graphis*) (图 11-23A)。此类地衣群体外观上形成各色条带或板块，如橙衣属 (*Caloplaca*) 呈红色，微孢衣属 (*Acarospora*) 呈黄色，茶渍属 (*Lecanora*) 呈绿色。有些壳状地衣甚至可包埋在岩石中生长。壳状地衣约占全部地衣的 80%。

②叶状地衣 (foliose lichen) 植物体薄片状，具背腹性，上表面和下表面差异显著。较高级的类型可为网状分枝状。具分枝的叶状地衣顶部和基部表面明显不同，因而可以将它们与绝大部分枝状地衣区分开来。叶状地衣一般通过细小的菌丝假根与基质接触，易于采下，如生于草地上的地卷属 (*Peltigera*) 和生长在岩石或树皮上的梅花衣属 (*Parmelia*) 和袋衣属 (*Hypogymnia*) 等 (图 11-23B)。

③枝状地衣 (fruticose lichen) 植物体直立，通常分枝，呈丛生状，是最为高级的地衣。它们的分枝在外形上更接近于“真正的”分枝，如石蕊属 (*Cladonia*)、松萝属 (*Usnea*) 等 (图 11-23C)。

此外，还有丝状地衣 (filamentous lichen) 如毡衣属 (*Ephebe*)；皮屑状地衣 (leprose lichen) 如癞屑衣属 (*Lepraria*)；鳞片状 (squamulose lichen) 地衣如小皿叶属 (*Normandina*) 等。

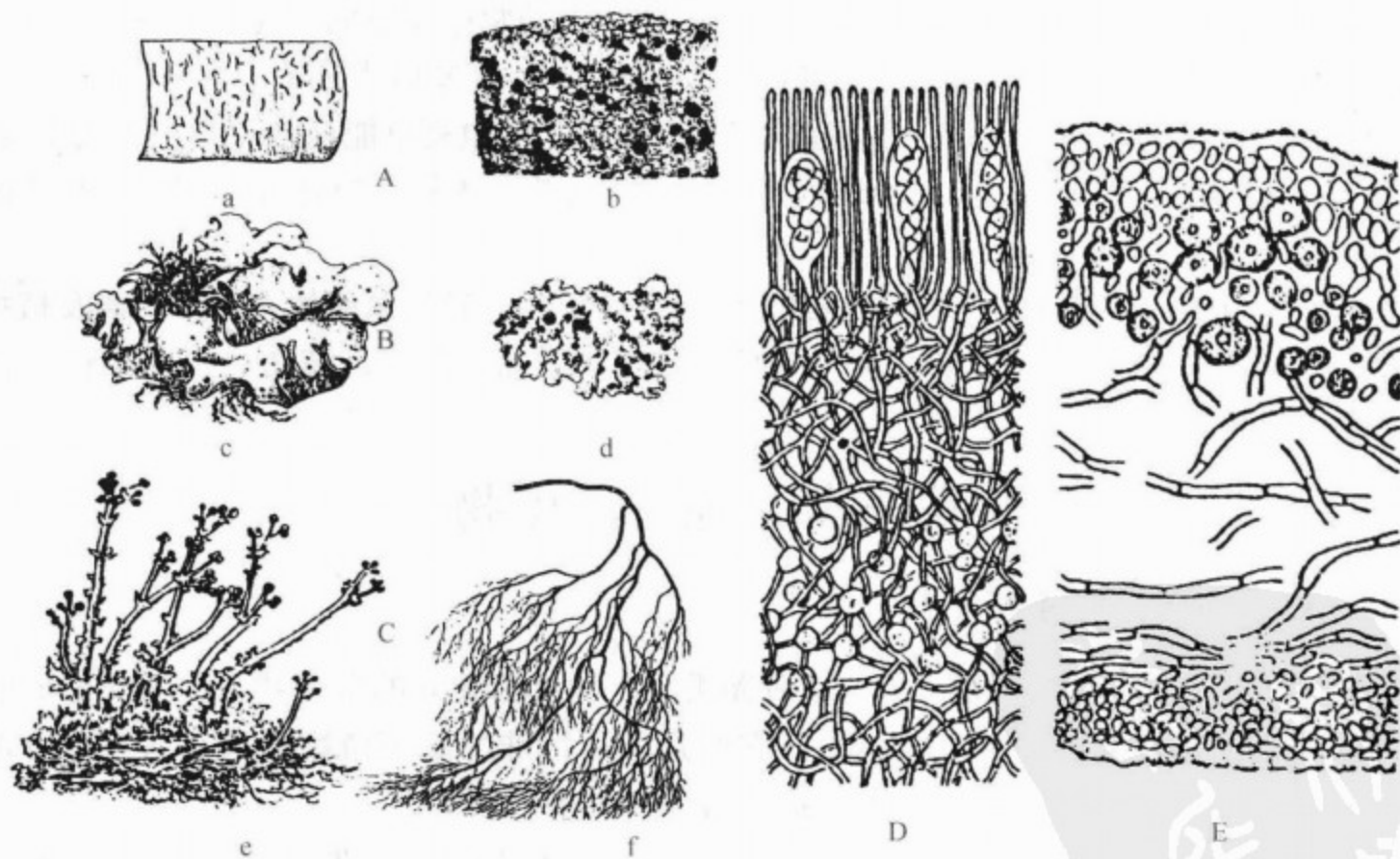


图 11-23 地衣植物的形态与结构

A. 壳状地衣 (a. 文字衣属 b. 茶渍衣属) B. 叶状地衣 (c. 地卷属 d. 梅花衣属)
C. 枝状地衣 (e. 石蕊属 f. 松萝属) D. 同层地衣 E. 异层地衣

根据地衣植物中藻体的分布规律，在结构层次上将其分为同层地衣 (homolomous lichen) 和异层地衣 (heteromorous lichen) 两种结构类型。

同层地衣没有明显的藻胞层，其上、下“皮层”都有藻类细胞和真菌的菌丝呈交织状混合一起，中部菌丝稀疏，藻细胞均匀分布其中，下皮层的一些菌丝伸入基质内，具有吸收和固着作用。壳状地衣多为同层地衣。异层地衣具有明显的藻胞层，其藻类细胞集中排列于上皮层下方，形成绿色藻层。叶状地衣、枝状地衣一般为异层地衣。在显微镜下观察，典型的叶状地衣的叶状体部位，可以区分出上皮层、藻胞层、髓层和下皮层等4个结构层次。最顶层是由共生菌的菌丝密集地交结在一起形成外层的保护层，称为上皮层。在上皮层内侧是由包埋在非常密集交织的菌丝中的藻细胞组成的藻胞层。每个藻细胞或藻细胞群通常由菌丝包裹着，有时则被吸器穿透。在藻胞层下，是由松散地交织在一起的菌丝组成的无藻细胞分布的髓层。在髓层以下的下表面部分，在结构上与上表面相似，菌丝紧密地交织，称为下皮层。下皮层上常带有假根或绒毛等结构，借此将叶状体贴于其生长的基质上（图 11-23）。有时地衣还含有真菌代谢产物组成的结构，如壳状地衣的皮层内还有多糖。

地衣植物的繁殖主要取决于地衣型真菌的类型和特性。其繁殖有营养繁殖、无性生殖和有性生殖三种类型。

①营养繁殖 是地衣最普通的繁殖方式。地衣的营养繁殖体主要有珊瑚芽、粉芽和碎裂片（lobules）等3种主要形式。珊瑚芽是叶状体表面的扩展部分，可以是圆柱状的、球状的或十字分枝状的或耳垂状的。20%~30%的叶状地衣和枝状地衣具有珊瑚芽。珊瑚芽是叶状体顶部的细小结构。粉芽是菌丝交织结构中的藻细胞细束，与珊瑚芽不同，粉芽不含皮层，相反，它们与叶状体的髓层（medulla）更为相似，极易自叶状体上脱离。碎裂片是生活的裂片，它生长在叶状地衣叶状体的边缘，它们的结构扁平，可以从叶状体上脱离后随风或水分布。

②无性生殖 地衣的藻类及真菌成员都可以产生无性繁殖的孢子。藻类的孢子可以独立生长发育，而真菌的孢子发芽后，幼菌丝若未找到合适的藻类细胞便会立即死亡。地衣型真菌的无性孢子由粉子腔（pycnidia）内产生，故这类孢子特称为粉子（pycnospores）。地衣中的藻类通常以二分分裂法在地衣叶状体内繁殖。

③有性生殖 是与其共生的地衣型真菌独立进行的。若共生真菌为子囊菌则产生子囊和子囊孢子，若为担子菌则产生担子和担孢子。地衣型真菌中子囊菌种类最多，子囊衣类地衣的藻胞层中的一些菌丝分化为囊卵胞（ascogonia）与精胞（spermogonia），两者接触，受精的囊卵胞发芽而伸出双核菌丝，即囊原菌丝，在其先端形成为子囊，其中的两个核结合成接合子，并进行减数分裂形成8枚囊孢子。此类孢子自子囊释放后萌发成菌丝，待遇到适合的共生藻细胞后才可继续生存。

地衣植物分布广泛，它们可以在各种自然基质（树皮、岩石、土壤、苔藓和其他地衣）上生长，偶然地也可在人工表面（水泥、金属）上生长。

大部分种类的地衣为喜光性类型，且需要新鲜的空气才能正常生长，因而地衣植物可以作为人类活动频繁、空气污染严重的工业城市中大气监测的指示植物。有些地衣可以耐受干燥和强光，如槽梅衣（*Parmelia sulcata* Tayl.），而另一些则可耐受高湿和阴暗生境，如裸缘梅衣属的 [*Parmotrema crinitum* (Ach.) M. Choisy.]。

不同种类的地衣大小差异很大，颜色和形状各异。小的地衣仅1mm，大的可达3m以上。绝大部分种类的地衣可以食用（或至少无毒）。地衣生长缓慢但寿命很长，如果没有干扰，可生活数百年。

二、地衣的分类

全世界有地衣约 500 属, 25 000 多种。地衣植物在形态、构造、生理和遗传特性上既完全不同于共生菌, 也有别于共生的藻类。因此, 在分类上, 通常将地衣独立为 1 门。

由于地衣植物是一类特殊的共生体, 因而地衣植物的分类和命名长期以来存在很大争议。根据地衣构造上以真菌为主、有性生殖基于真菌的子实体以及地衣中真菌种类显著多于藻类等特点, 目前的较为广泛接受的分类方法是根据地衣中真菌的类别加以分类。分类的依据主要来自于地衣的形态学、化学、地理学、生态学等研究。形态学资料包括地衣体特征和繁殖特性, 前者包括地衣体的生长型、大小和形状、皮层颜色、下皮层的假根和缘毛等, 后者包括营养繁殖体的有无、子囊盘 (apothecia) 的形状和颜色、细胞形状和数目、子囊孢子的大小和颜色等。地衣化学分类资料主要是地衣化合物的类型, 其中, 地衣多糖是藻菌共生体的主要特征产物, 它是地衣化学分类的主要指标。地衣分类上还广泛利用地理学和生态学分类数据, 如地衣的分布、生境和基质, 以及地衣中共生藻的类型 (绿藻还是蓝藻) 等。

地衣植物可根据其共生真菌的类别分为子囊衣纲 (Ascolichens)、担子衣纲 (Basidiolichens) 和半知衣纲 (Deuterolichens) 3 个纲。

子囊衣纲的地衣种类最多, 占地衣总数量的 99%, 约有 18 个目。根据子囊顶部结构及其开裂方式等主要特征分为子囊缝沟型 (如斑衣目、孔文衣目、地卷衣目等)、子囊茶渍型 (如茶渍目、鸡皮衣目、黄枝衣目等) 和子囊功能单壁型 (凹盘衣目、盘菌目、文字衣目等) 3 种类型。

属于担子菌的地衣型真菌约 50 种, 分属白蘑目、鸡油菌目和展齿革菌目等 3 个目。此外, 还有少数种类属半知衣纲, 为无子实体地衣或地衣型真菌, 如白角衣属 (*Siphula*)、地茶属 (*Thamnolia*)、癞屑衣属和绒枝属 (*Leprocaulon*) 等, 它们的归属尚未完全确定。

三、地衣植物与人类的关系

(一) 地衣植物在自然界中的作用

地衣植物在结构上是植物界最奇特的类群, 地衣体中藻菌间互惠共生关系的建立为很大程度上扩展了藻类和真菌的生态位, 使地衣本身能在其他类群植物无法生存的干热贫瘠地区正常地生长, 如壳状地衣往往是裸露岩石上唯一生长着的植物。地衣在生长过程中常不断地向体外分泌地衣酸, 腐蚀岩石, 借此加速岩石的风化和成土过程, 因而, 地衣植物是自然界名副其实的拓荒者。同时, 地衣还是自然界最主要的先锋植物, 地衣死亡后遗留下来的有机质, 为岩石发育成土壤奠定了基础, 也为苔藓植物等迁入、生长和定居创造了条件。

地衣有利于一些野生动物的生存, 在一年中的积雪覆盖的冬季是某些动物面临生存危机最关键的时间, 这时地衣往往是它们在春季来临前唯一的食物来源。因此, 地衣在维持地球生态系统多样性方面发挥着积极的作用。同时, 有些种类的地衣能够进行固氮作用, 它们将空气中游离的氮素固定下来, 为维管植物的氮素利用提供保障。

此外,地衣植物还在控制土壤侵蚀方面发挥重要的作用。

但有的地衣可危及森林,尤其对茶树、柑橘之类危害较大,常以假根穿入寄主的皮层构成危害。

必须知道:构成地衣的真菌是一群特殊的真菌,这群特殊真菌通常只是与藻类或蓝细菌处于互惠共生的生态系统中才能生存于自然界。因此,地衣本身也是共生生态系统多样性的体现。我国已知的地衣不足 2000 种,其中约有 200 种为中国特有种。事实上,全世界范围内还有大量的现存的地衣种类未被发现,我国地衣物种多样性研究起步更晚,由于大气污染和森林采伐,有些种类的地衣很可能在发现前就已灭绝,而更多种类的地衣已处于濒危状态。因此,加强地衣物种多样性保护刻不容缓。

尽管地衣是一类可耐受干旱、贫瘠生境的先锋植物,但是地衣对环境污染非常敏感,大气污染是导致地衣濒危的最重要原因。因此,地衣植物的保护必须建立在环境保护的基础上,在实践中可在地衣种类丰富的地区设置自然保护区,加强环境保护的教育与宣传,及时开展中国地衣物种多样性的调查和研究,为地衣植物的保护提供科学依据。

(二) 地衣植物的应用

人类在认识地衣植物的过程中,逐渐了解了各种地衣的特性,有些地衣与人类生产和生活关系密切,具有显著的经济价值,已被广泛利用。人类对地衣植物的利用主要涉及以下几个方面:

大气污染的指示植物 尽管地衣植物可以适应高热、贫瘠等非常严酷的环境条件,但是,地衣植物也是一类对大气污染非常敏感的植物,空气中极少量的二氧化硫也能使其逐渐死亡。枝状地衣对大气污染最为敏感,叶状地衣次之。因此,地衣可作为污染监测的指示植物,根据地衣多样性、种群和时空分布的变化等监测空气污染的程度和对生态系统的影响等。

药用和食用 历史上,某些地衣被认为具有药用价值。粉芽肺衣 (*Lobaria pulmonaria* Hoffm.) 和槽梅衣 (*Parmelia sulcata* Tayl.) 用于肺病。犬地卷 [*Peltigera canina* (L.) Willd.] 则被用于狂犬病的治疗。在民间医学中,有些种类的地衣还被制作成“茶”而加以利用,如滇西北藏族和纳西族将白雪茶、红雪茶和青雪茶等作为传统保健茶。某些可用作药物软膏的活性成分。松萝酸 (usnic acid) 能抑制革兰氏阳性细菌的生长。动物实验已经证实,有些地衣脂肪酸和糖类具有抗肿瘤作用。此外,作药用的地衣还有松萝 (*Usnea diffracta* Vain.) 和石蕊 [*Cladonia cristatella* (Fkl.) Wainio.] 等。

有些地衣可以食用,石耳属 (*Umbilicaria*) 味道鲜美,在中国、日本和北美等地被广泛食用。有时,鹿蕊属 (*Cladonia*) 及冰岛衣 [*Cetraria islandica* (L.) Ach.] 也用作救荒食物,但绝大部分地衣口味苦涩,营养价值较低。

工业利用 在工业上,地衣主要用作染料和香料工业的原料。人类利用地衣生产染料的历史悠久,最早的文献记载,古罗马人用染料衣 (*Rocella tinctoria* DC.) 经发酵而获得的一种紫罗兰色染料。而从梅衣属、肉疣衣属 (*Ochrolechia*) 和扁枝衣属 (*Evernia*) 等地衣中提取的褐色染料仍用于羊毛的染色,并有杀菌作用。香料工业中则以拟扁枝衣属 (*Pseudevernia*)、扁枝衣属地衣为原料加工提取物。此外,石蕊、染料衣、

红粉衣 (*Ochrolechia tartarea* Mass.) 可提取酸、碱指示剂；石蕊试纸是以石蕊等地衣为原料生产的。

第四节 苔藓植物门

一、苔藓植物的一般特征

苔藓植物 (Bryophyta) 植株矮小，最大的也只有数十厘米。多生于阴湿处的土壤、林中树皮和朽木上，少数生于水中或岩石上。它们虽然脱离水生环境进入陆地生活，但大多数仍需生长在潮湿地区，它们是植物从水生到陆生过渡的代表类型。

苔藓植物结构简单，是一群小型的非维管高等植物 (图 11-24)。较低级的种类其植物体为扁平的叶状体，比较高级的种类其植物体有类似茎、叶的分化，称为拟茎叶体，但都没有维管组织和真根。只有假根，假根是单细胞或单列细胞组成的丝状分支结构，有吸收水分、无机盐和固着植物体的功能。

苔藓植物的生活史有明显的世代交替。在世代交替中，配子体绿色、独立生活、占优势，孢子体不发达，寄生于配子体上，依赖配子体提供养分。

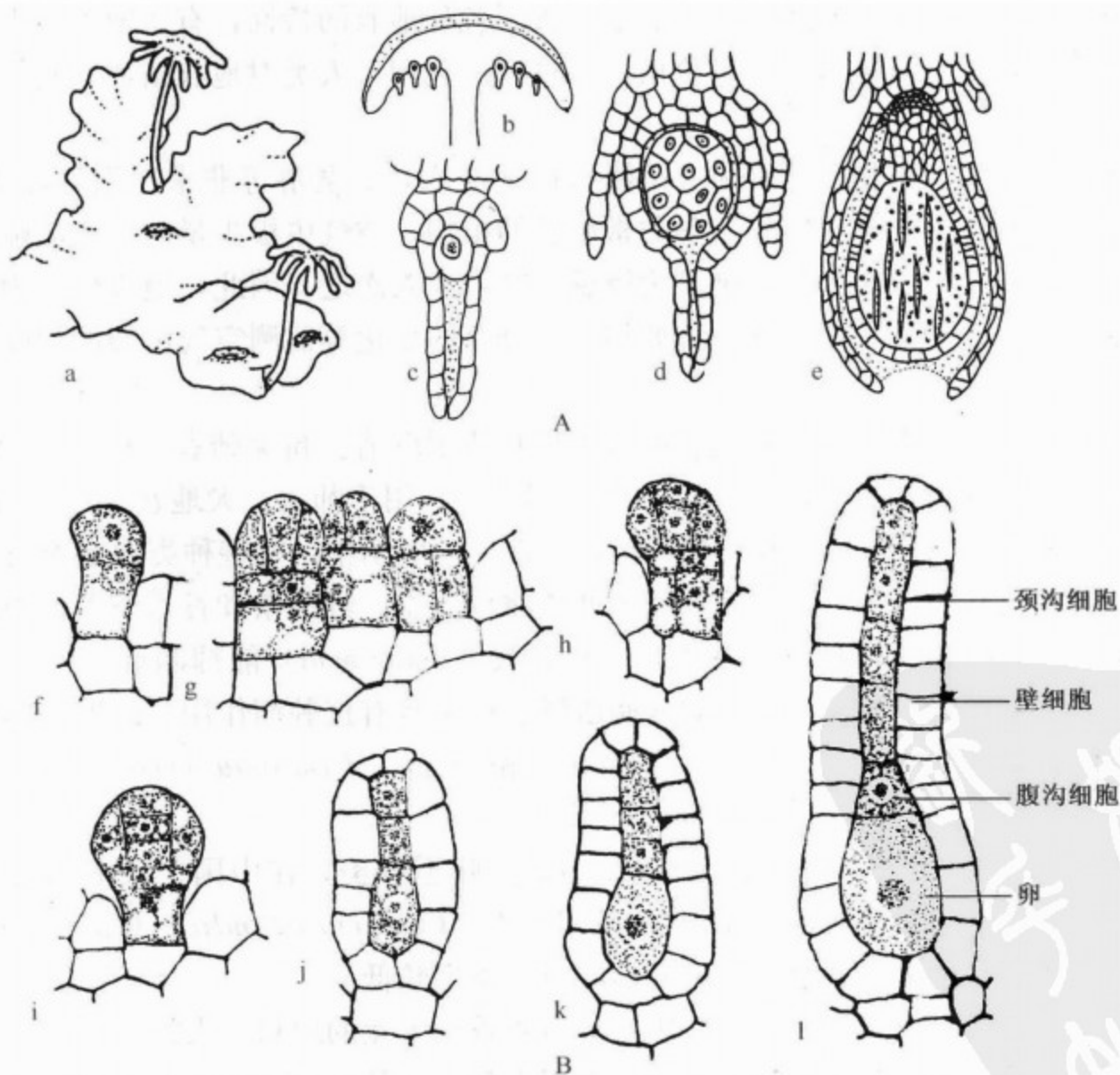


图 11-24 地钱的雌性构造 (A) 与颈卵器的发育 (B)

a. 雌株 b. 雌器托纵切 c. 受精后的颈卵器 d. 具幼胚的颈卵器 e. 孢子体 f~l. 从原始细胞分裂至成熟的颈卵器形成过程

苔藓植物的雌、雄性生殖器官分别生于配子体的雌、雄器托上，且都是由多个细胞组成。雌性生殖器官长颈烧瓶状，称为颈卵器（archegonium）（图 11-24）。依其形态组成，颈卵器分为腹部（venter）和颈部（neck）。依其结构和功能，颈卵器包括位于外部的多数壁细胞（一般为多层细胞）和被壁细胞保护着的一个卵细胞、一个腹沟细胞（ventral canal cell）和一连串颈沟细胞（neck canal cell）四部分。雄性生殖器官称精子器（antheridium），呈棒状或球状，由一层壁细胞和其内精子母细胞或精子所组成。精子长而卷曲，具鞭毛（图 11-25）。

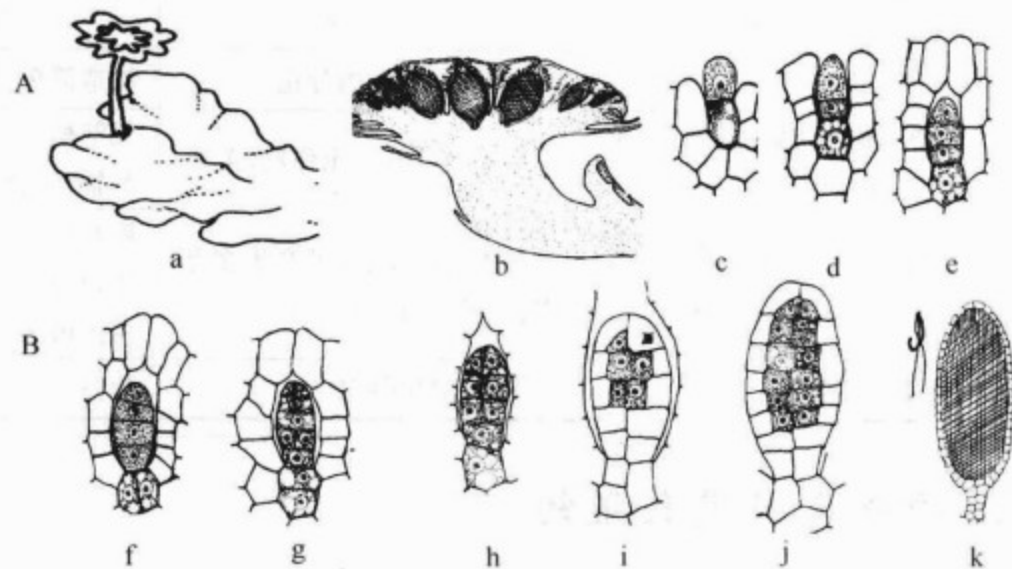


图 11-25 地钱的雄性结构 (A) 与精子器的发育 (B)

a. 雄株 b. 含精子器的雄器托纵切面 c~k. 精子器发育各阶段 (依 Haupt)

苔藓植物的精子与卵细胞成熟后，精子借助于水游到颈卵器附近，解体中的颈沟细胞和腹沟细胞提供精子运动所需的物质、能量，并诱导精子游向卵细胞，精卵受精形成合子，合子有丝分裂，发育成胚。胚发育成孢子体。苔藓植物的孢子体分为孢子囊（又称孢蒴，capsula）、蒴柄（seta）和基足（basal foot）三部分。基足嵌生于配子体植株顶端，呈吸器样吸取配子体中的养分，营养自身；蒴柄是连接基足与孢子囊的柄状结构；孢子囊是孢子体远离配子体一端的结构，其内的造孢组织发育成孢子母细胞，孢子母细胞经减数分裂发育成单倍体的孢子。孢子传播后，在适宜的条件下，萌发成丝状体（称原丝体，protonema），原丝体上生出芽体，芽体进一步发育成配子体。

苔藓植物虽然构造简单，但对陆生生活具有重要的生物学意义。从“茎”开始已有皮部（为薄壁细胞）和中轴（多为厚壁小细胞）之分；“叶”则具有中肋结构，类似种子植物的叶脉。尽管苔藓植物缺乏维管组织构造，但是它们的有性生殖器官是多细胞的，形成精子器和颈卵器；受精卵在母体内发育成多细胞的胚，由胚发育成孢子体，这些特性对适应陆生生活具有重要的生物学意义，所以苔藓植物归类为高等植物。但许多学者认为，苔藓植物没有形成真正的根、茎、叶，受精作用离不开水，致使在陆生生活的发展中受到一定的限制，不能飞跃发展，因而成为进化中的一个旁支。它也是高等植物中最原始、结构比较简单的类群。

在生活史中，配子体占优势而孢子体不发达，平常所见到的苔藓植物是它的配子体，具有叶绿体，能进行光合作用，而孢子体不甚明显，不能独立生活，寄生或半寄生在配子体植株上，由配子体滋养孢子体。可见，苔藓植物的生活史具有配子体占优势的异型世代交替，这是区别于其他高等植物的一个重要特征。

苔藓植物现有约 23 000 种，遍布于世界各地，我国约有 3450 种。根据苔藓植物原丝体的发达程度和营养体的形态可将其分为苔纲 (Hepaticae)、藓纲 (Musci)。1899 年，美国植物学家 M. A. Howe 又把角苔类从苔纲中分出，命名为角苔纲 (Anthocerotae) (表 11-4)。

随着人们对藻苔属 (*Takakia*) 植物配子体的形态认识的不断深入，有人认为该属属于原始的苔类植物；进一步研究发现，藻苔属孢子体更像藓类，于是，主张将其独立出来，设立藻苔纲 (Takakiopsida)。

表 11-4 苔纲、藓纲和角苔纲的主要区别

	苔 纲	藓 纲	角苔纲
植物体	叶状体	有假根和茎、叶的分化	构造简单的叶状体
孢蒴	蒴柄短，多无蒴轴、具弹丝，不规则(4 瓣)开裂	蒴柄长，有蒴轴、无弹丝，盖裂	无蒴柄，孢蒴长角状，常有蒴轴，纵长 2 瓣裂
孢子萌发	原丝体不发达，不产生芽体，只形成 1 个配子体植株	原丝体阶段发达，可产生多芽体、配子体植株多	原丝体不发达，不产生芽体，只形成 1 个简单的配子体植株
代表植物	地钱等	葫芦藓、泥炭藓等	角苔

二、苔藓植物的分类与代表植物

(一) 苔纲 (Hepaticae)

1. 基本特征

植物体 (配子体) 为叶状体，或有“茎”、“叶”的分化，有背腹之分，常为两侧对称，有单细胞的假根。有性生殖器官埋藏于配子体中，孢子体不发达。多分布于热带、亚热带。

本纲分为 5 目：①藻苔目 (Takakiales)，②美苔目 (Calobryales)，③叶苔目 (Jungermanniales)，④囊果苔目 (Sphaerocarpaceae) 和⑤地钱目 (Marchantiales)。

从形态学上，可以将苔类分为三个主要的类型：复杂叶状体 (complex thalloid)、简单叶状体 (simple thalloid) 和茎叶体 (leafy)。复杂叶状体和茎叶体是单系类群，而简单叶状体不是单系类群。复杂叶状体在其上表面有气孔，伞状配子囊，如蛇苔 [*Conocephalum conicum* (L.) Dum.]; 简单叶状体苔类通常带状，常有中肋，如带叶苔 (*Pallavicinia subciliata*)；茎叶体苔类有叶状茎，通常有三行叶，如羽苔 (*Plagiochila* spp.)。

也有人将本纲分为三目：①叶苔目，多数为茎叶体，少数为叶状体；多生于热带、亚热带。②地钱目，其配子体全为叶状体。③角苔目，其配子体为叶状体，有性生殖器官埋藏于配子体中，孢子体不发达。

2. 代表属种

地钱 (*Marchantia polymorpha* L.) 生于阴湿地，其配子体为叉状分枝的叶状体，生长点位于分叉凹陷处。叶状体的背面有菱形或多边形的小区。各区中央有一个气孔。腹面有多细胞的鳞片和单细胞的假根。成熟的叶状体由上表皮、气室层 (air chamber) (或同化组织层)、薄壁细胞层和下表皮构成 (图 11-26)。

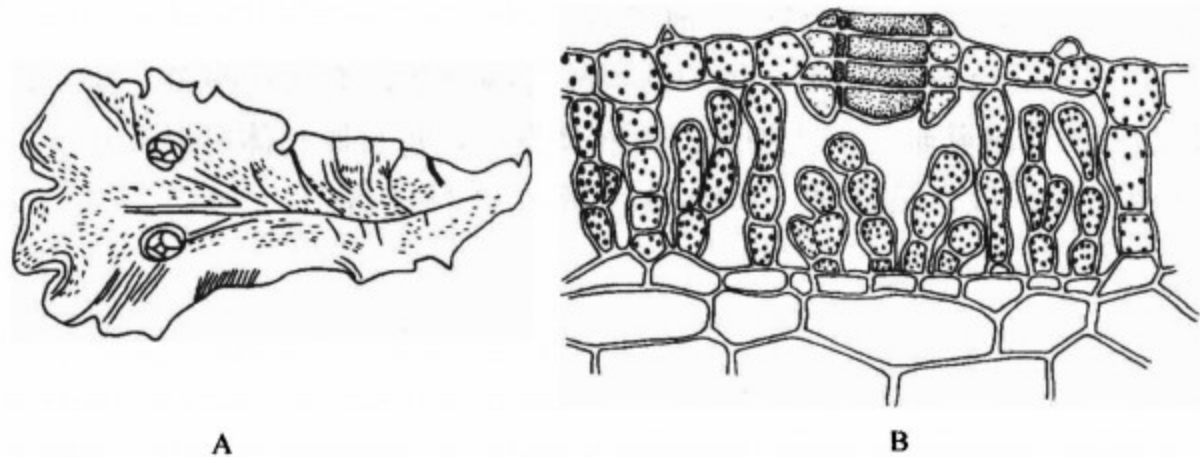
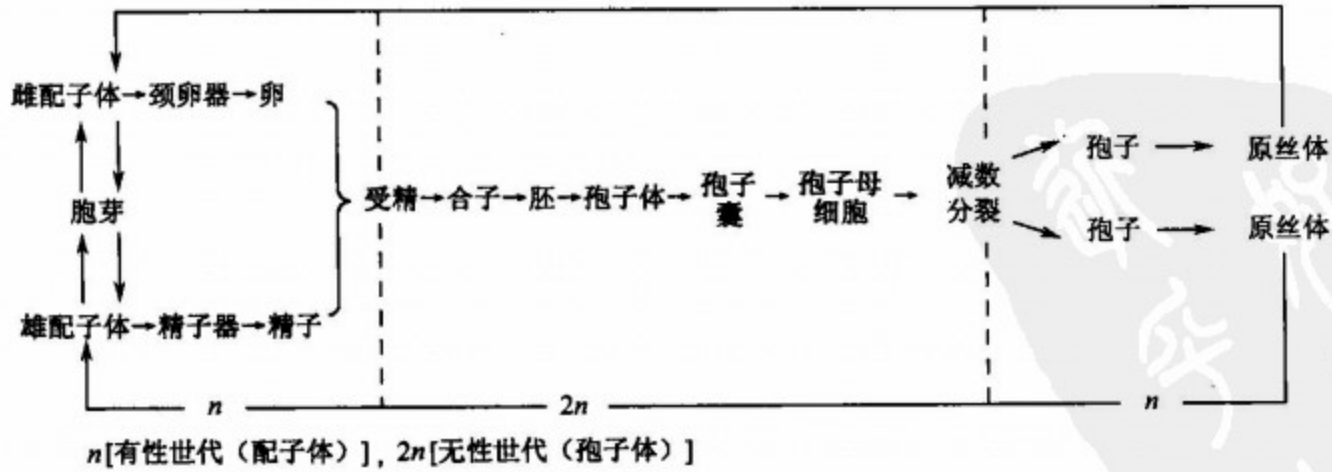


图 11-26 地钱叶状配子体及其部分横切

A. 具有胞芽杯的地钱配子植物体 B. 植物体部分横切

地钱主要以胞芽 (gemmae) 进行营养繁殖。胞芽生于叶状体背面的芽杯 (gemma-cup) 内，似倒挂的绿色“小提琴”，成熟后脱落，形成新配子体。

地钱为雌雄异株，雌、雄配子体背面的中肋处产生伞状的雌器托 (archegoniophore) 和雄器托 (antheridiophore)，二者均呈伞状，均由托柄和托盘两部分组成。雌器托盘边缘有指状伸出的芒线，托盘腹面有倒悬的瓶状颈卵器。颈卵器分颈部和腹部。颈部由壁细胞和一行颈沟细胞组成；腹部由壁细胞、腹沟细胞和卵细胞三部分组成 (图 11-24)。雄器托的托盘背面生有很多小孔，每一孔腔中各有一精子器。成熟的精子器近似球形，外有一层细胞组成的壁，中间生有很多具有两条卷曲鞭毛的精子。成熟颈卵器的颈沟细胞与腹沟细胞解体，精子借助于水游入颈卵器中与卵结合形成合子。颈卵器的两侧各有一片蒴苞 (involucre)，将颈卵器遮盖。各颈卵器外均有一假被 (pseudoperianth) 围绕。颈卵器中的合子萌发成胚，成长为孢子体，孢子体基部有基足，伸入配子体中吸取养分，上部球形的孢子囊称为孢蒴，孢蒴下有蒴柄。孢蒴中的孢子母细胞经过减数分裂形成孢子。孢蒴中有长形、壁上有螺旋状增厚的弹丝 (elater)，可帮助孢子散出。孢蒴成熟后顶部不规则纵裂，孢子在适宜的环境中，萌发成仅有 6~7 个细胞的原丝体，进而分别发育成雌、雄配子体。现将地钱的生活史图解如下：



(二) 藓纲 (Musci)

1. 基本特征

藓纲的植物种类繁多，个体也多，分布遍及全球。植物体为具单列细胞假根的茎、

叶（无背腹之分）体，多为辐射对称。孢子萌发形成原丝体（protonema），原丝体上生出带叶的配子枝（gametophore）。孢子体的结构较苔纲复杂，孢蒴具蒴盖、蒴齿，多数种类有蒴帽，其内有发达的蒴轴，但无弹丝。原丝体发达，每一原丝体可形成几个芽体。

本纲分为泥炭藓目、黑藓目（Adeae）和葫芦藓目三目。

2. 代表属种

1) 泥炭藓属 (*Sphagnum*)

本属植物如泥炭藓 (*S. cymbifolium* L.)，其叶无中肋，由一层细胞组成。细胞有两种，一种细长，含有叶绿体，连成网状，是活细胞；一种是大而无色的死细胞，且其细胞的壁呈螺纹增厚并具水孔（图 11-27）。活细胞环绕着死细胞。植物体吸水力强，消毒后可作药棉的代用品。死后的植株所形成的泥炭可作肥料及燃料。

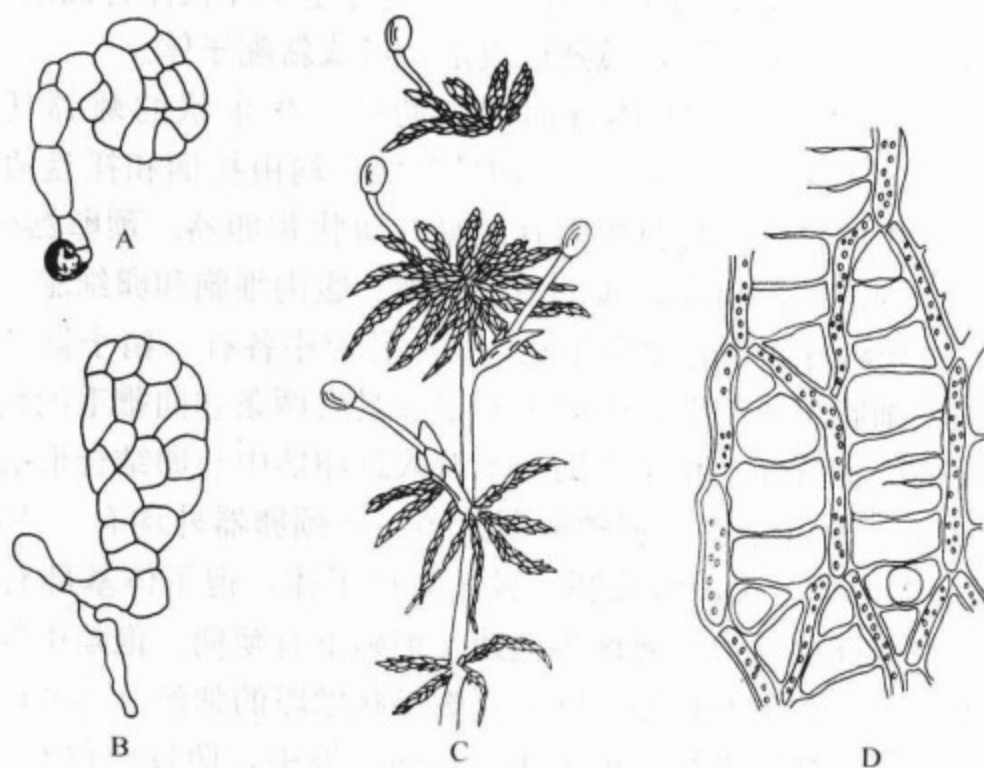


图 11-27 泥炭藓

A、B. 幼原丝体 C. 植株一部分，示孢子囊及细长的伪足 D. 叶的一部分表面观，示含叶绿体的细胞

2) 葫芦藓属 (*Funaria*)

现以葫芦藓 (*F. hygrometrica* Hedw.) 为例介绍本属的特征。葫芦藓植株矮小，习生于阴湿含有机质或氮素丰富的地方，常分布于山林火烧迹地及村落附近。植物体绿色丛生，茎直立，有茎、叶分化，叶倒卵形、螺旋状排列于茎上。茎的基部产生多数假根，将植物体固着于基质上。雌雄同株，雄枝顶端的叶较大，中央为雄器苞（由橘红色的精子器与单列细胞的隔丝所组成）（图 11-28）。精子器呈长棒状，有短柄，其中有很多螺旋状、具有两条鞭毛的精子。雌枝顶端的叶集生呈芽状，其中分布着数个颈卵器。精子借助水进入颈卵器并与其中的卵细胞结合发育成胚，胚发育形成孢子体。随着孢子体的生长，蒴柄先发育，迅速伸长，使颈卵器断裂成为上下两部分，上部发育成为蒴帽（calyptra）。孢子体顶端膨大成的囊状部分称为孢蒴，孢蒴下为蒴柄和基足。孢蒴的顶部除去蒴帽可见蒴盖。孢蒴内的造孢组织发育为孢子母细胞。孢子母细胞经减数分裂后形成四分孢子，孢子成熟后，孢蒴盖裂，蒴齿帮助孢子散出。孢子遇到适宜环境萌发形

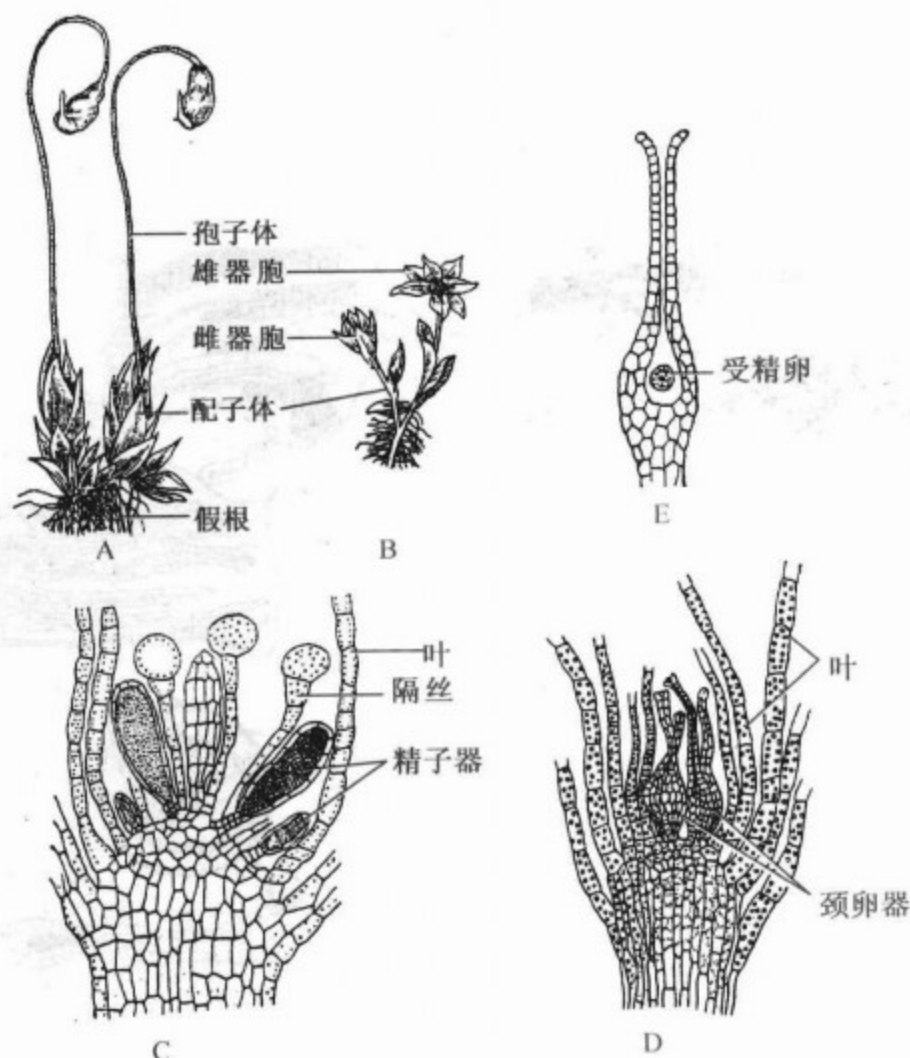


图 11-28 葫芦藓形态与结构

- A. 具孢子体的植株 B. 具颈卵器和精子器的植株 C. 雄枝枝端纵切面 D. 雌枝枝端纵切面
E. 已受精的颈卵器，颈沟细胞、腹沟细胞已消失
a. 假根 b. 叶 c. 孢子体 d. 蒴帽 e. 雌枝 f. 雄枝 g. 精子器 h. 隔丝
i. 叶 j. 颈卵器 k. 受精卵 (依贺学礼)

成多细胞而有分枝的绿色原丝体，原丝体上发生芽体，芽体再发育成直立的营养体，即配子体（图 11-29）。

三、苔藓植物的起源与演化

苔藓植物被认为是结构最简单、在地球上出现最早的陆生植物。关于苔藓植物的起源问题，目前尚无一致的意见。主要有起源于绿藻和起源于裸蕨类 2 种观点。

绿藻起源论认为：苔藓植物的原丝体阶段与藻类特征相似。其理由为：含有的色素相同、细胞壁成分相似、贮藏的淀粉相同、精子均具有两条等长的顶生鞭毛，孢子萌发时先形成的原丝体与丝状藻类也很相似，轮藻的卵囊和精子囊的构造可与苔藓植物的颈卵器和精子器相比拟。

在印度等地发现绿藻门胶毛藻科的佛氏藻 (*Fritschella tuberosa* Yengar.) 和在日本及加拿大西部沿海地区发现苔类植物的藻苔 (*Takakia lepidoxioides* Hatt. et Inoue) 也为苔藓植物的藻类起源说提供了佐证。佛氏藻体由许多丝状藻丝交织而呈垫状，其中，有些丝状体可伸入土壤成为无色的假根细胞，而有些丝状体为向上的单列细胞，呈气生枝状态，这种结构与苔藓植物中叶状的苔类相似。而藻苔在形态和结构上非常类似于藻类，其配子体的结构也非常简单，没有假根，只有合轴分枝的主茎，颈卵器侧生或顶生在主茎上。在人们发现其颈卵器之前，藻苔一直被看作是一种藻类植物。藻苔的精子器、精子、孢子体迄今尚未发现，它可能是藻类与苔藓植物之间的过渡类型。

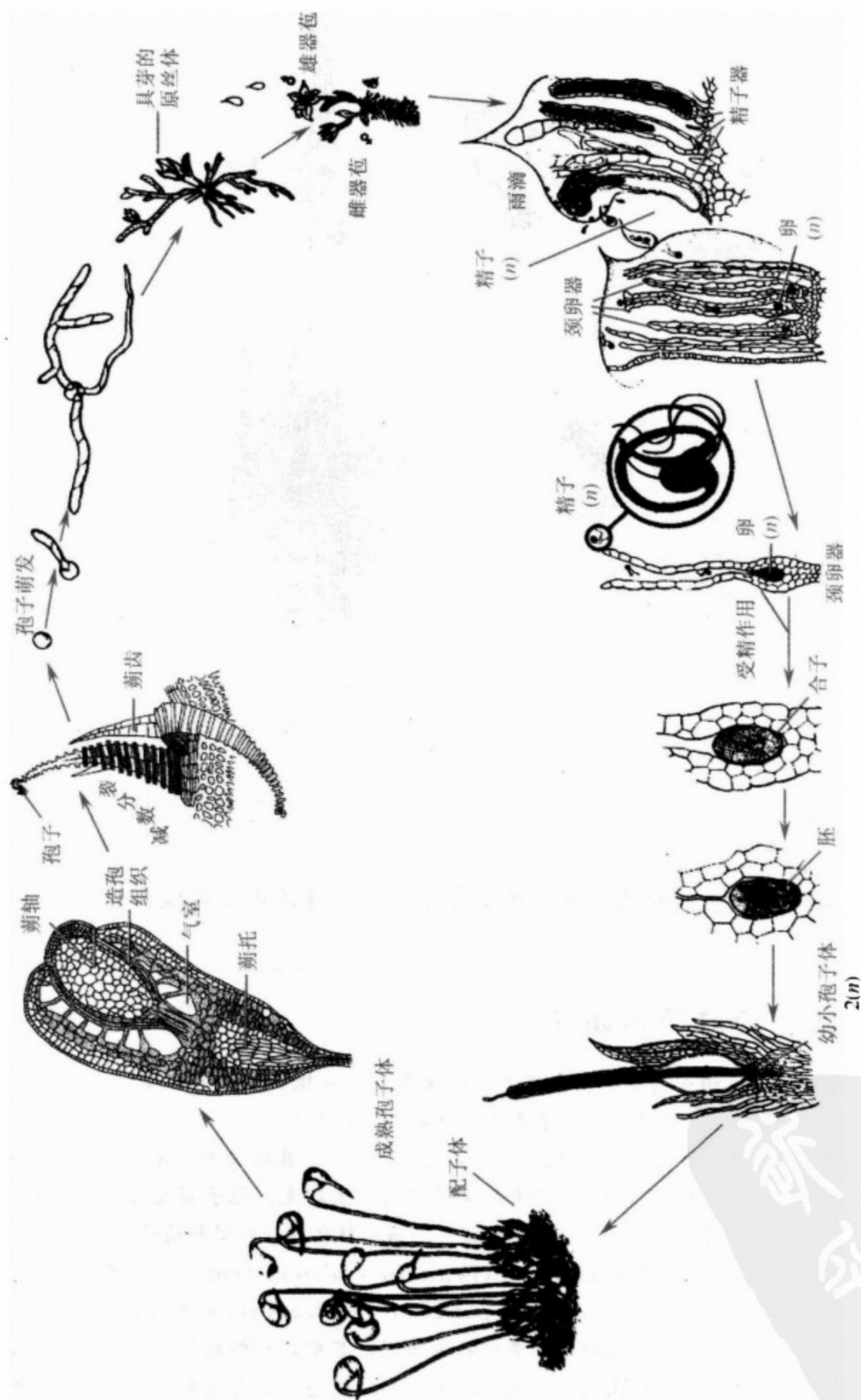


图 11-29 葫芦藓生活史

裸蕨起源论认为,苔藓是由裸蕨类植物退化演变而来。理由是:裸蕨类中的角蕨属(*Hornea*)和鹿角蕨属(*Rhynia*)没有真正的叶与根,只在横生的茎上生有假根,这与苔藓植物体有相似之处;在苔藓植物中没有输导组织,而在裸蕨类中,也可以看到输导组织消失的情况;此外,根据地质年代的记载,苔藓植物比裸蕨类晚出现数千万年,从年代上也可以说明其进化顺序。

这两种观点至今证据不足,有待今后进一步研究。在苔藓植物中,苔类和藓类相比,哪一个原始,哪一个进化,不同学者的看法也不一致。

苔藓的配子体占优势,孢子体依附在配子体上,而配子体的构造简单,没有真正的根和输导组织,有性生殖必须借助于水,这都表明它是由水生向陆生过渡的类群,在陆地上难于进一步适应和发展,因而不能像其他孢子体发达的陆生高等植物那样,能很好地适应陆生生活。另外,苔藓植物的孢子体不能独立生活,须寄生于配子体上,因此有学者认为苔藓植物是植物界的系统演化中的一个盲枝。

四、苔藓植物与人类的关系

(一) 苔藓植物在自然界中的作用

苔藓植物与自然及人类的关系密切。苔藓植物是自然界的拓荒者之一,它们和蓝藻、地衣等植物常常首先出现于裸露的岩面、新形成的陆地表面或冻土、沙土地带,成为改造自然的先锋植物。苔藓植物可以分泌一些酸性物质,逐渐溶解岩面,它们能积蓄空气中的灰尘和水分,以及其遗体的分解与有机物质的积累,在经历悠久岁月后,逐渐形成土壤,为其他植物的生存创造了有利条件。

苔藓植物生长快,吸水力强,能使沼泽陆地化或使森林沼泽化。在沼泽地带,苔藓植物往往吸干积水,同时它们的遗体逐渐堆积填平洼地,并向沼泽地中心扩展,最后使沼泽变成陆地。在这些地方,草本植物和木本植物接踵而来,原有的湖泊、沼泽演替成森林。但在空气湿润而寒冷的北方针叶林地带中,常因过于繁茂的苔藓植物大量吸收水分而加大了土壤酸性,抑制了森林树木的生长,影响树种的萌发和林木的天然更新,长期作用的结果能使森林演变成沼泽地。

苔藓植物对水分、土壤、空气成分等环境因素的反应非常敏感,在不同的森林中或土地类型上常出现不同种类的苔藓植物,因而可利用苔藓植物来指示森林的类型和确定宜于造林的树种与林型。另外,苔藓植物因其结构简单,叶片多由单层细胞组成,又无角质层保护,易受有害气体的伤害,对大气污染很敏感,如空气中 SO_2 平均浓度若高于 $1.54 \times 10^{-5} \mu\text{l/L}$,将造成苔藓的急性伤害,致使叶色由绿转黄、变褐。因此,国内外都已用苔藓植物作为监测大气污染的指示体。

(二) 苔藓植物的应用

苔藓植物的药用历史久远。400多年前,中国人就已利用凤尾藓(*Fissidens*)和金发藓属(*Polytrichum*)的某些种类作为利尿和刺激毛发生长的药物。在印度和北美地区,真藓属(*Bryum*)、提灯藓属(*Mnium*)、泽藓属(*Philonotis*)和金发藓属桧叶金发藓(*Polytrichum juniperinum* willd. ex hedw)常用来治疗烧伤、青肿和创伤。在法国,地钱被用作利尿剂。某些苔藓植物的提取物已被证实具抗菌和抗病毒活性,如蛇苔、波叶提灯藓(*Mnium undulatum* Schrad. ex Brid.)和薄网藓 [*Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.]对某些致病性细菌具有极强的抗菌活性。水生长

喙藓 [*Rhynchostegium riparioides* (Hedw.) Card.] 的提取物对革兰氏阴性细菌, 特别是大肠杆菌 (*Escherichia coli*)、奇异变形杆菌 (*Proteus mirabilis*)、阴沟肠杆菌 (*Enterobacter cloacae*) 和绿脓杆菌 (*Pseudomonas aeruginosa*) 等具有显著的抗菌活性。扭口藓属 (*Barbula*) 和反纽藓属 (*Timmiella*) 的某些种类的石油醚提取物被发现对革兰氏阳性细菌和革兰氏阴性细菌均有抗菌活性。泥炭藓可在厌氧环境中生长, 不易腐烂, 成为泥炭形成的最主要原料, 而泥炭藓被发现具止血和杀菌特性。泥炭藓醇 (sphagnol) 可用于治疗湿疹、干癣、瘙痒症、痔疾、冻疮、疥疮、粉刺和其他皮肤疾病。

苔类植物的抗菌活性也已经被证实, 半月苔属 (*Lunularia*)、石地钱属 (*Reboulia*) 和带叶苔属 (*Pallavicinia*) 的抗菌活性很可能与体内的半月苔酸 (lunularic acid) 有关。目前, 已经从多种苔藓植物中分离到了与抗菌活性相关的活性成分, 如光萼苔属 (*Porella*) 中的水蓼二醛 (Polygodial)、蛇苔中的 Norpiguison 和半月苔 [*Lunularia cruciata* (L.) Dum. ex Lindb] 的半月苔素 (Lunularin) 等。另外, 从折叶苔 [*Diplophyllum albicans* (L.) Dum.] 和鳞叶折叶苔 [*D. taxifolium* (Wahl.) Dum.] 中分离得到的 Diplophyllin 对人类上皮样肿瘤细胞具有显著的抑制作用。

苔藓植物在园艺上的应用。主要用作土壤添加剂、栽培中的装饰材料 and 庭院美化。泥炭是最重要的土壤调节剂, 在世界各地被广泛采用。在日本, 苔藓植物常被用作庭院的观赏植物, 覆盖于树干、岩石等表面以强化庭院的古色古香的美感。大金发藓 (*Polytrichum commune* L. ex Hedw.)、南亚白发藓 (*Leucobryum neilgherrense* C. Muell.) 和梨蒴珠藓 (*Bartramia pomiformis* Hedw.) 等还常用作盆景艺术的材料。苔藓植物还有利于土壤稳定和保湿。

苔藓植物用作燃料。泥炭藓沼泽地酸性很强 (pH 2~4), 在缺氧情况下泥炭藓下层逐渐死亡, 堆积若干年后往往形成厚几米到几十米的泥炭层, 俗称草炭或草煤, 可作燃料, 农业上可用于改良土壤和制造颗粒肥的原料。我国东北和西南地区泥炭蕴藏量大, 具有广阔的利用前途。在芬兰和德国等发达国家, 苔藓植物较早被用作燃料。泥炭藓适宜于产生沼气, 在未来可能成为生产电力和热能的重要燃料来源。泥炭藓形成的泥炭含硫量低, 与木材燃烧产热相比, 其热能利用的环境和生态意义重大。

日常生活中的应用。在印度等地, 苔藓植物常用作加工床垫、沙发垫、枕头的原料。在喜马拉雅山区, 人们将某些苔藓植物干燥后制成粗粉用于谷物等的驱虫剂。在德国, 泥炭藓与羊毛混用织成价廉物美的布料。在印度, 泥炭藓、柏状灰藓 (*Hypnum cupressiforme* L.)、齿叶平藓 (*Neckera crenulata* Harv.) 等常用作苹果和李子等水果运输的包装材料。

环境监测和生态修复中的应用。在古生代泥盆纪中后期, 地球上即开始出现苔藓植物。苔藓植物是一类从水生向陆生生活过渡的植物类群, 作为生态系统中重要的生产者之一, 苔藓植物还在自然界扮演着拓荒者的角色。苔藓植物结构简单、分化程度低, 对环境污染极度敏感, 早在 20 世纪 60 年代于荷兰举行的首届关于大气污染对动植物影响的欧洲学术会议上, 苔藓植物就被推荐为大气污染的指示植物。

某些水生藓类能作为水体钙和其他营养元素的指示植物。由于适宜于苔藓植物正常生长的土壤 pH 范围非常窄, 因而可作为土壤 pH 状况的指示植物。在热带地区, 由于苔藓植物覆盖于土壤, 雨水对土壤的侵蚀作用和土壤矿质的淋溶作用均可得到有效的缓解。某些苔藓植物为蓝藻等的生物固氮作用提供适宜的底物, 因而在自然界营养循环中发挥着重要的作用。

泥炭藓具有的重金属吸收特性, 被用作过滤和吸收剂处理含 Ag、Cu、Cd、Hg、Fe、Sb 和 Pb 的工业废水。它也可用来过滤土壤、去污剂、染料和微生物等有机物。作为吸收剂的某些苔藓植物的产品, 吸收能力强, 吸收容量可达其自身重量的 12 倍以上, 而且所需存储空间小, 因而应用前景广阔。研究发现, 波瓣合叶苔 [*Scapania undulata* (L.) Dum.] 对 Pb、Hg、Cd、Cr、Cu 和 Ni 等重金属具有超强的累积能力, 被认为在污染水体和土壤的植物修复 (phytoremediation) 中具有巨大的应用潜力。

(三) 苔藓植物的保护

苔藓植物作为植物界最关键的类群之一,在全球生态系统中发挥重要的调节作用。同时,苔藓植物在植物进化、系统发育学研究以及经济利用等方面具有不可替代的作用。因此,苔藓植物及其多样性的保护不但具有重要的生物学意义,而且具有潜在的应用价值。

苔藓植物的保护已受到世界各国植物学家的普遍重视,世界自然保护联盟(IUCN)于2000年公布了包括92个种的世界濒危苔藓植物红色名录。我国也于2004年通过了中国首批濒危苔藓植物红色名录,该名录涉及苔类12科、角苔类1科和藓类28科。中国是苔藓植物种类及其多样性最丰富的国家之一,且约有35个特有属,有些种类在系统发育上处于非常关键的地位,因此在我国尽早开展苔藓植物保护意义深远。

与其他植物类群相比,苔藓植物对环境变化更为敏感,自然生境的破坏往往导致苔藓植物种群规模锐减。在我国,苔藓植物的生存面临严重的威胁,空气污染、森林砍伐、大规模的基础设施建设以及人类过度的活动已造成苔藓植物所需的阴湿生境的改变。在我国首批列入红色名录的82种苔藓植物中,有36种划为极危种、29种划为濒危种,需要采取积极措施加以保护。

关于苔藓植物的保护,主要采用原地保护和迁地保护两种策略。原地保护是在物种的天然生境进行就地保护,通过建立自然保护区、减少人类活动的干扰,维持生境的稳定,从而使物种得到有效保护。迁地保护是将物种迁离其原生境的保护策略。2000年8月,英国在邱园微体繁殖实验室启动了濒危苔藓植物迁地保护项目,发展了濒危苔藓植物的收集、组织培养和低温保存等的技术标准,并研究了将培养的植株重新回归自然生境的可能性。

第五节 蕨类植物门

一、蕨类植物的一般特征

蕨类植物(Pteridophyta)又称羊齿植物(fern),具有真正的根、茎、叶和维管组织的分化。维管组织包括木质部和韧皮部两部分,其中木质部由专门运输水分和无机盐的管胞组成,韧皮部由专门运输有机物的筛胞组成,一般无次生构造。因此,蕨类植物既是高等的孢子植物,又是原始的维管植物(图11-30)。维管组织的形成是植物适应陆地生活的结果。

蕨类植物的根系为须根系。茎多为根状茎,在土中横走、上升或直立。茎的解剖结构包括表皮、皮层和中柱三部分。中柱有原生中柱(protostele)、管状中柱(siphonostele)、网状中柱(dictyostele)和多环管状中柱(polycyclic siphonostele)等多种类型(图11-31)。叶有小型叶(microphyll)和大型叶(macrophyll)之分,大型叶种类占绝大多数。大型叶常为多次羽状分裂或呈复叶。孢子囊(sporangium)单生或群生,着生孢子囊的叶称为孢子叶(sporophyll),因而有孢子叶和营养叶之分。有些种类的孢子叶集生茎顶,形成孢子叶球(strobilus)或称为孢子叶穗(sporophyll spike)。孢子有同型孢子(homospory)和异型孢子(heterospory)两类。

蕨类植物无性繁殖时,在原始的蕨类植物中,孢子叶常聚生于枝顶,形成球状或穗状的孢子叶球或孢子叶穗,其孢子叶的近轴面或基部由一群细胞发育形成的孢子囊,且孢子囊壁具多层细胞。这样的孢子囊称为厚孢子囊(eusporangium);在进化的真蕨类植物中,孢子囊仅由一个细胞发育而来,且孢子囊壁仅有一层细胞,其孢子囊为薄孢子

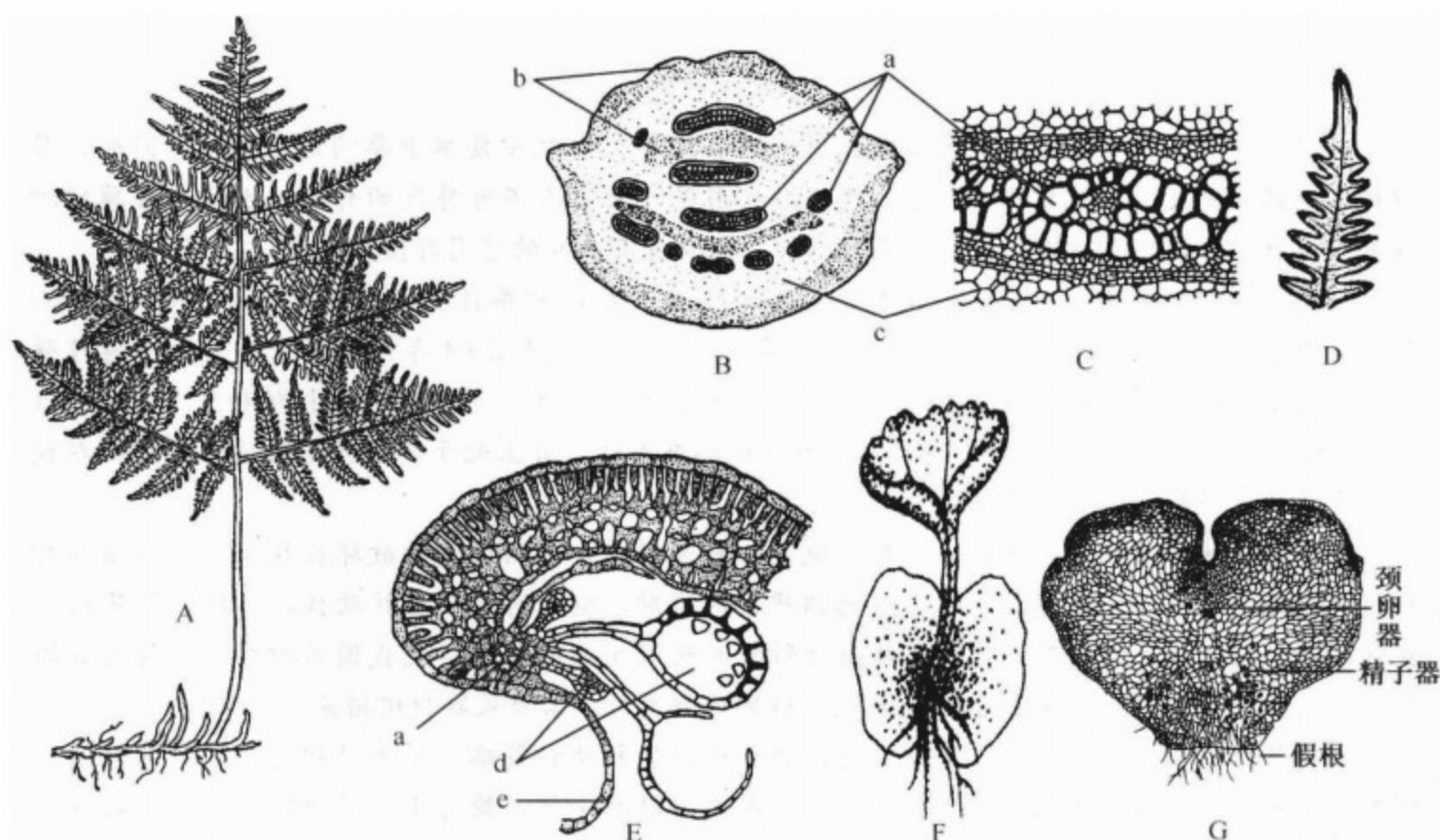


图 11-30 蕨成熟孢子体 (A~E)、幼孢子体 (F) 与配子体 (原叶体) (G)

A. 孢子体 B. 根状茎的横切面轮廓图 C. 茎部分横切面放大, 示维管束构造 D. 孢子叶一部分
E. 孢子叶的横切面, 示孢子囊群盖 F. 孢子体幼体 G. 配子体
a. 维管束 b. 厚壁组织 c. 薄壁组织 d. 孢子囊 e. 囊群盖

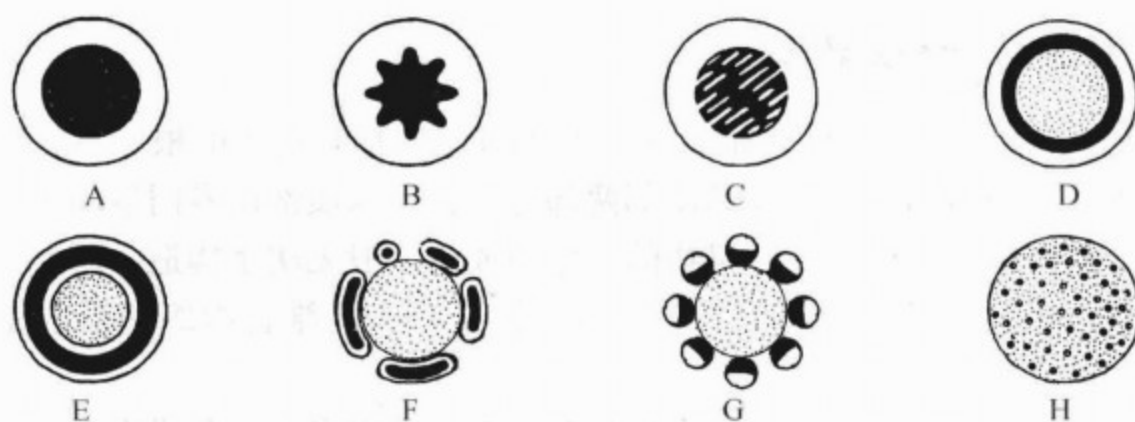


图 11-31 蕨类植物的中柱类型

A. 原生中柱 B. 星状中柱 C. 环状中柱 D. E. 管状中柱 F. 网状中柱 G. 真中柱 H. 散生中柱
(黑色表示木质部, 白色表示韧皮部, 小黑点表示髓部)

囊 (leptosporangium)。高等蕨类的孢子囊或孢子囊群 (堆) 多生于孢子叶的背面、边缘或特定的孢子叶上。水生蕨类植物的孢子囊群生于特化的孢子果 (sporocarp) 内。孢子囊内的孢子母细胞减数分裂产生单倍体的孢子, 孢子发育成微小的原叶体 (prothallus, 或称配子体)。有性生殖时, 在原叶体的腹面 (少数为背面) 产生雌雄生殖器官颈卵器和精子器。精卵成熟后受精形成合子, 合子发育成胚, 胚进一步发育成孢子体。蕨类植物的配子体和孢子体皆能独立生活, 但孢子体发达、占优势, 有明显的世代交替。

蕨类植物绝大多数为草本植物, 蕨类植物约有 12000 种, 我国约有 2600 种。主要分布于热带、亚热带地区水湿条件较好的地区, 如森林、沼泽、溪流、岩缝或高山等地。

二、蕨类植物的分类与代表植物

在分类上，蕨类植物常作为一个自然群被列为蕨类植物门 (Pteridophyta)，并将其分为石松纲 (Lycopodinae)、松叶蕨纲 (Psilotinae)、木贼纲 (Equisetinae) [楔叶纲 (Sphenopinae)] 和真蕨纲 (Filicinae)。

关于蕨类植物的分类，不同的植物学家有不同的观点。有人在这 4 个纲外加水韭纲 (Isoetinae) 而成为 5 个纲，或将其提升为 4 个亚门或 5 个亚门。1987 年，我国蕨类植物学家秦仁昌教授将蕨类植物门分为 5 个亚门，即石松亚门 (Lycophytina)、水韭亚门 (Isoephytina)、松叶蕨亚门 (Psilophytina)、楔叶亚门 (Sphenophytina) 和真蕨亚门 (Filicophytina)，它们都具有两个彼此独立生活的世代交替，孢子体具有维管组织，通常为多年生草本，产生孢子，孢子产生小的线状或叶状的配子体 (原叶体)，在同一个或不同的原叶体上生出颈卵器和 (或) 精子器进行有性生殖；前 4 个亚门为小体型蕨类，又称为拟蕨植物 (fern allies)，是一些较原始而古老的蕨类植物，现存种类很少；真蕨亚门为大体型蕨类，是进化而繁茂的蕨类植物 (表 11-5)。

现将不同亚门的特征区别列检索表如下：

1. 叶小型，一般不分裂，茎相对于叶发达
 2. 茎中实，叶绿色，螺旋排列
 3. 茎块状，叶长；水生 水韭亚门 (Isoephytina)
 3. 茎伸长，叶小；多陆生
 4. 孢子囊一室 石松亚门 (Lycophytina)
 4. 孢子囊三室 松叶蕨亚门 (Psilophytina)
 2. 茎中空，叶退化成膜质鳞片状，轮状排列 楔叶蕨亚门 (Sphenophytina)
1. 叶大型，常羽状或掌状分裂，茎相对于叶不发达 真蕨亚门 (Filicophytina)

表 11-5 蕨类植物 5 亚门主要特征比较

特征	石松亚门	水韭亚门	松叶蕨亚门	楔叶蕨亚门	真蕨亚门
孢子体	根	真根	真根	假根	真根
	茎	具气生茎	粗壮似块茎	具根状茎和气生茎	根状茎和气生茎，节间明显、中空
	叶	小型叶，具 1 条叶脉	小型叶，细长条形，具叶舌	小型叶，具 1 条叶脉或无	小型叶鳞片状，轮生，侧面联合成鞘齿状，非绿色，1 条叶脉
	孢子囊	厚孢子囊单生于孢子叶叶腋基部，组成孢子叶球	厚孢子囊生于孢子叶基部特殊的凹穴中	厚孢子囊，2 或 3 个形成聚囊	5~10 个厚孢子囊生于孢囊柄六角形盘状体下面
	孢子	同型或异型	异型	同型	同型，具弹丝
配子体	形态和营养方式	柱状或块状，无叶绿素，与真菌共生，有的含叶绿素，有的生于孢子壁内	在大、小孢子壁内发育	柱状有分枝，不含叶绿素，与真菌共生	绿色，垫状，自养
	精子	纺锤形或长卵形，具 2 条鞭毛	螺旋形，具多条鞭毛	螺旋形，具多条鞭毛	螺旋形，具多条鞭毛

(一) 石松亚门 (Lycophytina)

1. 基本特征

孢子体具匍匐的根状茎和直立的气生枝，茎二叉式 (dichotomy) 分枝、原生中柱，须毛状假根，小型叶，常螺旋状排列，有时对生或轮生。孢子囊属于厚孢子囊 (由多层细胞组成) 厚壁型，单生于孢子叶腋的基部，或聚生于枝端形成孢子叶球 (穗)，孢子同型或异型。

2. 代表属种

1) 石松属 (*Lycopodium*)

约 400 种，广布世界各地。我国有 20 多种。叶螺旋状排列，无叶舌。孢子同型。配子体 (雌雄同体) 小。常见有石松 (*L. clavatum* L.) (图 11-32)，全草可入药，孢子粉可做丸药包衣，亦可作为铸造工业的优良分型剂和照明工业的闪光剂。

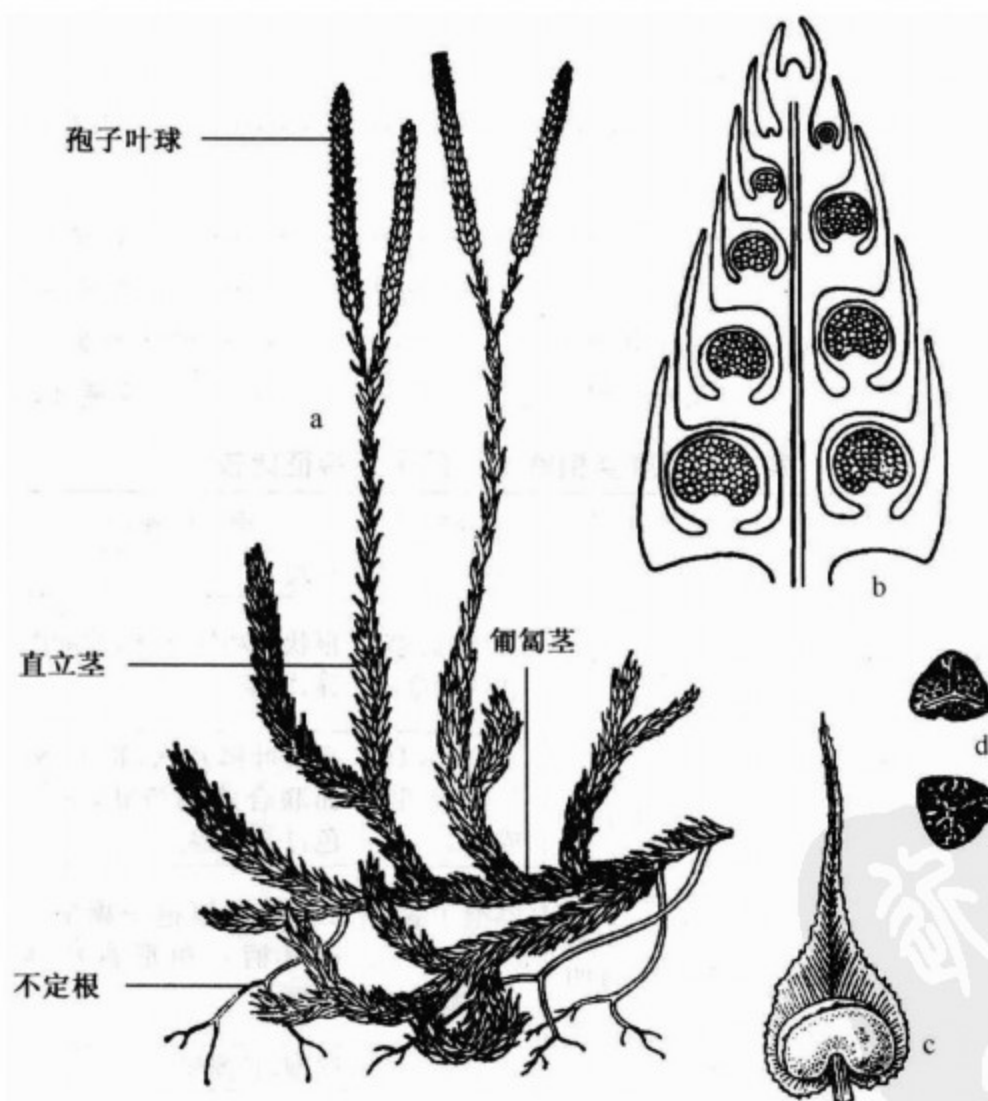


图 11-32 石松

a. 植株 b. 孢子叶球纵切 c. 孢子叶及孢子囊 d. 孢子

2) 卷柏属 (*Selaginella*)

全世界约 700 种, 我国 50 多种。植株的茎平卧时, 腹面生有细长的根托 (rhizophore), 生有不定根, 叶同型或异型, 具有叶舌。孢子囊与孢子均为异型, 配子体 (雌雄异体) 极退化。该属常见植物有卷柏 [俗称九死还魂草, *S. tamariscina* (Beauv.) Spr.]。

(二) 水韭亚门 (*Isoephytina*)

水韭亚门仅存水韭属 (*Isoetes*), 约有 70 多种, 我国有 4 种, 孢子体为草本, 生于水边或水底, 叶细长似韭, 丛生于短粗的茎上, 叶舌生于孢子囊的上方。有大、小孢子囊及其孢子。精子具多鞭毛 (图 11-33)。常见的有中华水韭 (*I. sinensis* Palmer)。分布于长江下游地区, 由于适宜的生境受到人为干扰, 植株已非常稀少, 为国家一级重点保护植物。

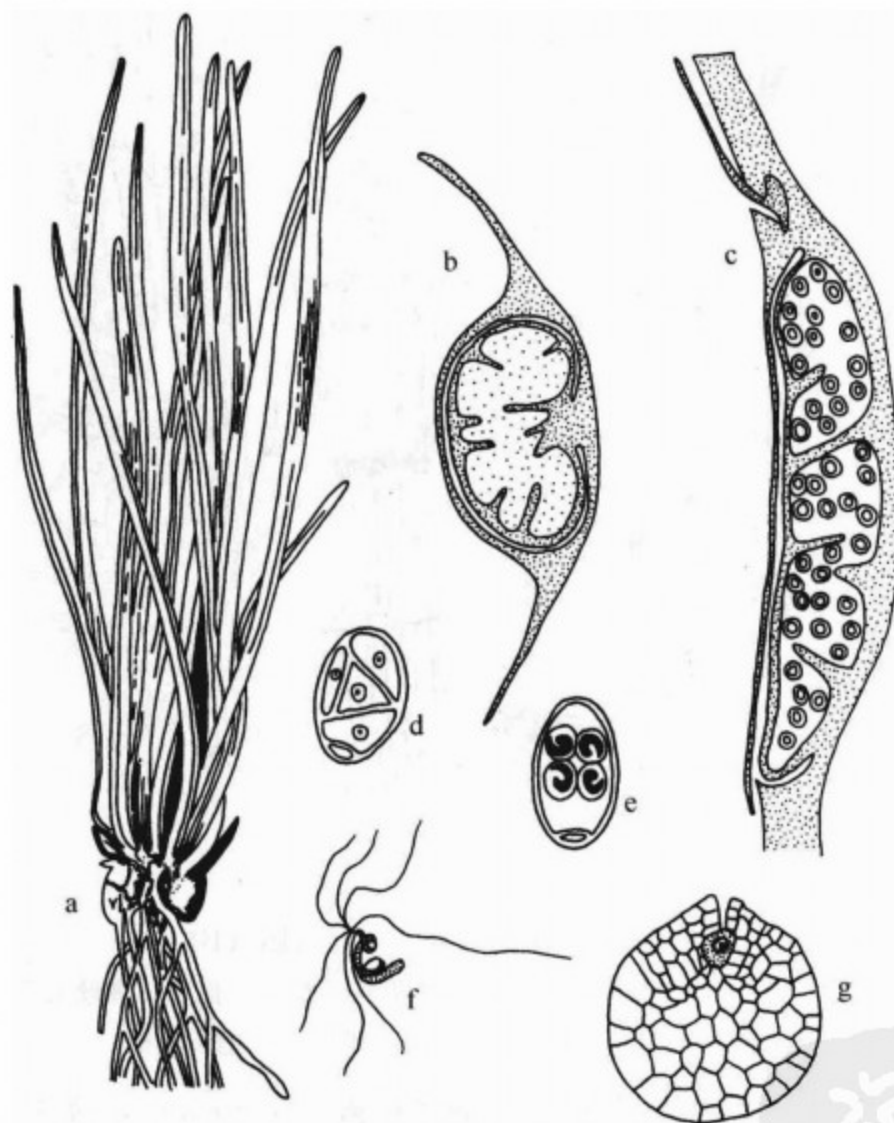


图 11-33 水韭属

a. 植株 b. 小孢子囊纵切 c. 大孢子囊纵切 d、e. 雄配子体 f. 游动精子 g. 雌配子体 (依 Coulter)

(三) 松叶蕨亚门 (*Psilophytina*)

松叶蕨亚门为原始的陆生植物类群, 孢子体仅有假根, 叶为小叶型, 枝多次二叉分枝。孢子囊生于柄状孢子叶近顶端, 孢子同型。雌雄同体, 游动精子螺旋形, 具多数鞭毛。我国只有松叶蕨属 (*Psilotum*) 一属, 分布于我国南方的有松叶蕨 [*P. nudum* (L.) Griseb.]。

(四) 楔叶蕨亚门 (*Sphenophytina*)

楔叶蕨亚门又称木贼亚门。有根、茎、叶的分化, 茎具有明显的节和节间, 叶小, 鳞片状轮生;

孢子囊穗生于枝顶，孢子叶盾状 (peltate)，下生多个孢子囊；孢子同型，具有四条弹丝 (图 11-34)；精子螺旋形，具多数鞭毛，可游动。

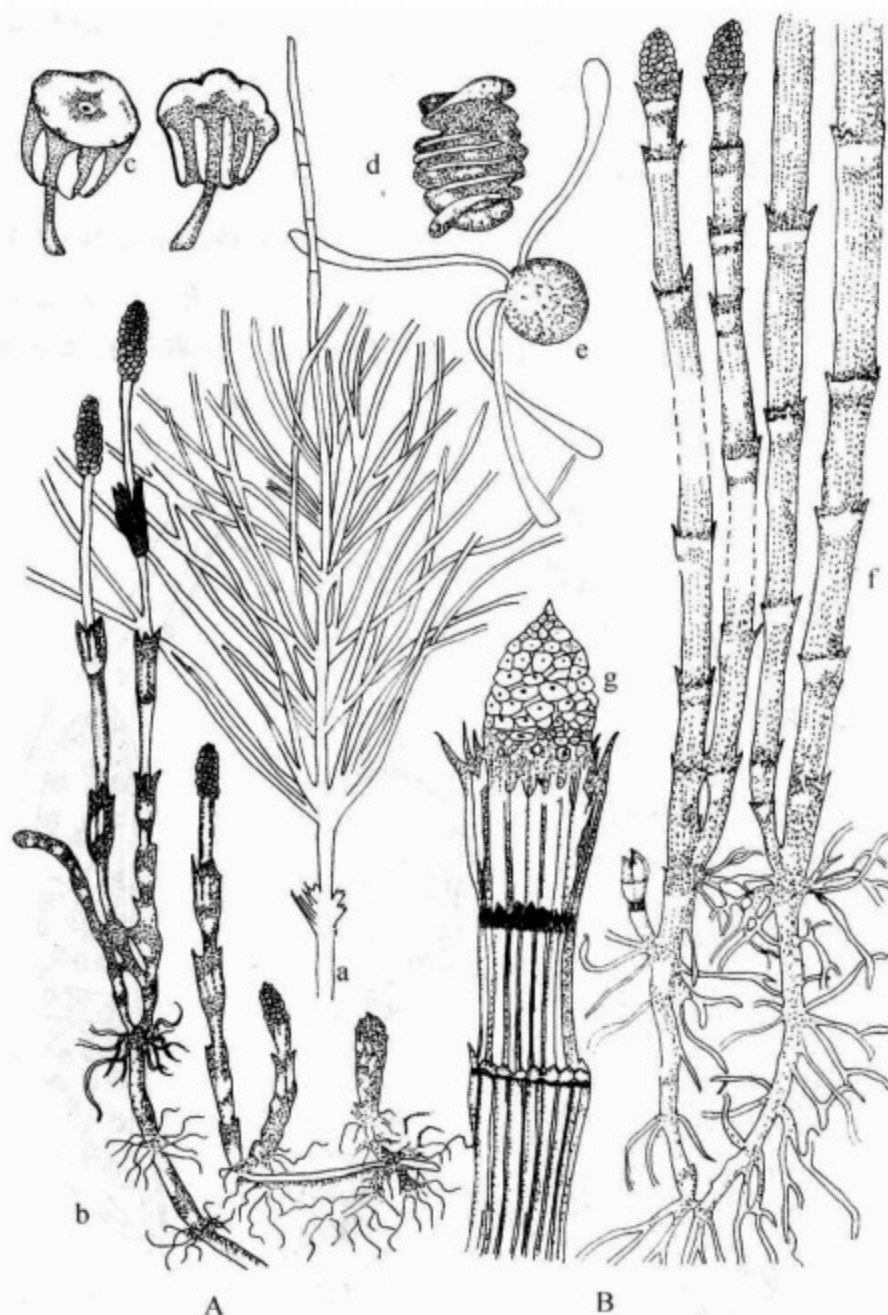


图 11-34 问荆属 (A) 与木贼属 (B)

a. 不育茎一部分 b. 可育茎 c. 可育叶及孢子囊 d. 孢子，弹丝未弹开
e. 孢子，弹丝已弹开 f. 植株一部分 g. 孢子囊穗

楔叶蕨亚门现仅存木贼属 (*Hippochaete*) 和问荆属 (*Equisetum*)，约 30 多种，我国约有 9 种。问荆 (*E. arvense* L.) 可入药，有清热利尿的作用，也为田间杂草。

(五) 真蕨亚门 (Filicophytina)

1. 基本特征

孢子体发达，有明显的根、茎、叶分化。根为不定根，茎除树蕨 [*Alsophila spinulosa* (Wall. ex Hook.) R. M Tryon.] 外全为根状茎，中柱类型多样，叶为大型叶，又分为单叶或复叶，幼时拳卷，成长中逐步展开。孢子囊着生于叶缘或叶背，汇集成各种孢子囊群 (sorus)，有或无囊群盖 (indusium)，孢子同型。配子体常为心脏形，

雌雄生殖器官生于腹面。

真蕨约有 10 000 种以上，我国有 40 科 2500 种。可分为厚囊蕨纲 (Eusporangiopsida)、原始薄囊蕨纲 (Protoleptosporangiopsida) 和薄囊蕨纲 (Leptosporangiopsida)。

2. 代表植物

1) 厚囊蕨纲

孢子囊为厚囊型 (eusporangiate type)，由一群细胞发育而成。孢子囊壁具多层细胞。常见的有心叶瓶尔小草 (*Ophioglossum reticulatum* L.)、瓶尔小草 (*O. vulgatum* L.) 和狭叶瓶尔小草 (*O. thermale* Kom.) 等，生于森林、山坡或草地。根肉质无毛，有菌丝共生 (图 11-35)。

2) 薄囊蕨纲

孢子囊为薄囊型 (leptosporangiate type)，由一个细胞发育而来。孢子囊壁仅一层细胞，具有各式环带。孢子囊汇聚为各式孢子囊堆 (群)。孢子同型，很少为异型。

本纲有真蕨目 (Filicales) (或水龙骨科，Polypodiales)、苹目 (Marsileales)、槐叶苹目 (Salviniales) 三个目，是现存蕨类植物中种类最多的一类。

现以水龙骨科 (*Polypodium niponicum* Mett.) 为例说明蕨类植物的生活史。孢子体有横走的根状茎，叶片长圆状披针形，羽状深裂。孢子囊群生于叶的背面，孢子囊群小，无囊群盖；孢子囊有柄，孢子囊壁由一行不均匀增厚的细胞环绕成环带 (annulus)，近柄的一侧，有几个薄壁大细胞，称为唇细胞 (lip cell)。孢子成熟后由于环带的反卷作用，使孢子囊从唇细胞处开裂散出，环境适宜时，孢子萌发生长成心形、扁平而绿色的原叶体，行独立生活。

触地面为腹面，有假根，雌雄生殖器官生于此面。颈卵器瓶状，壁为多细胞组成；上部狭细部分称为颈部，其中有一列颈沟细胞；下部膨大部分称为腹部，其内有腹沟细胞和卵细胞。精子器球状，其壁仅由一层细胞组成，内生多数螺旋形、具多鞭毛的精子。精卵融合，受精卵在颈卵器中发育成胚，再成长为有根、茎、叶的孢子体，进行独立生活。叶的背面又生出孢子囊，孢子囊中的孢子母细胞进行减数分裂，形成单倍体 (n) 的孢子，完成世代交替过程 (图 11-36)。

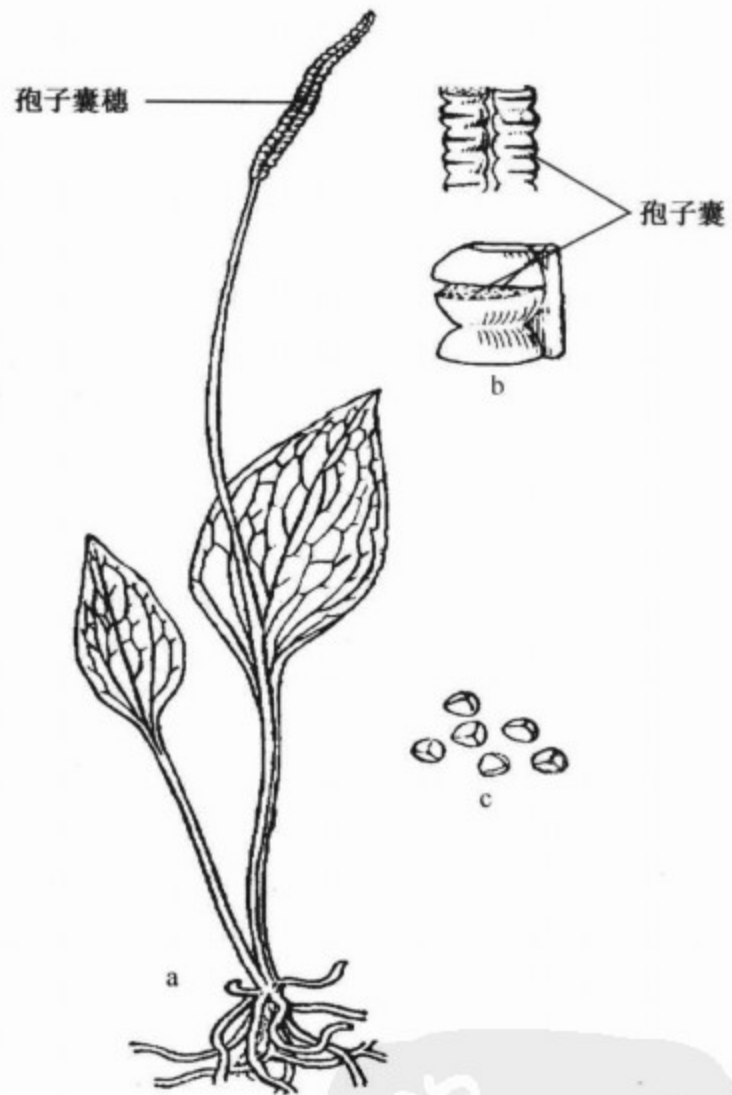


图 11-35 瓶尔小草

a. 植株 b. 孢子囊一部分 c. 孢子

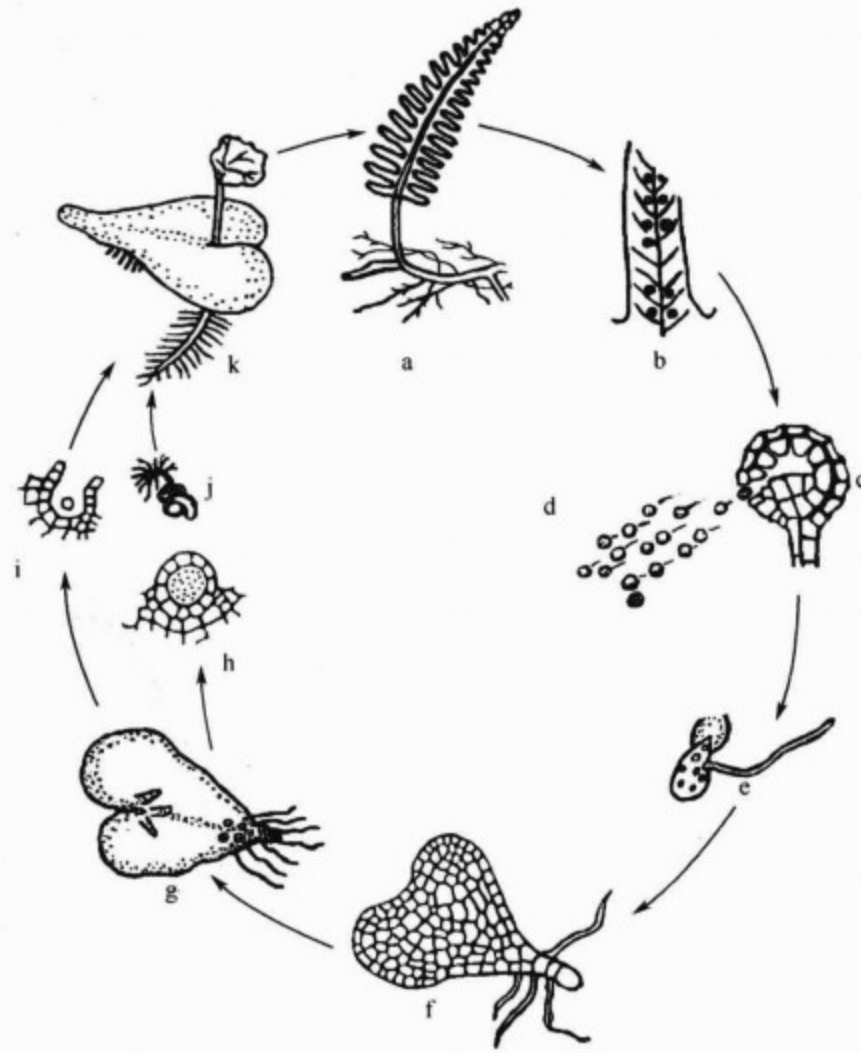


图 11-36 水龙骨生活史

- a. 成熟孢子体 b. 孢子叶的一部分 c. 孢子囊 d. 孢子 e. 孢子萌发
f. 幼配子体 g. 成熟配子体 (具精子器和颈卵器) h. 精子器 i. 颈卵器
j. 精子 k. 幼孢子体 (依吴国芳)

三、蕨类植物的起源与进化

蕨类植物为地球上古代和现代植物界中的一个重要组成部分。在形态结构和适应环境条件的能力方面，蕨类植物是苔藓植物与裸子植物之间的一个过渡植物群，它较苔藓植物进化，而较裸子植物原始。蕨类植物的单倍、双倍植物体的生长各自分离，都能独立生活。世代交替明显，孢子体具有真正的根、茎、叶分化，维管束由木质部与韧皮部两部分组成。

关于蕨类植物的起源问题，一般认为起源于距今4亿年前的古裸蕨植物。而裸蕨植物又被认为是起源于绿藻，它们都具有相似的叶绿素，贮藏淀粉类物质、世代交替、有鞭毛的游动精子以及多细胞的性器官等。

从裸蕨类出现三条分开的进化路线——石松类、木贼类及真蕨类。这是从裸蕨植物分成三支趋异演化的结果。

四、蕨类植物与人类的关系

(一) 蕨类植物在自然界中的作用与应用

在现代的植物景观中，蕨类植物与种子植物相比，不过是一个较小的类群，但地质时代的蕨类植物却不是这样，当时它们数量众多，造成大面积的沼泽森林，盛行一时，

占据了当时植物界的主导地位。今日煤炭的来源,就是远古时代地球上繁荣着的蕨类森林的遗体。自中生代起,蕨类植物渐趋衰微,时至今日,它在植物界中的作用已大为逊色。

地球上现存的蕨类植物占维管植物物种多样性的约2%~5%。其中,85%的蕨类植物分布于热带地区,特别中海拔的雨林或海洋性岛屿(如夏威夷群岛),在这些地区它们可占维管植物总数的16%以上。它们与其他绿色植物一样,承担着合成和积累有机物、释放氧气、净化环境等作用。

尽管蕨类植物在植物界中的作用已大为逊色,但其对人类生活仍有直接或间接的关系。对于蕨类植物的利用主要有以下几个方面。

1) 食用

在我国,许多种蕨类植物可以作为蔬菜食用。常见的如菜蕨 [*Callipteris esculenta* (Retz.) J. Smith] 或蕨 [*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.] 等,其嫩叶可食用,称为拳菜、蕨菜,根状茎富含淀粉,可以食用和酿酒。

2) 药用

在我国有400多种蕨类植物可供药用。常见的如木贼、问荆、卷柏、石松、海金沙 [*Lygodium japonicum* (Thunb.) Sw.] 等。贯众 (*Cyrtomium fortunei* J. Sm.) 的根状茎可驱虫解毒、治流感,还可作农药。

3) 特殊的工业原料

凤尾蕨属植物全株含有鞣质,可提取栲胶。石松的孢子粉可做铸造脱模剂和闪光剂等。

4) 指示植物

蕨类植物的生活对于外界环境条件的反应具有高度的敏感性,许多种类要求不同的特殊生态环境条件,因而可以作为地质、土壤、岩石、矿物质、气候等的指示植物。芒萁 [*Dicranopteris dichotoma* (Thunb.) Bernh.]、紫萁 (*Osmunda japonica* Thunb.) 常作为酸性土的指示植物,蜈蚣草 (*Pteris vittata* L.) 不仅可作为钙质土或石灰岩的指示植物,同时也对砷有着极强的富集能力,因此可用于砷等重金属污染严重的土壤环境修复。

5) 农业上的应用

满江红 (*Azolla imbricata* Nakai Roxb) 叶内共生有固氮蓝藻,可以固定大气中的氮,其含氮量达干重4.65%,是很好的稻田绿肥,也是家畜家禽的良好饲料。满江红的根有润肺止咳的功效。蕨、里白和芒萁等植物含有单宁,不易腐烂和发生病虫害,常用作育苗床的覆盖材料。田字草 (*Marsilea quadrifolia* L.) 原为田间杂草,现已开发做鹅、鸭饲料等。

6) 园艺观赏

许多蕨类植物由于具有奇特而优雅的形体,无性繁殖能力强,管理简易,有很高的观赏价值,如卷柏、铁线蕨 (*Adiantum capillus-veneris* L.)、肾蕨 [*Nephrolepis auriculata* (L.) Trimen.]、凤尾蕨 (*Pteris cretica* var. *nervosa* chinget S. H. Wu)、鹿角蕨属 (*Platycerium*) 和巢蕨属 (*Neottopteris*) 等为著名的观叶植物;还有一些蕨类植物(如树蕨与紫萁等)的须根团或茎干常被用来播种一些在普通土壤中难于发芽的娇弱

植物，或作为附生观赏植物附着的基质。桫欏为世界上最古老的活化石，是极少数幸存下来的木本蕨类之一。目前，桫欏分布已经极其稀少，处于濒危状态，被列为国家一级保护植物，既可观赏又可药用。

此外，在古代蕨类植物鼎盛时期，大量的蕨类植物遗体被埋入地下，在一定温度、压力条件下，经过漫长的时期，形成了煤炭，为人类提供了大量的能源。

蕨类植物现存种类已经很少，仅有 12 000 余种。由于气候条件的变迁，尤其是人类的活动对蕨类植物的不利影响，致使有些物种已经灭绝或濒临灭绝，蕨类植物的种质资源渐趋减少。加强对蕨类植物的有效保护，改善蕨类植物的生长生活环境，避免现有物种衰退甚至灭绝，这与保护其他各类植物一样是全人类长期的重要任务之一。

(二) 蕨类植物的保护

蕨类植物是全球分布的古老和多样的植物类群，但是，许多种类的生境范围有限，大部分种类的蕨类植物分布于热带地区，是热带地区维管植物中的主要组成部分，在热带雨林中表现出高度的多样性且生态位非常专一。迄今，新的蕨类植物还不断地被发现，生境片断化以及温带、热带雨林的滥伐，有可能导致许多种类的蕨类植物被发现前就走向灭绝，蕨类植物被认为是易于灭绝的植物类群。

引起蕨类植物濒危甚至灭绝的原因很多，除了蕨类植物自身分布范围相对较小、生态位较专一等因素以外。人类的经济活动、其他生物的干扰也在很大程度上对全球蕨类植物多样性构成威胁。生境的片断化、退化和破坏是蕨类植物多样性面临的最大威胁，由于大多数种类的蕨类植物的生存高度地依赖于其自然生境，热带雨林等的大规模砍伐直接导致其自然生境的破坏，从而加剧蕨类植物的濒危进程。人类对蕨类植物的商业化采集利用也是导致某些种类的蕨类植物种群锐减的原因，如耳蕨属的圣诞蕨 [*Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott.]、鳞毛蕨属的 *Dryopteris goldiana* (Hooker ex Goldie) A. Gray. 和 *D. intermedia* (Muhl. ex Willd.) Gray. 等在北美地区作为花卉产业的主要种类，由于长期的采摘利用，这些蕨类植物的种群规模已明显下降。病原、野生动物的捕食和入侵物种等对蕨类植物的生存也构成了一定的威胁。一般认为，大多数蕨类植物对病原性真菌具有抗性，但是锈菌目 (Uredinales) 是蕨属 (*Pteridium*)、蹄盖蕨属 (*Athyrium*) 和鳞毛蕨属等蕨类植物最常见的致病菌。在新西兰，野猪取食成为阴地蕨属的 *Botrychium australe* R. Br. 死亡的主要原因。白桫欏属的 *Sphaeropteris cooperi* (Hook ex F. Muell.) R. M. Tryon. 从澳大利亚引入夏威夷群岛后，导致当地特有且生长缓慢的一种金毛狗属 (*Cibotium*) 蕨类植物处于濒危状态。此外，全球气候变化也可能是蕨类植物所面临的一种生存威胁，有些种类不能适应快速变化的环境条件而难以生存下来。总之，日益加剧的生境片断化、生理逆境、生境干扰等过程极大地改变了蕨类植物的生存环境，最终可能引起蕨类植物出现局部或全球性灭绝。

目前，世界范围内蕨类植物的保护已经取得明显进展，制定了有效的蕨类植物保护策略，在蕨类植物分布集中、特有种属丰富的地区建立了一定范围的自然保护区，对稀有种类和濒危种类开展了必要的迁地保护研究，通过收集孢子体和孢子构建了有效的遗传安全网，极大地降低了蕨类植物物种灭绝的风险。目前，已采取的蕨类植物迁地保护方法主要有：①迁地栽培；②构建孢子库；③离体培养；④配子体和孢子体的冷冻贮存。迁地栽培需要占有较大的空间和资源，能够保留的基因型数量有限，所以一般只适合于对特别稀有种类的保护，迁地栽培的种类也主要用于科学研究和对公众的科学普及。构建孢子库的迁地保护策略明显优于整株植物的迁地栽培方法，孢子库能够在极小的空间内保持数以千计的基因型。但是，孢子保存的有效性很大程度上决定于孢子活力的维持和

保存技术的可靠性。孢子寿命与种类有关,问荆属的绿色孢子在2周内失去活力,而旱蕨属(*Pellaea*)的褐色孢子可存活数年到数十年。离体培养方法是蕨类植物的迁地保护的主要方法,它所需空间较小,培养过程中可直接以根状茎、羽叶等为外植体,因而保存时可最大限度地避免其他种类孢子的污染。利用离体培养,可以在4个月内完成栎叶蕨 [*Drynaria quercifolia* (L.) J. Smith.] 从孢子繁殖到配子体和孢子体的发育。若以根状茎为外植体进行离体繁殖,则形成完整植株只需3个月。耳蕨属的 *Polystichum drepanum* (Sw.) C. Presl.、块茎蕨属 *Todea barbara* (L.) T. Moore.、金毛狗属的 *Cibotium schiedeii* Schlect and Cham. 和铁角蕨属的 *Asplenium heteroresiliens* W. H. Wagner. 等多种濒危蕨类植物已成功进行了离体繁殖并产生孢子体。蕨类植物的配子体组织再生能力强,有些种类具有天然的耐脱水特性,它们可能更加适宜于干燥状态下的冰冻保存。目前冰冻保存技术还在不断完善,如植物激素 ABA 的预处理可以显著提高植物材料对快速干燥的耐受能力。另外,包埋脱水法也大大地拓展了冰冻保存技术的应用范围,采用包埋脱水法长期保存膜蕨属 *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm. 的配子体已经取得成功。

在我国,蕨类植物的保护已经引起广泛关注。我国于1999年8月公布了《国家重点保护野生植物名录(第一批)》,涉及的蕨类植物隶属于观音座莲科(Angiopteridaceae)、铁角蕨科(Aspleniaceae)、蹄盖蕨科(Athyriaceae)、水韭科(Isoetaceae)、桫欏科(Cyatheaceae)等14个科,包括光叶蕨(*Cystoathyrium chinense* Ching.)、扇蕨 [*Neocheiropteris palmatopedata* (Bak.) Christ]、对开蕨 [*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman]、台湾水韭(*Isoetes taiwanensis* De Vol.)、中国蕨 [*Sinopteris grevilleoides* (Christ) C. Chr. et Ching.] 和桫欏等在内的多个中国特有种列为保护对象。随着自然保护区建设的不断加强和管理水平的提高,蕨类植物的保护取得了显著成效。迁地保护和繁殖是濒危蕨类植物保护最有效的措施和手段。但是,我国在蕨类植物的迁地保护方面与国际先进水平仍有较大差距,有关迁地保护的基础研究和技术开发还较为薄弱,必须大力加强蕨类植物的科学保护。首先,应明确保护重点,对中国特有种,特别是濒危种进行优先的抢救性迁地保护,加大对迁地保护、种质保存和繁殖技术相关的基础研究和应用技术的投入。其次,对森林砍伐严重的地区、热带地区蕨类植物种类、分布等进行科学普查,将种类丰富、分布集中的一定区域划定为自然保护区进行封闭式保护。最后,加强蕨类植物保护的科学普及和宣传,对经济性蕨类植物的采集利用进行保护性管理。

第六节 裸子植物门

一、裸子植物的一般特征

裸子植物(Gymnospermae)是一群介于蕨类植物和被子植物之间的高等植物。它们既是最进化的颈卵器植物,又是较原始的种子植物。因其种子外面没有果皮包被,胚珠是裸露的,故称为裸子植物。裸子植物的主要特征如下:

1) 孢子体发达

裸子植物的孢子体占绝对优势,多数种类为常绿乔木,有长枝和短枝之分;维管系统发达,网状中柱,无限外韧维管束,有形成层和次生结构。除买麻藤纲植物以外,木质部中只有管胞而无导管和纤维。韧皮部中有筛胞而无筛管和伴胞。叶针形、条形、披针形、鳞形,极少数呈带状;叶表面有较厚的角质层,气孔呈带状分布。

2) 配子体退化

裸子植物的配子体寄生在孢子体上,不能独立生活。成熟的雄配子体(花粉粒)具有4个细胞,包括1个生殖细胞、1个管细胞和2个退化的原叶细胞。雌配子体在近珠孔端产生2至多个颈卵器,但其结构比蕨类植物的颈卵器更加简单,仅含1个卵细胞和1个

腹沟细胞，无颈沟细胞。雌、雄配子体均无独立生活能力，完全依赖孢子体供给营养。

3) 胚珠裸露

裸子植物的雌、雄性生殖结构（大、小孢子叶）分别聚生成单性的大、小孢子叶球，同株或异株；大孢子叶平展，腹面着生裸露的倒生胚珠，形成裸露的种子。种子的出现使胚受到保护以及保障供给胚发育和新的孢子体生长初期所需要的营养物质，可使植物度过不利环境和适应新的环境。

4) 形成花粉管

小孢子叶背部丛生小孢子囊，孢子囊中的小孢子（或花粉粒）单沟型、有气囊，可发育成雄配子体。裸子植物花粉（雄配子体）成熟后，借风力传播到胚珠的珠孔处，并萌发产生花粉管，花粉管中的生殖细胞分裂成2个精子，其中1个精子与成熟的卵受精，受精卵发育成具有胚芽、胚根、胚轴和子叶的胚。原雌配子体的一部分则发育成胚乳，单层珠被发育成种皮，形成成熟的种子。花粉管的产生，摆脱了水对受精作用的限制，更适应陆地生活。少数种类如苏铁属（*Cycas*）和银杏等，其精子仍有多数鞭毛可游动。由此可以说明，裸子植物是一群介于蕨类植物与被子植物之间的维管植物。

5) 具多胚现象

裸子植物常具多胚现象（polyembryony），多胚现象的产生有两个途径：一是简单多胚现象（simple polyembryony），由一个雌配子体上的几个颈卵器同时受精，形成多胚；另一是裂生多胚现象（cleavage polyembryony），仅一个卵受精，但在发育过程中，原胚分裂成几个胚。

裸子植物的种子由胚、胚乳和种皮组成。胚（ $2n$ ）来自受精卵，是新一代的孢子体；胚乳（ n ）来自雌配子体；种皮（ $2n$ ）来自珠被，是老一代孢子体。裸子植物的种子包含有三个不同的世代。

裸子植物用种子繁殖代替了孢子繁殖，为植物的繁殖和分布创造了更为有利的条件。种子的产生是植物界进化过程中的重大飞跃。由于胚得到了胚乳提供的营养，受到了种皮的保护，使后代免受外界损伤，不仅大大延长了寿命，而且增加了传播的机会。种子的产生和成功繁衍，促使植物界有更大的发展，达到更高级的进化水平。

多数裸子植物为多年生的木本植物，陆生性很强，多为高大的乔木，也有灌木和木质藤本。裸子植物多喜阳，并具有适应旱生环境的形态结构特征，如松属（*Pinus*）植物，它们的根系发达，在土壤中扎根很深；输导组织和机械组织发达；叶多为针形或鳞形，气孔内陷，角质膜很厚，故有较强的耐旱能力，能在干旱瘠薄的地方生存。喜阴者如买麻藤属（*Gnetum*）植物，它们多生于林下，常攀缘于树上。

19世纪前，人们不知道种子植物的繁殖器官的结构和蕨类植物有系统发育上的联系，所以，在裸子植物中，常有两套名词并用或混用。1851年，德国植物学家荷夫马斯特（Hofmeister）将蕨类植物和种子植物的生活史完全统一起来，人们才知道裸子植物的球花相当于蕨类植物的孢子叶球，前者是由后者发展而来的（表11-6）。

裸子植物出现于三亿年前的古生代，最盛时期在中生代。从裸子植物出现至今，地质气候经过多次重大变迁，老的种类相继灭绝，新的种类陆续演化，现代的裸子植物有不少种类，是从约250万年前至6500万年之间的新生代第三纪出现的，又经过第四纪冰川时期保留下来。现代裸子植物的种类分属于4纲，9目，12科，71属，近800种。我国是裸子植物种类最多、资源最丰富的国家，有4纲，8目，11科，41属，236种。有不少是第三纪的孑遗植物，或称“活化石”植物。裸子植物门通常分为4纲（表11-7），即苏铁纲（Cycadopsida）、银杏纲（Ginkgopsida）、松柏纲（Coniferopsida）、买麻藤纲（Gnetopsida）。

表 11-6 蕨类植物、裸子植物和被子植物生殖器官结构比较

蕨类植物	裸子植物	被子植物
孢子叶球	孢子叶球或球花	花
小孢子叶球	小孢子叶球或雄球花	雄花
小孢子叶	小孢子叶	雄蕊
小孢子囊	小孢子囊或花粉囊	花粉囊
小孢子母细胞	小孢子母细胞或花粉母细胞	花粉母细胞
小孢子	小孢子或花粉粒(单细胞期)	花粉粒(单细胞时期)
初期雄配子体	花粉粒(四胞期)	花粉粒(二细胞或三细胞期)
后期雄配子体	花粉管	花粉管
大孢子叶球	大孢子叶球或雌球花	雌花
大孢子叶	大孢子叶	心皮
大孢子囊	珠心	珠心
大孢子母细胞	大孢子母细胞	胚囊母细胞
大孢子	大孢子	单核胚囊
雌配子体	胚乳和颈卵器	成熟胚囊

表 11-7 裸子植物门下各纲植物特征比较

	习性	叶(聚、散生)	大、小孢子叶球	精子与颈卵器	种子
苏铁纲	直立乔木少分枝	大型羽状复叶 顶生	单性异株、大孢子叶聚成球状,小孢子叶聚成圆柱状	精子有鞭毛、有颈卵器	核果状
银杏纲	乔木有长短枝	扇形叶、二叉脉	单性异株、大孢子叶简化为环状珠领和 1~2 胚珠,小孢子叶球茱萸花序状	精子有鞭毛、有颈卵器	核果状
松柏纲	乔灌木有长短枝	针、鳞、条形叶	单性异株或同株、大、小孢子叶聚成球柱状	精子无鞭毛、有颈卵器	核果状或浆果状
买麻藤纲	灌木藤本有导管	鳞片叶、带状	单性异株,大、小孢子叶聚成球柱状,有假花被	精子无鞭毛、颈卵器退化或无	核果状,有假种皮

二、裸子植物的分类与代表植物

(一) 苏铁纲 (Cycadopsida)

1. 基本特征

常绿植物,茎干一般不分枝。羽状复叶。大、小孢子叶异株。精子具有鞭毛。

本纲中现存的只有苏铁科 (Cycaceae), 9 属, 100 种左右。我国仅有苏铁属 (*Cycas*), 约 8 种, 常见的有苏铁 (*C. revoluta* Thunb.) 和华南苏铁 (*C. rumphii* Miq.) 等。

2. 代表属种

以苏铁为例。苏铁为雌雄异株,大、小孢子叶球均集生茎顶。小孢子叶球呈长椭圆形,由鳞片状的小孢子叶螺旋状排列而成,每个小孢子叶的背面生有许多由 3~5 个小孢子囊组成的小孢子囊群。大孢子叶球呈球形,大孢子叶密被淡黄色绒毛,上部羽状分

裂，下部为狭长的柄，柄的两侧生有 2~6 枚胚珠。胚珠珠被一层，珠心顶端有储粉室 (pollen chamber)，珠心中的大孢子母细胞经减数分裂形成大孢子，进而由大孢子发育成胚乳 (雌配子体) 和位于其中的 2~5 个颈卵器。成熟的颈卵器一般有 1 个卵细胞和 2 个颈细胞。小孢子叶上有小孢子囊 (厚囊型发育)，小孢子母细胞经减数分裂，形成小孢子。成熟的小孢子，进入花粉室，生出花粉管，在花粉管中形成 2 个陀螺形、有多数鞭毛的精子 (图 11-37)。精卵结合后形成合子，胚珠发育成红色种子 (种皮三层，胚双子叶、胚乳丰富)，继而长成为新的植物。

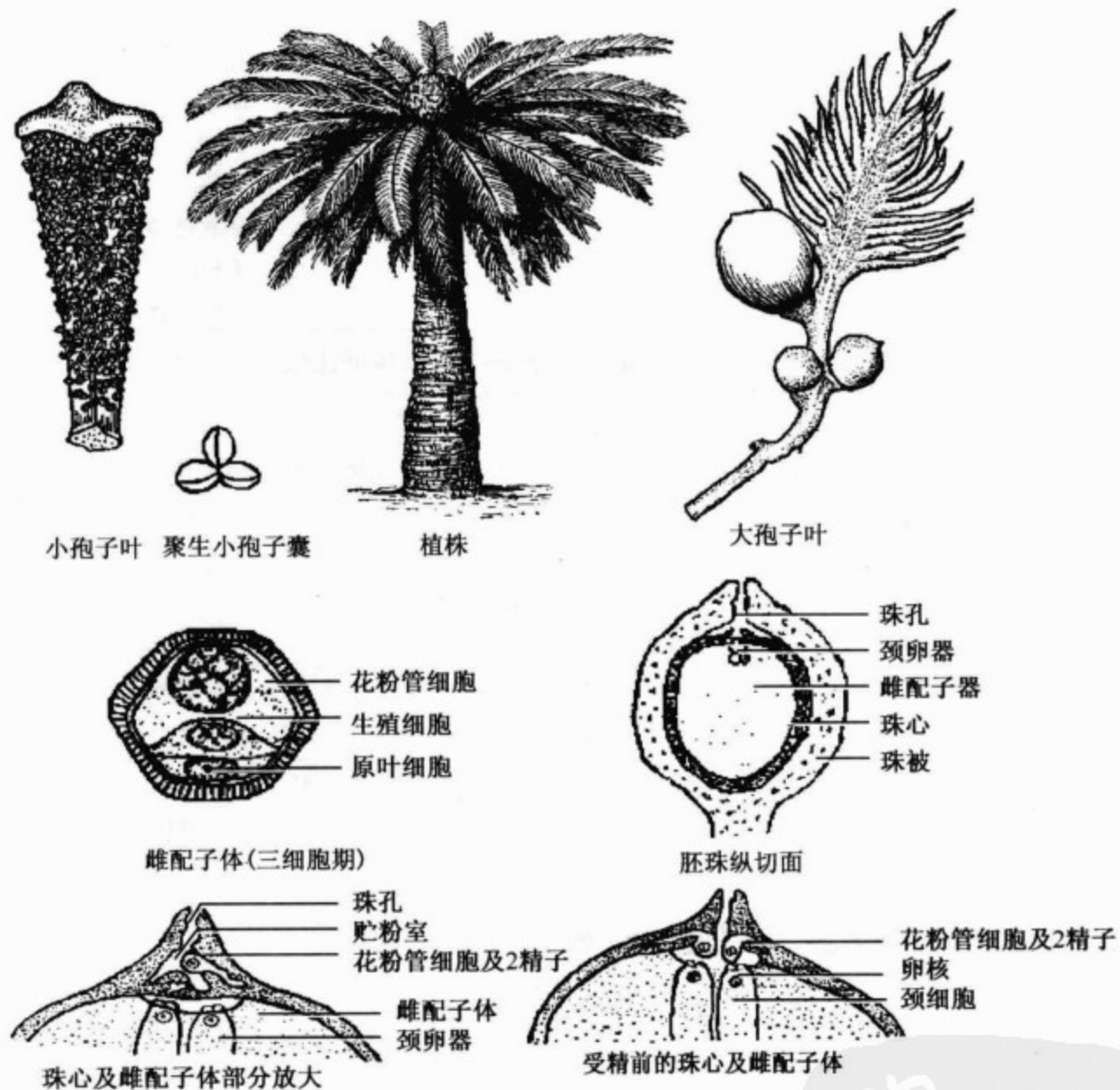


图 11-37 苏铁形态、胚珠及雌、雄配子体

(二) 银杏纲 (Ginkgopsida)

1. 基本特征

本纲特征同银杏种。

本纲现仅残存 1 目、1 科、1 属、1 种，银杏为我国特有种，国内外栽培很广。

2. 代表属种

银杏是中生代孑遗的稀有植物，又名白果、公孙树。银杏为落叶乔木，树干高大，枝分顶生营养性长枝和侧生生殖性短枝。年轮明显。各种器官内均有分泌腔。叶扇形，有柄，长枝上的叶大都是先端两裂，短枝上的叶常具波状缺刻，具分叉的脉序。

球花单性、异株。小孢子叶球呈柔荑花序状，生于短枝顶端的鳞片腋内。小孢子叶有1短柄，柄端常有由2个小孢子囊组成的悬垂的小孢子囊群。精子具多数单鞭毛。大孢子叶球简单，通常具长柄，柄端有2个环形的大孢子叶，称为珠领（collar），大孢子叶上各生1~2个直生胚珠，但通常只有1个成熟，种子近球形，核果状，熟时黄色，外被白粉，种皮分化为3层：外种皮厚，肉质，并含有油脂及芳香物质；中种皮白色，骨质，具2条纵脊；内种皮红色，膜质。胚乳肉质，来自于雌配子体。胚具2枚子叶。种子萌发时，子叶不出土。染色体： $n=12$ （图 11-38）。

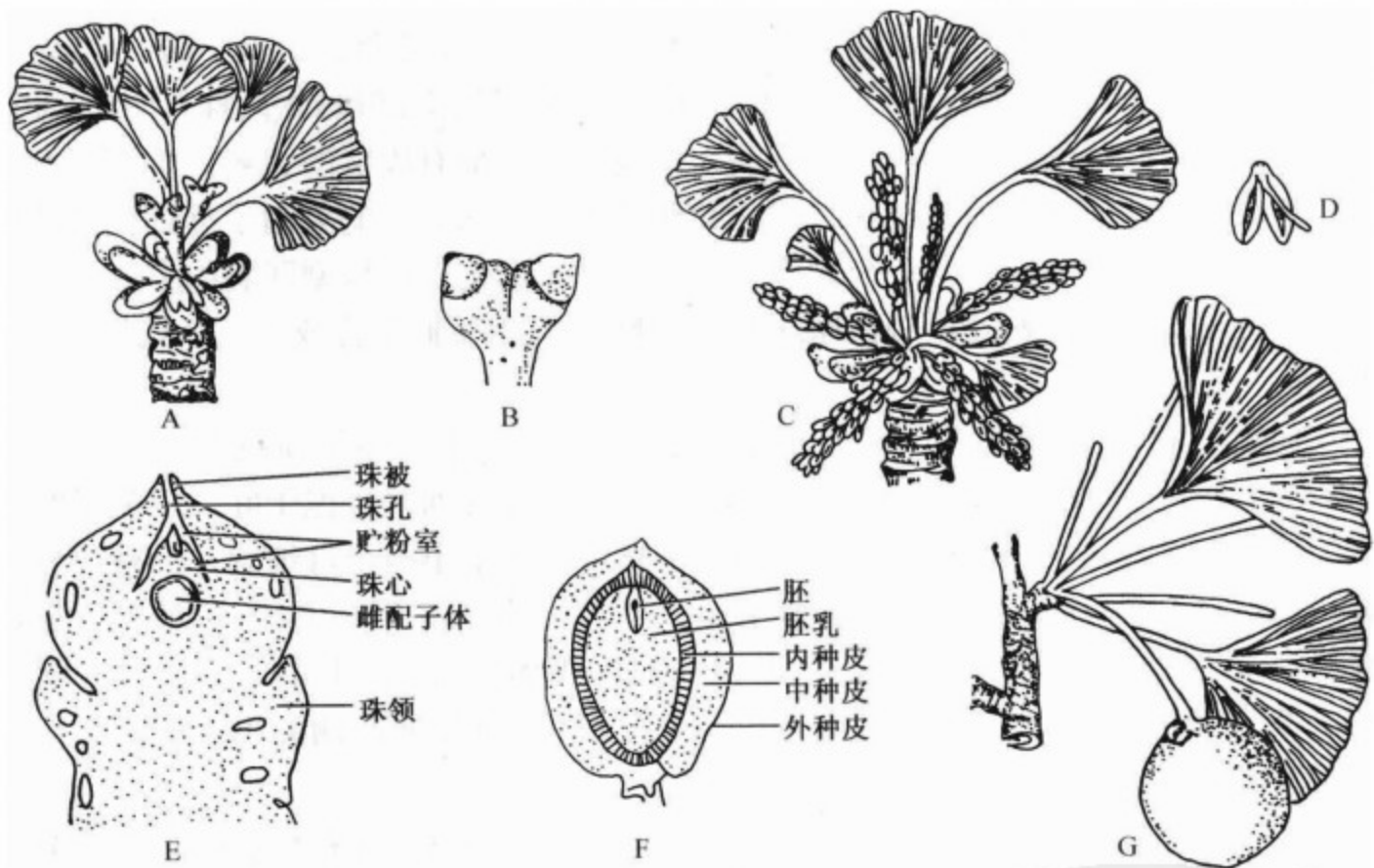


图 11-38 银杏短枝

A. 生大孢子叶球的短枝 B. 大孢子叶 C. 生小孢子叶球的短枝 D. 小孢子叶
E. 胚珠和珠领纵切面 F. 种子纵切面 G. 长、短枝及种子

银杏树形优美，春季叶色嫩绿，秋季鲜黄，颇美观，是行道树及园林绿化的珍贵树种。木材优良，可供建筑、雕刻、绘图板、家具等用材。种仁（白果）供食用（多食易中毒）及药用，入药有润肺、止咳、强壮等功效。叶可供药用和制杀虫剂，树皮含单宁。

（三）松柏纲（球果纲）（Coniferopsida）

1. 基本特征

常绿或落叶乔木、稀为灌木，茎多分枝，多数种类有长、短枝之分，具树脂道

(resin duct)。叶单生或成束，针形、鳞形、钻形、条形或刺形，螺旋着生或交互对生或轮生，叶的表皮常具较厚的角质层及下陷的气孔。孢子叶球单性，同株或异株。大孢子叶常排列成球果状。小孢子叶球单生或组成花序，由多数小孢子叶组成，每个小孢子叶通常具2~9个小孢子囊，精子无鞭毛。大孢子叶球由三至多数大孢子叶（珠鳞，ovuliferous scale）和苞鳞组成，大孢子叶内侧常生1~2枚倒生胚珠。种子核果状，胚具子叶2~18枚，胚乳丰富。松柏纲的植物的叶多为针形，故有针叶树或针叶植物（conifer）之称。

松柏纲是现代裸子植物中数目最多，经济价值最大，分布最广的一个类群，有7科，51属，约600余种，隶属于4目，即松柏目（Pinales）、罗汉松目（Podocarpaceles）、三尖杉目（Cephalotaxales）、红豆杉目（Taxales）。我国有6科，23属，约180种。

2. 代表属种

以松属（*Pinus*）为例，其植物为常绿乔木，叶针形，常2针、3针、5针一束，生于短枝顶端，基部全为膜质鳞片。雌（大孢子叶球）、雄（小孢子叶球）同株（图11-39）。

组成大孢子叶球的大孢子叶又称珠鳞，珠鳞背面基部有膜状的苞鳞。珠鳞腹面基部有倒生胚珠2枚，胚珠由一层珠被、珠心和珠孔组成。珠心内的大孢子母细胞经减数分裂，形成大孢子，远离珠孔的一个大孢子（其余3个退化）以核型胚乳的方式发育成雌配子体。在雌配子体成熟过程中，原珠孔端的雌配子体细胞发育成2~7个颈卵器，其他细胞成为胚乳。

小孢子叶球（又称雄球花，由若干小孢子叶组成），生于当年新枝基部的鳞片叶腋内，多数密集。每一小孢子叶球有一个纵轴，轴上螺旋排列着小孢子叶。小孢子叶背面（远轴面）有一对小孢子囊（花粉囊），小孢子囊中有多个小孢子母细胞，经减数分裂各形成4个小孢子（单核花粉粒）。小孢子经3次不等分裂，形成具4个细胞的花粉粒（雄配子体）。成熟的小孢子具有2个退化的原叶细胞（prothallial）、1个大的管细胞（tube cell）和1个较小的生殖细胞（generative cell），外壁向两侧突出形成气囊。小孢子囊破裂后，花粉粒散出，随风飘扬。

传粉后，小孢子经珠孔进入储粉室，并萌发形成花粉管。在花粉管内，生殖细胞分裂形成2个不具鞭毛的精子，精子随花粉管进入颈卵器，并与卵结合后形成合子，进一步发育成胚。胚珠发育成种子，大孢子叶球发育成松球果。种子成熟后，珠鳞张开，种子散出。种子在适宜的条件下萌发，形成新的植株。

松属中常见的种类有：马尾松（*P. massoniana* Lamb.），2针一束，长而柔；油松（*P. tabulaeformis* Carr.），2针一束，较短而硬；白皮松（*P. bungeana* Zucc. ex Endl.），3针一束，树皮灰白色；红松（*P. koraiensis* Sieb. et Zucc.），5针一束。

本纲还有杉木科（Taxodiaceae）的杉木 [*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.]、水杉 (*Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng)，中国特有树种（图11-40）；柏科（Cupressaceae）的侧柏（图11-41）、桧柏 [*Sabina chinensis* (L.) Ant.] 等优良造林树种。红豆杉 [*Taxus chinensis* (Pilger.) Rehd.]，我国特有树种，常绿乔木，叶螺旋状排列，孢子叶球单生，成熟种子生于红色肉质、杯状的假种皮内，其特有生物碱（紫杉醇）是重要抗癌药物（图11-42）。

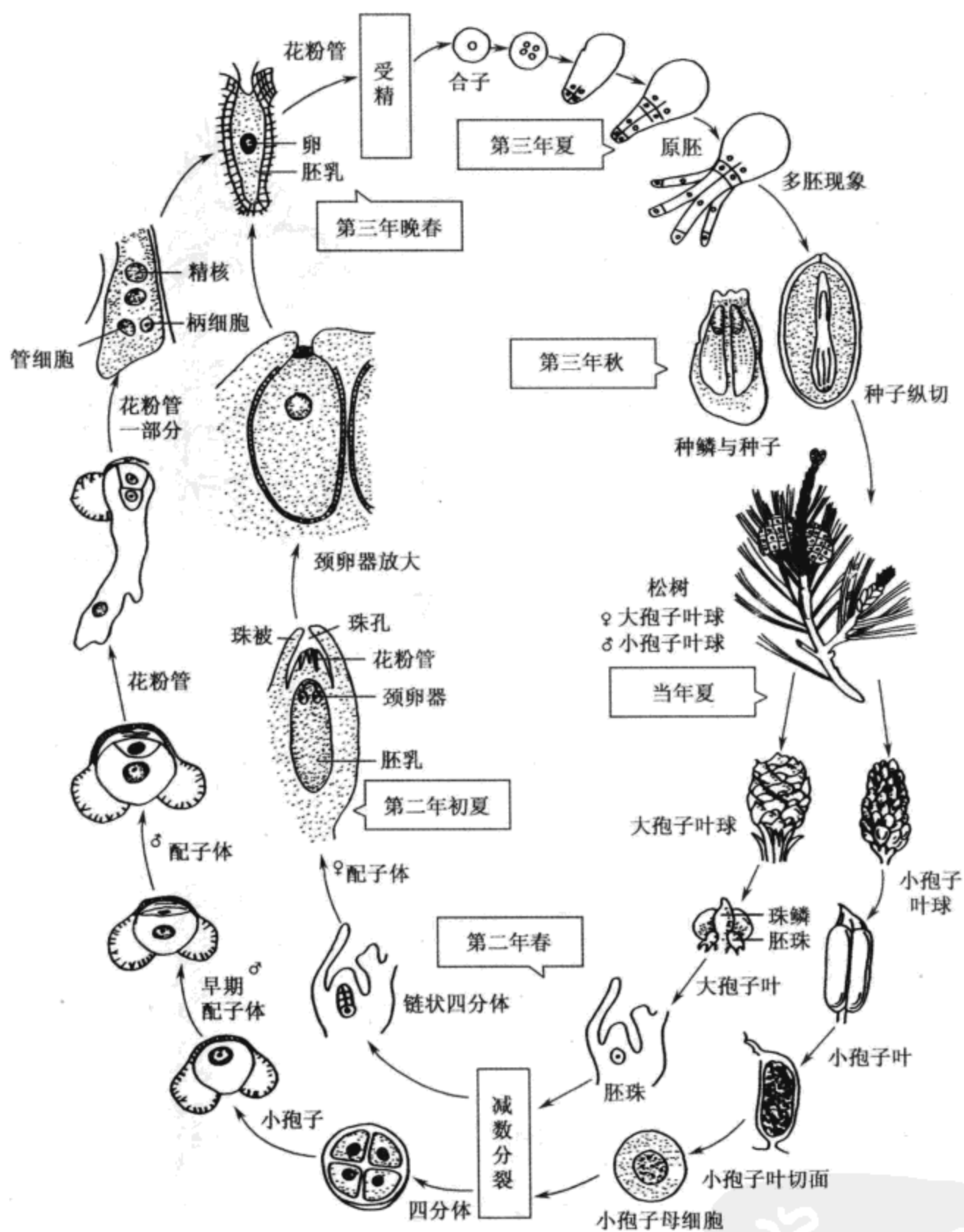


图 11-39 松属生活史

(四) 买麻藤纲 (Gnetopsida)

1. 基本特征

次生木质部具导管，无树脂道。单叶对生，鳞片状或阔叶。孢子叶球序二叉分支，孢子叶球有类似于花被的盖被，或有两性的痕迹。胚珠具 1~2 层珠被，有珠孔管 (microphyllar tube)。精子无鞭毛，颈卵器极其退化或无。成熟大孢子叶球球果状、浆果状或细长穗状，种子由盖被 (假花被) 发育而成的假种皮包裹，种皮 1~2 层，胚乳丰富，



图 11-40 水杉

a. 球果枝 b. 成熟球果 c. 雄球花枝
d. 雄球花 e. 种子



图 11-41 侧柏与柏木

a. 侧柏枝条 b. 柏木枝条 c. 小枝示鳞片叶 d. 柏木雌球花
e. 柏木大孢子叶腹背面观 f. 柏木雄球花
g. 柏木雌球果 h. 侧柏雌球果 i. 侧柏种子

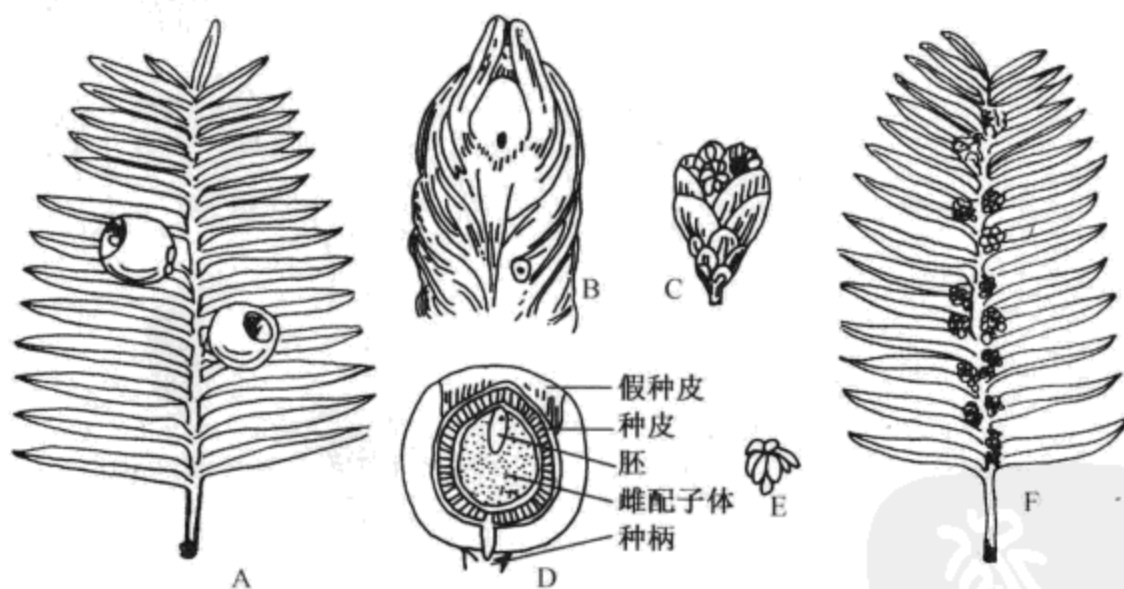


图 11-42 红豆杉

A. 具大孢子叶球的枝 B. 大孢子叶球纵切 C. 小孢子叶球 D. 具假种皮的种子纵切
E. 小孢子叶 F. 小孢子叶球的枝

胚具二枚子叶。为裸子植物与被子植物的过渡类群。

买麻藤纲植物起源于新生代，现存植物共有 3 目，3 科，3 属，约 80 种。我国有 2 目，2 科，2 属，19 种，全国分布。买麻藤纲某些植物的茎内次生木质部出现导管，孢子叶球有盖被，胚珠包裹于盖被内，以及许多种类有多核胚囊而无颈卵器等，成为裸子植物中最进化的类群。

2. 代表属种

1) 麻黄属 (*Ephedra*)

植株为多分枝的小灌木。枝条绿色、多节；叶通常退化成膜鞘，对生或轮生，外形似木贼；雌、雄球花异株；种子成熟时花被为肉质，色鲜红，包于种子之外。该属植物草麻黄 (*E. sinica* Stapf.) 是我国西北与华北常见的药材 (图 11-43)。

2) 买麻藤属 (*Gnetum*)

木质攀缘而缠绕的藤本植物。茎筒形，节部膨大；叶全缘对生，羽状脉。雌配子体无颈卵器。常见有买麻藤 (*G. montanum* Markgr.) 和小叶买麻藤 [*G. parvifolium* (Warb.) G. Y. Cheng]，药用能祛风、行血、消肿、止痛，生汁内服可解蛇毒 (图 11-44)。

3) 百岁兰属 (*Welwitschia*)

仅百岁兰 [*W. bainesii* (HK. F.) Garr.]

1 种，典型旱生植物，分布非洲西南沙漠地带。茎短而粗、块状，终生只有一对大型带状叶片，叶长 2~3m，可生存百年以上。雌配子体无颈卵器 (图 11-45)。



图 11-43 草麻黄

a. 具大孢子叶球植株 b. 具小孢子叶球的枝
c. 小孢子叶球的一对苞片及小孢子囊 d. 大孢子叶球及苞片 e. 种子及苞片



图 11-44 买麻藤

a. 具小孢子叶球序的枝 b. 具种子的枝
(依郑湘如)

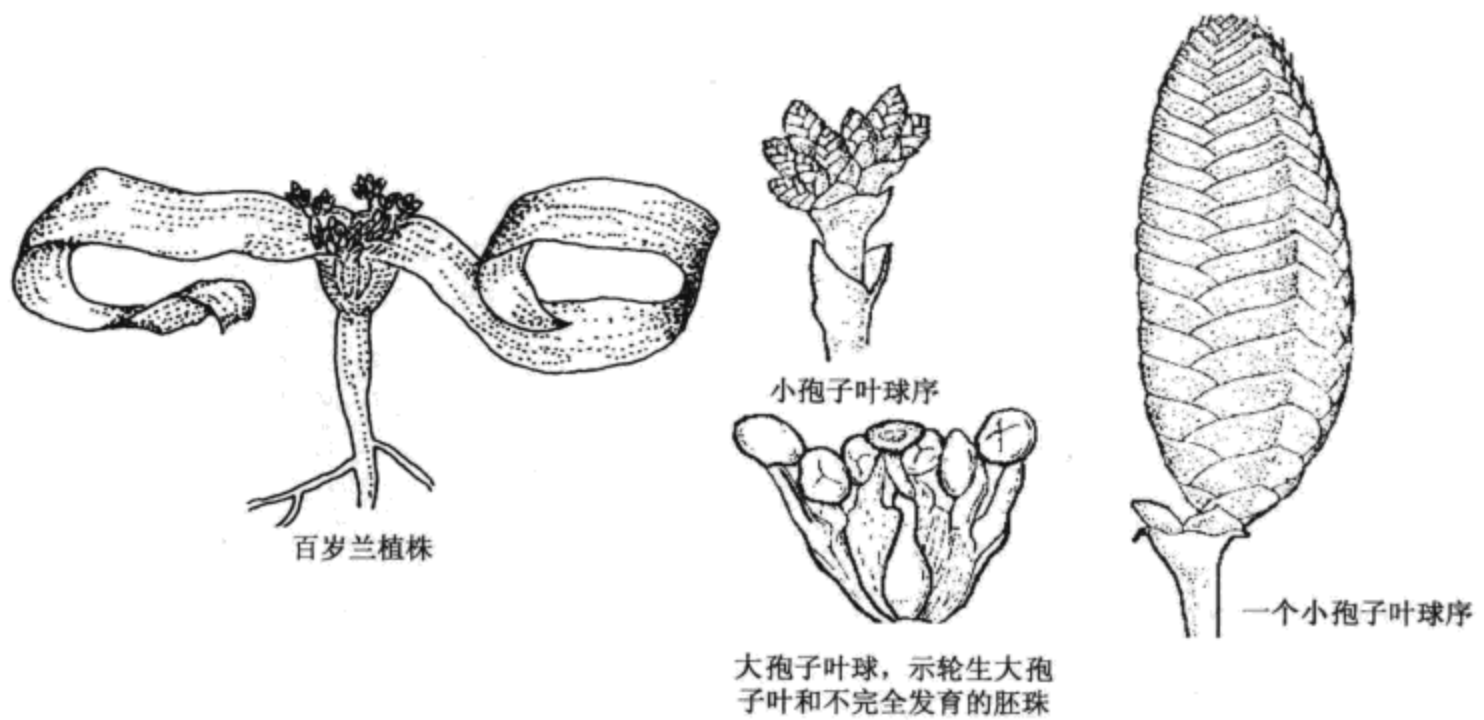


图 11-45 百岁兰

三、裸子植物的起源与演化

裸子植物的演化有如下的趋向：①植物体的次生生长由弱到强。②茎干由不分枝到分枝。③孢子叶由散生到聚生成各式孢子叶球。④大孢子叶逐渐转化，颈卵器简化到无，雄配子体发展为花粉管，雄配子由游动精子到精细胞。生殖器官的演化，使裸子植物更能适应于陆地生活。

裸子植物的起源可远溯到三亿五千万年之前。化石研究表明，中泥盆纪的无脉蕨 (*Aneurophyton*) (图 11-46A) 是原始裸子植物的一个代表，它是一种高大的乔木，茎顶端有一个由许多分枝组成的树冠，其末级“细枝”的形状就像分叉的叶片，但其中无叶脉；孢子囊小而呈卵形，生于末级“细枝”之上；茎干内部具次生木质组织，这种组织由带具缘纹孔的管胞组成；它没有发达的主根，只有许多细弱的侧根。古蕨 (*Archaeopteris*) (图 11-46B) 是晚泥盆纪特有的一群较为进化的原始裸子植物的代表，植株高 18m 以上，乔木，茎的最大直径为 1.5m，有形成层及次生结构，木质部成分为具缘纹孔的管胞，茎干的顶端有一个由枝叶组成的树冠；羽状复叶、扁平而宽大；根系较无脉蕨发达；孢子囊单个或成束着生在不具叶片的小羽片上，孢子囊内曾发现大、小两种孢子。尽管古蕨仍是以孢子进行繁殖的，但它的形态、结构和生殖器官的特征更接近裸子植物，因而推测它可能是由原始蕨向裸子植物演化的一个早期阶段或过渡类型，所以人们称古蕨为原裸子植物 (*Progymnospermae*) 或半裸子植物。到了晚泥盆纪、早石炭纪时，由原裸子植物演化出更高级的类型——种子蕨 (*Pteridospermae*)、苏铁蕨 (*Cycadofilices*) 和苛得蕨 (*Cordaitinae*) 等。

种子蕨是一种最原始的种子植物，最早出现于早石炭纪的地层中，在晚石炭纪和二叠纪得到了极大发展，是当时陆生植被中的优势类群。种子蕨植物体不高大，主茎很少分枝，叶为多回羽状复叶。种子小型，并有一杯状包被，其上生有腺体，种子中央为一颇大的雌配子体组织和颈卵器，珠心 (大孢子囊) 的顶端有一突出的喙，喙外又有一垣围之，两者之间为花粉室，其中有时可看见花粉粒，珠心之外有一层厚的珠被 (图 11-47)。由上可看，种子蕨是介于真蕨类植物和种子植物之间的一个过渡类型，但种子蕨并非起源于真蕨，而是从起源于裸蕨的原裸子植物演化而来。

在石炭纪、二叠纪的地球植被中，除了外貌像蕨的种子蕨之外，还有一类高大乔木状种子植物——苛得蕨，其植株为高大乔木，茎粗一般不超过 1 米，茎干的内部构造和种子蕨颇相似，但木



图 11-46 无脉蕨 (A) 和古蕨 (B)

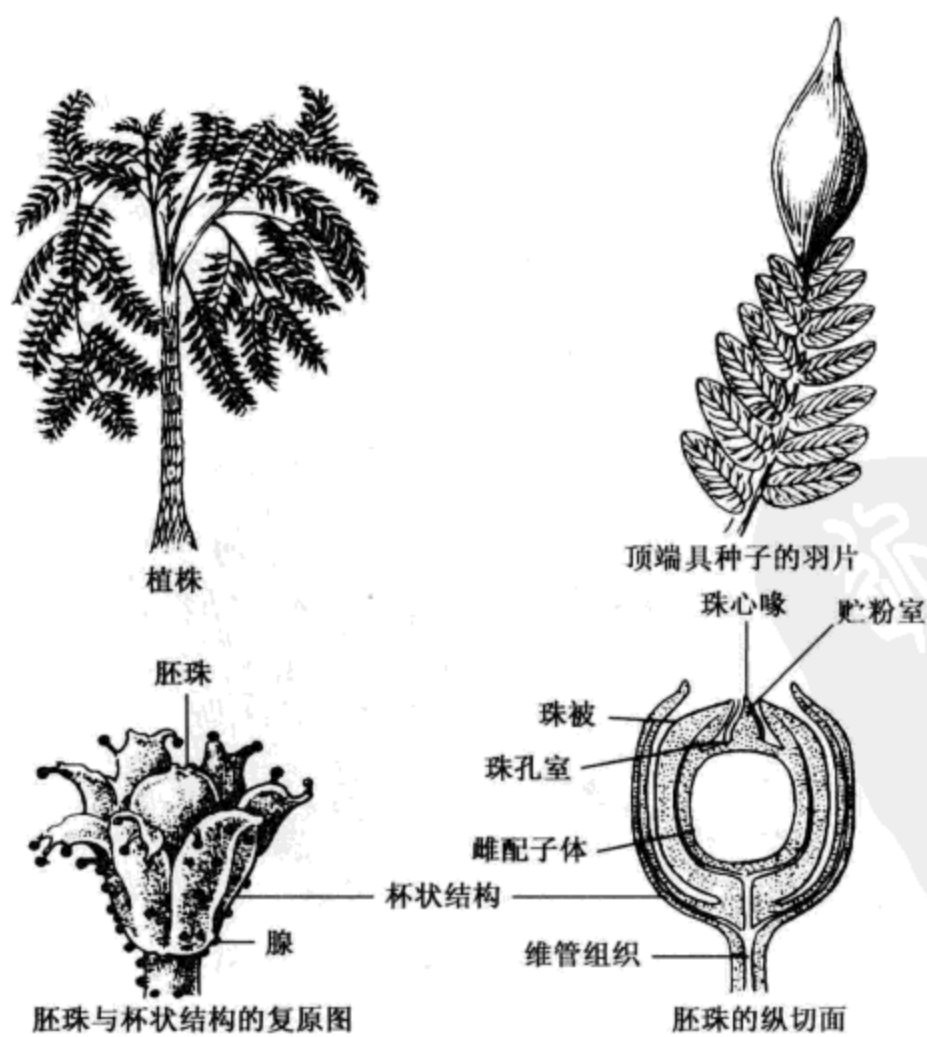


图 11-47 种子蕨

材较发达而致密，木质部或薄或厚，通常无年轮，髓由许多薄壁细胞横裂成片组成，似被子植物胡桃的髓；具较发达的根系和高大的树冠，叶皆是全缘的单叶，形态大小颇不一致，其上有许多粗细相等、分叉的、几乎是平行的叶脉；大、小孢子叶球分别组成松散的孢子叶球序，并在大、小孢子叶球的基部有多数不育的苞片；胚珠顶生，珠心和珠被完全分离（图 11-48）。从上述特征可以看出，苛得获植物在胚珠结构、叶的形态与结构等方面与种子蕨相似，而茎的构造和孢子叶的形态等又类似现有的裸子植物。

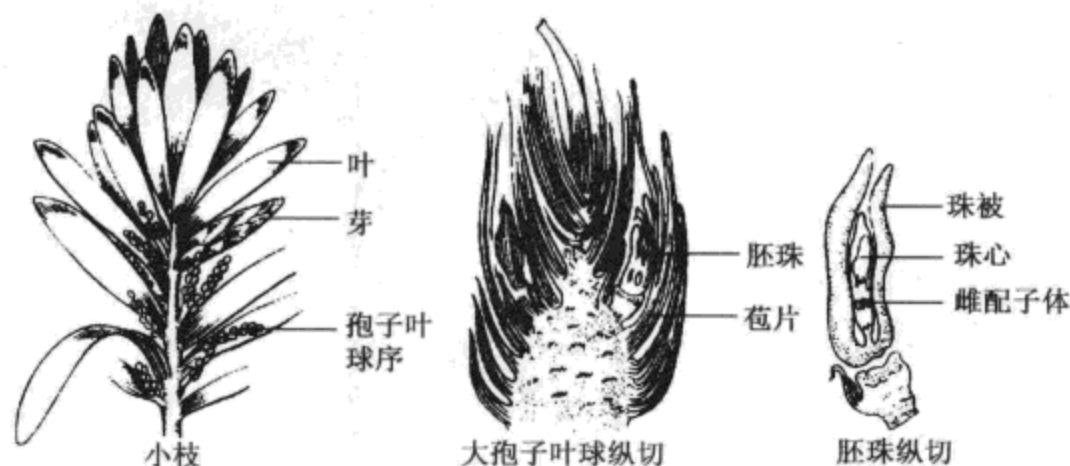


图 11-48 苛得获

种子蕨和苛得获之间并不存在系统发育上的祖裔关系，它们都是原裸子植物的后裔。根据现有的裸子植物化石资料，现存的裸子植物都是由原裸子植物沿两个方向演化而来。一支是由古蕨经过复杂的分枝和次生组织的发育，在石炭纪形成苛得获，再进一步发展成为银杏类、松柏类和红豆杉类，现存的裸子植物大多属于此类。另一支则由无脉蕨经过侧枝的简化，形成种子蕨，再进一步发展成为拟苏铁类 (*Cycadeoides*) (图 11-49) 和苏铁类 (*Cycads*)，其中拟苏铁类在白垩纪后期绝灭。至于买麻藤纲植物的起源和系统地位，至今尚存有争议，根据它们形体的结构和明显的分节，被认为与木贼类植物有一定的亲缘关系；但从它们孢子叶球的结构来看，其祖先曾具有两性的孢子叶球，而具有两性孢子叶球的植物只有起源于种子蕨的拟苏铁类，它们的孢子叶球呈二叉分支和具有珠孔管等特点说明买麻藤纲植物很可能是强烈退化或特化了的拟苏铁植物的后裔，但买麻藤植物茎内维管组织具导管、精子无鞭毛、颈卵器趋于消失，以及类似花被结构（盖被）的形成和虫媒的传粉方式等，又是可与被子植物相比拟的高级性状。

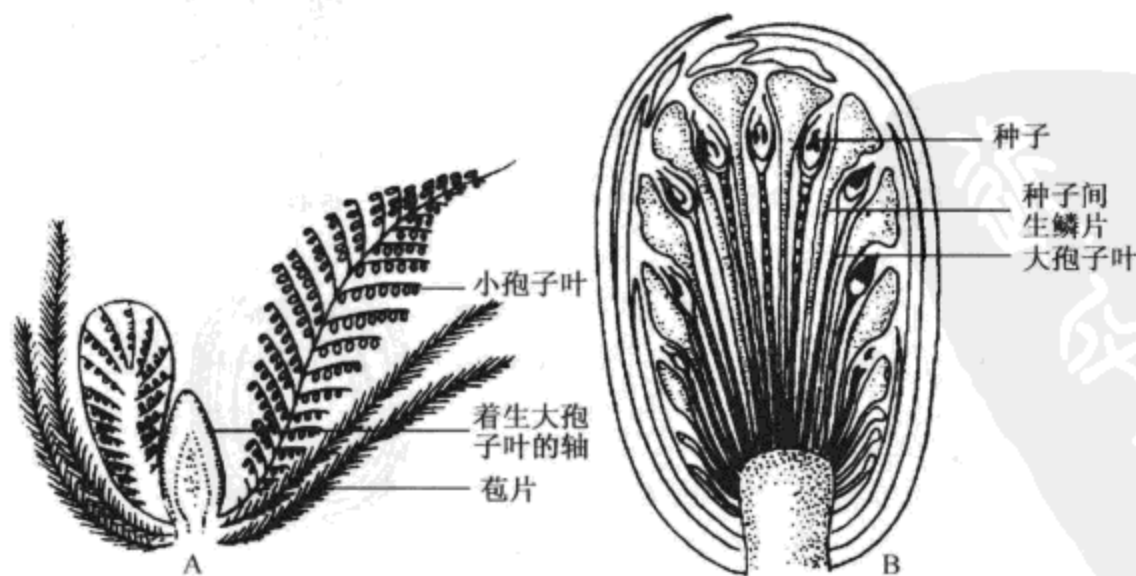


图 11-49 拟苏铁（本内苏铁）孢子叶球

A. 本内苏铁孢子叶纵切面 B. 本内苏铁大孢子叶球纵切面

四、裸子植物与人类的关系

裸子植物是林业生产上的主要用材树种，我国用在建筑、枕木、造船、家具上的大量木材，大部分是松柏类植物，如东北的红松，南方的杉木。裸子植物又是重要的工业原料植物，可以提供松节油、松香、单宁、树脂、栲胶等，在人民生活中都有重要的用途。

大多数裸子植物为常绿树，树冠美丽，在美化庭院、绿化环境上有很大价值。世界五大庭园植物雪松、南洋杉、金钱松、日本金松和巨杉都是裸子植物。我国的黄山松、水杉、水松、侧柏、龙柏等作为园林观赏树种，也为人类带来了美的享受。

有些裸子植物，如银杏、华山松、红松、香榧等的种子可供食用。有的作药用，如红豆杉属植物全株含三尖杉生物碱，供作抗癌药物；草麻黄为著名中药材，含麻黄碱，枝叶有镇咳、发汗、止喘、利尿等功效，根可止汗。

我国由于特殊的自然环境——第四纪冰河分散，使裸子植物在我国的残余种类特别丰富，很多稀有种类生活到现在，如我国特产的银杏、金钱松、水松、水杉、银杉、白豆杉等，都是地史上遗留的古老植物，因而叫做“活化石”。上述6种植物也是我国特有的单种属植物。裸子植物中的珍稀濒危植物很多，它们在研究地史和植物界演化上具有极其重要意义，但由于天然更新能力弱而造成资源日益枯竭，目前这些濒危植物的种群数量已很少。因此，必须采取有效措施，杜绝乱砍滥伐，保护好现存树种。同时，还应开展繁殖技术的研究，在适宜地区大力育苗造林，以求缓解珍稀濒危植物的生存危机。

第七节 被子植物门

一、被子植物的一般特征

被子植物(angiospermae)是现存植物界最高级、最繁盛和分布最广的一个植物类群，在地球上占着绝对优势。现知被子植物共有一万多属，约25万种，占植物界种数一半以上。我国有3100多属，约3万种，其中特有属多达100个以上。被子植物能有如此多的种类，有极其广泛的适应性，这和它的结构复杂化和完善化、生殖方式高效化和多样化有关。与裸子植物相比较，被子植物主要具有以下五方面的进化特征。

1) 有真正的花

被子植物最显著的特征是具有真正的花。花的组成包括花被(花萼、花冠)、雄蕊群和雌蕊群等部分，雄蕊和雌蕊是花中最重要的结构。许多被子植物具有鲜艳的花朵和芬芳的气味，可吸引昆虫和鸟类，实现异花授粉。

2) 有雌蕊和果实

雌蕊由心皮所组成，包括子房、花柱和柱头三部分。胚珠包藏在子房内，子房在受精后发育形成果实。果实有利于种子的发育、传播和保护种子免遭伤害。

3) 有双受精现象

通过双受精作用，受精卵发育成胚($2n$)，融合了双亲的遗传特性；受精极核发育成胚乳($3n$)，更加丰富、稳定和增强子代的遗传优势。这与裸子植物的胚乳直接由雌配子体(n)发育而来不同，被子植物的幼胚以 $3n$ 染色体的胚乳为营养，使胚更富于生命力和更强的适应外界环境的能力，更利于种族的繁茂。

4) 孢子体高度发达和多样化

在形态、结构、生活型和生活方式等方面,被子植物比其他各类植物更完善和多样化;在解剖构造上,被子植物的输导组织更为完善,木质部中有导管和木纤维,韧皮部有筛管和韧皮纤维,使得体内物质运输更为畅通,机械支持和适应能力大为加强。

5) 配子体进一步简化

雌、雄配子体极简化,寄生在孢子体上,无独立生活能力,结构比裸子植物更简化。雄配子体为2个或3个细胞的成熟花粉粒;雌配子体为成熟的胚囊,颈卵器退化为卵器,仅由1个卵细胞和2个助细胞组成。

正是由于被子植物具备了上述适应陆地环境的更优越的形态结构,才使之得以在地球上迅速地发展和繁茂起来,以至成为现今地球上占统治地位的植物类群。因具有真正的花,所以被子植物又被称为真花植物(*flowering plants*);由于具有雌蕊,也被称为雌蕊植物(*gynoeciate*)。以此与其他具颈卵器的高等植物相区别。

二、被子植物的生活史特点

与苔藓植物和蕨类植物的生活史(参见第十一章相关内容)相比,被子植物的生活史具有极大的差异。

被子植物与裸子植物同属于种子植物,两者的孢子体世代漫长,孢子体独立生活,在生活史中占据明显优势;配子体寄生在孢子体上,配子体世代在生活史中相对隐蔽而短暂。

在被子植物的生活史中,配子体更加简约化,雄配子体仅有2~3个细胞,雌配子体通常仅有7个细胞(蓼型胚囊);孢子体更为复杂、多样性。另一个显著不同的是,在被子植物的生活史中具有双受精现象,除了雌雄配子受精外,胚囊中的中央细胞还与同一花粉管进入胚囊的另一个精细胞受精,进而发育形成 $3n$ 的胚乳(参见第九章)。

三、被子植物与人类的关系

被子植物与人类的关系密切。人类的衣、食、住、行物质生活和精神文化生活无一不是直接或间接地,或多或少地与植物有着千丝万缕的联系。现代化建设中的工业、农业、医学、国防、科学、文化等领域的生产和活动都与植物有着密切的关系。人类的文明和发展、地球生态平衡和稳定都离不开被子植物。

被子植物是丰富多样的,今天的被子植物是历史上植物的进化和发展。关于被子植物的系统发育和分类的知识将在第十二章介绍。

第八节 植物界的演化规律

据考证,地球上植物的出现至今已约38亿年。在这漫长的进化历程中,植物的形态结构从简单到复杂、植物的种类和数量从少到多、植物的适应性从弱到强,直至现今,植物已遍布于地球的每一个角落。现将植物的进化规律概述如下:

1) 在形态结构方面

植物体形态结构的进化方向是:植物体由简单到复杂。植物体由单细胞个体到多细胞群体,再进化到多细胞有机体,逐渐出现细胞的分工、组织的分化和不同器官的形成。随着生境环境的不断变化和进一步复杂化,植物体形态结构发展也就更加完善、更

加复杂和更具多样性。

2) 在生态习性方面

植物生态习性的进化总趋势是：植物由水生进化到陆生。植物的保护组织、机械组织和维管组织等的逐渐发育和发展，各器官之间有了明确的分工和强化。适应性不断增强，植物能够在复杂多样、甚至很恶劣的生境环境中生存。

3) 在生殖方式方面

植物由无性生殖进化到有性生殖。在有性生殖中，植物又由同配生殖发展到异配生殖进而到卵式生殖，由简单的卵囊和精囊进化到复杂的颈卵器和精子器，由无胚到有胚。植物的生殖从以单细胞的孢子进行生殖到有复杂结构的种子来生殖。

4) 在生活史方面

植物的世代交替从不明显到同型世代交替再到异型世代交替，由配子体（有性）世代占优势到孢子体（无性）世代占优势。衣藻是单细胞、单倍体藻类植物，只有有性生殖过程的合子阶段是双倍体，生活史中只有核项交替而没有明显的世代交替过程。石莼属藻类植物的孢子体与配子体在形状、大小等方面基本相同，因而其世代交替属于同型世代交替，是较原始类型的世代交替。苔藓植物的孢子体寄生在配子体上，是配子体占优势的异型世代交替。蕨类植物的孢子体比较发达，配子体简单，但能独立生活，是孢子体占优势的异型世代交替。种子植物，尤其是被子植物，孢子体高度进化发达和多样性，配子体则极其简化，完全“寄生”在孢子体上。因此，被子植物的世代交替是植物界中最高级、复杂和进化的类型。

植物界的总体进化方向，粗略地讲就是由藻类植物演化为蕨类植物，由蕨类植物进一步演化为裸子植物，再由裸子植物演化到被子植物，这是植物界进化中的主线（图 11-50）。菌类植物和苔藓植物则是植物进化系统中的侧枝。菌类植物在形态结构、营养方式和生殖等方面都与高等植物差别很大，难以看出它们与高等植物有直接的联系。苔藓植物虽有某些进化

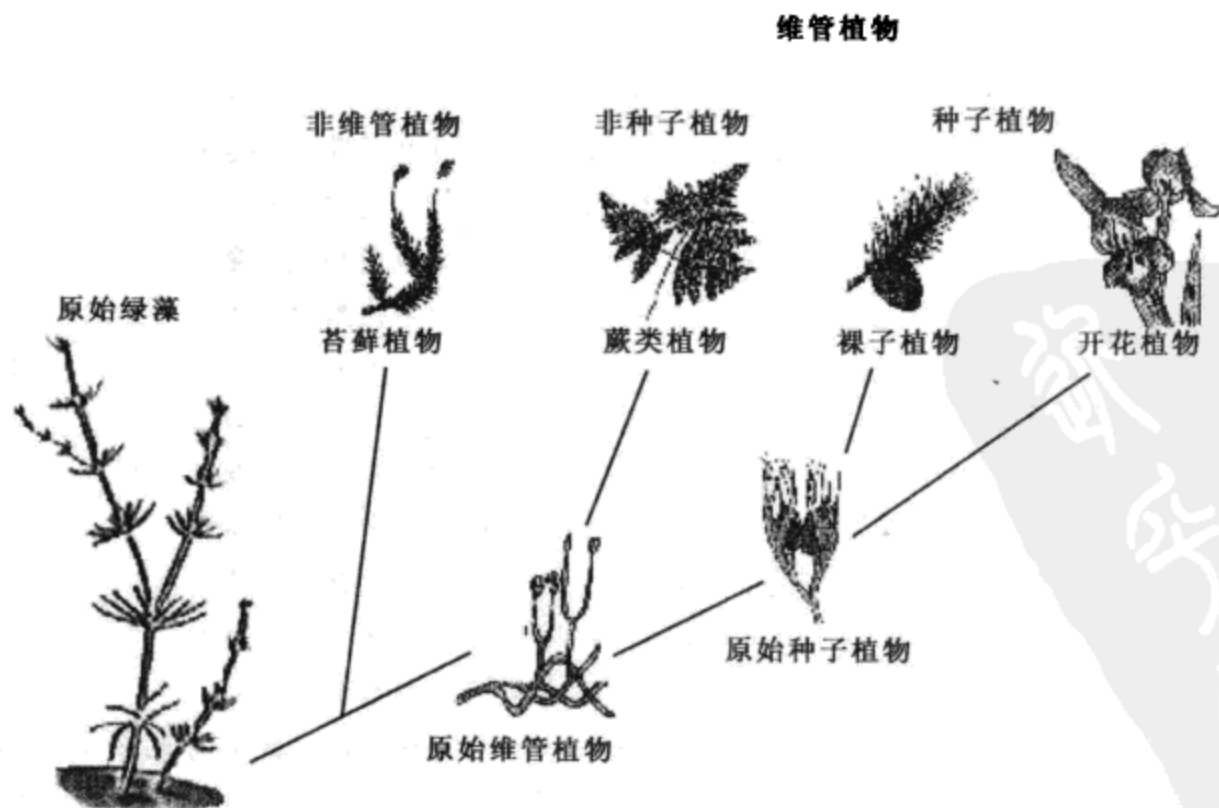


图 11-50 植物界演化

的特征,但孢子体尚不能独立生活,不能脱离水湿环境,从而限制了它们的进化发展。

总结与复习

根据形态结构、生活习性和生活史等特点,可把植物界简单地分为低等植物和高等植物。低等植物没有根、茎、叶的分化,生殖器官单细胞,合子不发育成胚。低等植物包括藻类植物、菌类植物和地衣植物,它们分别具有不同的特征和代表植物。高等植物有根、茎、叶的分化,生殖器官多细胞,合子发育成胚。高等植物包括苔藓植物、蕨类植物和种子植物(包括裸子植物和被子植物)。

蓝藻是地球上出现最早的植物,属原核生物,其细胞中不具真正的核、载色体和各种细胞器,其叶绿素中仅有叶绿素a,细胞进行直接分裂,无有性生殖。

绿藻植物细胞与高等植物相似,有核和载色体,叶绿素a、叶绿素b为最多,还有叶黄素和胡萝卜素,因而呈绿色;贮藏的养料有淀粉和油类。形态多种多样,有单细胞群体和多细胞的个体。单细胞植物体的细胞没有营养与繁殖的分化。群体中实球藻也没有分化,多细胞的团藻和轮藻有明显的分化。繁殖方式有营养繁殖、无性生殖和有性生殖(包括同配生殖、异配生殖和卵式生殖)三种。

红藻植物体多呈红色或紫红色,除含叶绿素、胡萝卜素及叶黄素外,还含藻红素和藻蓝素;贮藏的养料是红藻淀粉;植物体为丝状、片状等。

褐藻植物体含有的色素是叶绿素、胡萝卜素及叶黄素,其中以胡萝卜素及叶黄素含量较多,故呈黄褐色;贮藏的养料主要是褐藻淀粉和甘露醇;生活史有明显的世代交替。

菌类植物不是一个具有自然亲缘关系的类群,是没有根、茎、叶,不含叶绿素的低等植物。除极少数外,都不能进行光合作用、制造碳水化合物,故它们的营养方式为异养。细菌是原核单细胞生物,多为异养。根据形态特征,细菌可分为球菌、杆菌和螺旋菌。黏菌是介于动、植物之间的一类多核单细胞生物。黏菌的营养阶段呈一团裸露的原生质体,能作变形虫运动,吞食固体食物,其生殖阶段能产生具纤维素壁的孢子。真菌都具有细胞核、细胞器结构。多数植物体由丝状的菌丝组成,分枝的菌丝团称为菌丝体。高等种类的菌丝体常形成各种子实体,如子囊果和担子果等。根据其菌丝体的有无、菌丝是否具有横隔和有性生殖的孢子类型等,可将真菌分为鞭毛菌亚门、接合菌亚门、子囊菌亚门、担子菌亚门和半知菌亚门。了解菌类植物的特征和不同类型的代表种类对生产、生活和生存与发展很有意义。

地衣是一类特殊的植物,是由某些藻类和菌类共同组合而成的一类互利互惠共生复合体。组成地衣的真菌多数为子囊菌或少数担子菌。藻类是一些单细胞的绿藻和蓝藻。在地衣生长过程中,藻类为整个植物体制造养分,菌类则吸收水分和无机盐类为藻类制造养分提供原料。根据地衣的形态,地衣可分为壳状地衣、叶状地衣和枝状地衣。地衣是陆地先锋植物,也是环境质量的指示植物。

苔藓植物是一类结构比较简单的高等植物,多生于阴湿之地,是植物从水生到陆生的过渡形式的代表。比较低等的种类为扁平的叶状体,比较高等的种类有茎、叶的分化,但都没有真正的根。吸收水分和无机盐以及固着是由其上的一些表皮细胞形成的假根来完成的,它们没有维管束那样真正的输导组织。苔藓植物的雌性生殖器官叫颈卵器,由颈部(包括壁细胞和颈沟细胞)和腹部(包括壁细胞和腹沟细胞与卵细胞)组成;雄性生殖器官叫精子器,由壁细胞和若干具2条鞭毛的精子组成。苔藓植物的孢子体分为孢蒴、蒴柄和基足三部分,孢蒴中的孢子母细胞减数分裂产生孢子,孢子发育形成配子体,配子体上产生生殖器官。苔藓植物的配子体占优势,孢子体不能离开配子体而独立生活。苔藓植物可分为角苔纲、苔纲和藓纲,常见的苔藓植物有地钱、葫芦藓等。

蕨类植物多为陆生,有真正的根、茎、叶的分化,有维管组织系统,既是高等的孢子植物,又是低等的维管植物。配子体与孢子体都能独立生活,且孢子体占优势。配子体称原叶体,个体小,常见的蕨类植物都是孢子体。蕨类植物有明显的世代交替。配子体产生颈卵器和精子器,孢子体产生孢子囊。蕨类植物常分为石松亚门、水韭亚门、松叶蕨亚门、楔叶蕨亚门、真蕨亚门。常见的蕨类植物有

卷柏、节节草、肾蕨、满江红等。

裸子植物属于种子植物，其胚珠和种子裸露。种子的出现使胚得到保护。孢子叶大多聚成孢子叶球，小孢子叶（雄性）生有小孢子囊（花粉囊），小孢子囊内产生很多小孢子（花粉粒）。大孢子叶（雌性）上形成胚珠，珠心内的大孢子母细胞减数分裂形成大孢子，继而形成胚乳和颈卵器。在受精时，花粉粒（雄配子体）产生花粉管，可将精子送到颈卵器中，与卵结合。受精脱离了水的限制，使之更适应陆地生活。裸子植物孢子体发达，占绝对优势，配子体十分简单而不能脱离孢子体独立生活。绝大多数裸子植物为常绿树木，有形成层和次生结构。木质部有管胞，无导管；韧皮部有筛胞，无筛管和伴胞。裸子植物中大多数种类有颈卵器，少数种类仍有多鞭毛的游动精子，证明裸子植物是一群介于蕨类植物与被子植物之间的维管植物。裸子植物一般分为苏铁纲、银杏纲、松柏纲、买麻藤纲，常见的裸子植物有苏铁、银杏、松、杉、柏等。

被子植物是植物界最高级而复杂进化的一类植物。真正的花结构和种子包被于果皮之中，对种子起保护作用。它们的孢子体占绝对优势，有高度的分化。木质部有了导管和纤维，韧皮部有了筛管、伴胞和韧皮纤维。相反，雌、雄配子体则进一步简化为成熟的胚囊和花粉粒，都不能离开孢子体而独立生活，对陆生生活高度适应。双受精作用和 $3n$ 胚乳的出现，为被子植物所特有，有利于种族的繁衍。被子植物种类最多，与人类的关系最密切。

练习与思考

1. 植物界分为哪几个基本类群？其特征是什么？
2. 低等植物有哪些基本特征？包括哪几个类群？
3. 高等植物有哪些基本特征？包括哪几个类群？
4. 细菌和真菌的主要区别是什么？各有哪些代表植物？
5. 蓝藻有哪些基本特征？举出几种代表植物。
6. 绿藻有哪些基本特征？各有哪些代表植物？
7. 阐述藻类植物的演化趋势。
8. 地衣的一般特征是什么？常见的代表植物有哪些？
9. 苔藓植物和蕨类植物的生活史和世代交替有何不同？原叶体是蕨类植物的哪个世代？
10. 如何判断生活史过程中的孢子体世代和配子体世代？裸子植物的配子体和被子植物的配子体有何不同？
11. 如何区别有胚植物与无胚植物？它们各有哪些类群？
12. 比较被子植物与裸子植物的进化特征，各举出两类植物类群的一些代表植物。
13. 解释名词：生活史，世代交替，有胚植物，颈卵器，接合生殖，孢子植物，种子植物，维管植物，菌丝体，同配生殖，地衣，孢子囊群，大孢子叶球，小孢子叶球，珠鳞。

第十二章 被子植物主要分科概述

被子植物是植物界种类最多、结构最复杂、进化最高级的一大类群植物，自新生代以来，它们在地球上占着绝对优势。现知被子植物共约 30 多万种，1 万多属，占植物界的一半以上。我国被子植物约有 3 万种，根据其形态特征的异同，可分为双子叶植物纲和单子叶植物纲，共 300 多科，8000 多属。本章仅选择性地讲述与人类关系较为密切的植物及其所属科和属的特征，同时，对个别在系统分类或进化上有重要地位的科也予以适当介绍。

第一节 被子植物分类的形态学基础知识

被子植物在长期演化、适应环境的过程中，出现了各种各样的形态特征，经典的植物分类学就是根据植物的不同形态特征来进行的。

一、茎

(一) 茎的生活习性

植物茎的生活习性是植物在长期适应环境的过程中形成的。根据茎的性质，可将植物分为木本植物、草本植物和半灌木植物 3 种类型。木本植物 (wood plant) 的茎的主要部分为木质部，质地比较坚硬，寿命长。草本植物 (herb plant) 茎中的木质部不发达，质地通常脆嫩，寿命相对较短。半灌木植物 (subshrub) 是介于木本植物和草本植物之间的一类多年生植物，如沙拐枣属 (*Calligonum*) 和蒿属 (*Artemisia*) 的一些植物。

1. 木本植物

乔木 (tree) 乔木有明显的主干，通常树干高在 3m 以上，分枝距地面较远，如白玉兰 (*Magnolia denudata* Desr.) 等。

灌木 (shrub) 主干不明显，通常树高在 3m 以下，近地面分枝，如紫荆 (*Cercis chinensis* Bunge.)、月季等。

2. 草本植物

一年生草本植物 (annual herb) 生活周期在一年内完成，如水稻、花生等。

二年生草本植物 (biennial herb) 生活周期跨越 2 个年份，如冬小麦等。

多年生草本植物 (perennial herb) 植物的地下部分或整个植株能生活多年，每年都能发芽继续生长，如高羊茅 (*Festuca arundinacea* Schred.)、荷花 (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) 等。

藤本植物 (vine) 植物体细长，不能直立，只能匍匐于地面，或缠绕、或攀缘别的

植物（或支持物）而生长。藤本植物依茎质地的不同，又可分为木质藤本与草质藤本两种类型，前者如葡萄、省藤（*Calamus platyacanthoides* Merr.）等，后者如草莓、牵牛 [*Pharbitis nil* (L.) Choisy.] 等。

（二）茎的生长习性

根据茎的生长习性，可将茎分为以下几种（图 12-1）。



图 12-1 茎的生长习性

缠绕茎：A. 葎草 B. 牵牛；攀缘茎：C. 葡萄卷须缠绕；平卧茎：D. 地锦；匍匐茎 E. 草莓

直立茎（erect stem）茎垂直立地，如杨树、小麦等。

平卧茎（prostrate stem）茎平铺于地面，如蒺藜（*Tribulus terrestris* L.）等。

匍匐茎（stolon stem）茎平卧地面，节上生根，如草莓、甘薯等。

攀缘茎（climbing stem）借助于茎、叶等的变态器官攀缘于其他物体上，如黄瓜等。

缠绕茎（twining stem）茎缠绕于其他物体上，如牵牛、葎草 [*Humulus scandens* (Lour.) Merr.] 等。

二、叶

叶的大小、形态和组成常因植物种类而异，变化较大，但分类地位相近的植物的叶形态常相似。

（一）叶的形态

1. 叶的质地

革质（coriaceous）叶厚韧似皮革，如大叶黄杨（*Euonymus japonicus* Thunb.）等。

膜质（membranaceous）叶薄而呈半透明，不呈绿色，如中麻黄（*Ephedra intermedia* Schrenk.）。

草质（herbaceous）叶薄而柔软，如陆地棉（*Gossypium hirsutum* L.）等。

肉质（succulent）叶肥厚多汁，如中华芦荟、马齿苋等。

2. 叶形

叶形是指叶片的整体形状。不同植物叶形往往不同，叶形是识别植物的重要依据之一。植物中，叶形近似条形、圆形、椭圆形和卵形的情况很普遍，为了利于区分植物，往往根据叶片最宽处位置及叶的长宽比对这类叶形进行细分，又可分为不同的类型（图 12-2，图 12-3）。

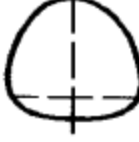
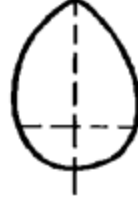


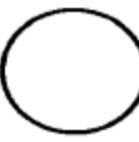
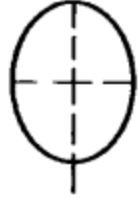





		长宽近等	长是宽的 $1\frac{1}{2}$ ~2倍	长是宽的 3~4倍	长是宽的 5倍以上
依全形分	最宽处近叶的基部	阔卵形 	卵形 	披针形 	线形 
	最宽处在叶的中部	圆形 	阔椭圆形 	长椭圆形 	剑形 
	最宽处在叶的先端	倒阔卵形 	倒卵形 	倒披针形 	

图 12-2 基本叶形

条形（linear）（线形）和剑形（ensiform）叶的长宽比在 5 以上，前者叶片厚、硬，如凤尾丝兰（*Yucca filamentosa* L.），后者叶片薄、软（如小麦），如为宽阔且特别长的条形叶，又可称为带状叶（如玉米）。

圆形（orbicular）、阔椭圆形（broad elliptical）和长椭圆形（long elliptical）叶的最宽处位于中部，叶长是叶宽的 1~1.5 倍、1.5~2 倍和 3~4 倍。莲多为圆形叶，印度胶树多为阔椭圆形叶，八角（*Illicium verum* Hook.），多为长椭圆形叶。

阔卵形（broad ovate）、卵形（ovate）和披针形（lanceolate）叶的最宽处位于中部以下偏向叶基，叶长是叶宽的 1~1.5 倍、1.5~2 倍和 3~4 倍。毛白杨多为阔卵形叶，女贞（*Ligustrum lucidum* Ait.）多为卵形叶，垂柳（*Salix babylonica* L.）多为披针形叶。

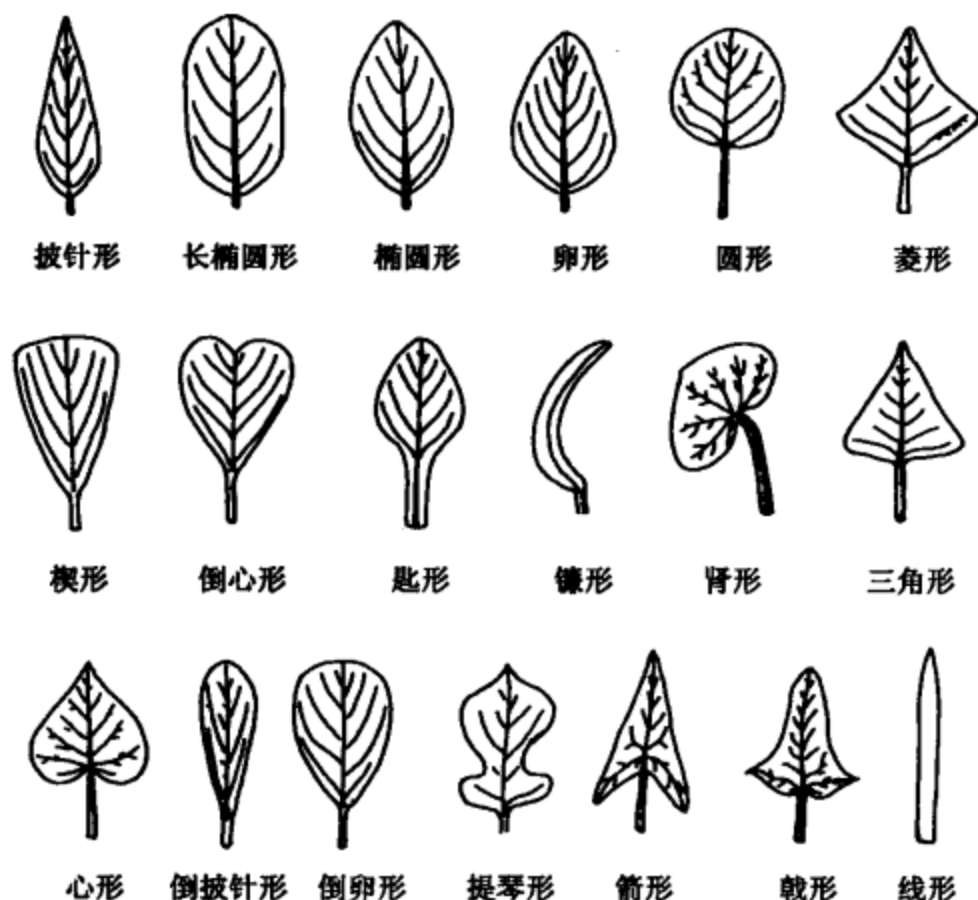


图 12-3 叶的基本类型图解

倒阔卵形 (broad obovate)、倒卵形 (obovate) 和倒披针形 (oblanceolate) 叶的最宽处位于中部以上偏向叶尖, 叶长是叶宽的 1~1.5 倍、1.5~2 倍和 3~4 倍。玉兰叶多倒阔卵形叶, 马齿苋叶多为倒卵形叶, 蒲公英 (*Taraxacum mongolicum* Hand. -Mazz.) 多为倒披针形、倒长卵形叶, 小蘗叶为倒披针形叶。

在具体描述叶形时, 有些介于上述标准叶形间的过渡类型, 常用复合名称来描述, 如卵状披针形是指叶片兼有卵形和披针形的特征, 矩圆形是指兼有矩形和椭圆形的特征等。有时植物叶形十分特殊, 用其形描述更为准确、便捷, 如管形 (葱)、三角形 [三角叶蟹甲草, *Cacalia deltophylla* (Maxim.) Mattf.]、箭形 (慈姑)、戟形 (田旋花, *Convolvulus arvensis* L.)、盾形 (蓖麻)、肾形 [大黄橐吾, *Ligularia duciformis* (C. Winkl.) Hand. -Mazz.] 等。

3. 叶尖

叶尖 (leaf apex) 叶片的先端, 其常见的叶尖类型有 (图 12-4):

尾尖 (caudate) 叶先端延伸较长, 近尾状, 如白豆蔻 (*Amomum kravanh* Perre ex Gagnep.)。

骤尖 (cuspidate) 叶先端突起成短尖, 如小叶黄杨的部分叶。

渐尖 (acuminate) 叶先端为锐角, 如杏。

锐尖 (acute) 叶先端为锐角, 且叶边缘直顺, 如桑。

钝尖 (obtuse) 叶先端成一钝角或狭圆形, 如大叶黄杨。

截形 (truncate) 叶先端平截, 近乎成一直线, 如鹅掌楸 [*Liriodendron chinense* (Hemsl.) Sargent.]。

尖凹 (concave) 叶先端稍凹入, 如黄杨。

倒心形 (obcordate) 叶先端宽圆且凹入明显, 如酢浆草 (*Oxalis corniculata* L.)。



图 12-4 叶尖类型

4. 叶基

叶基是叶片的基础, 其常见的类型有 (图 12-5)。

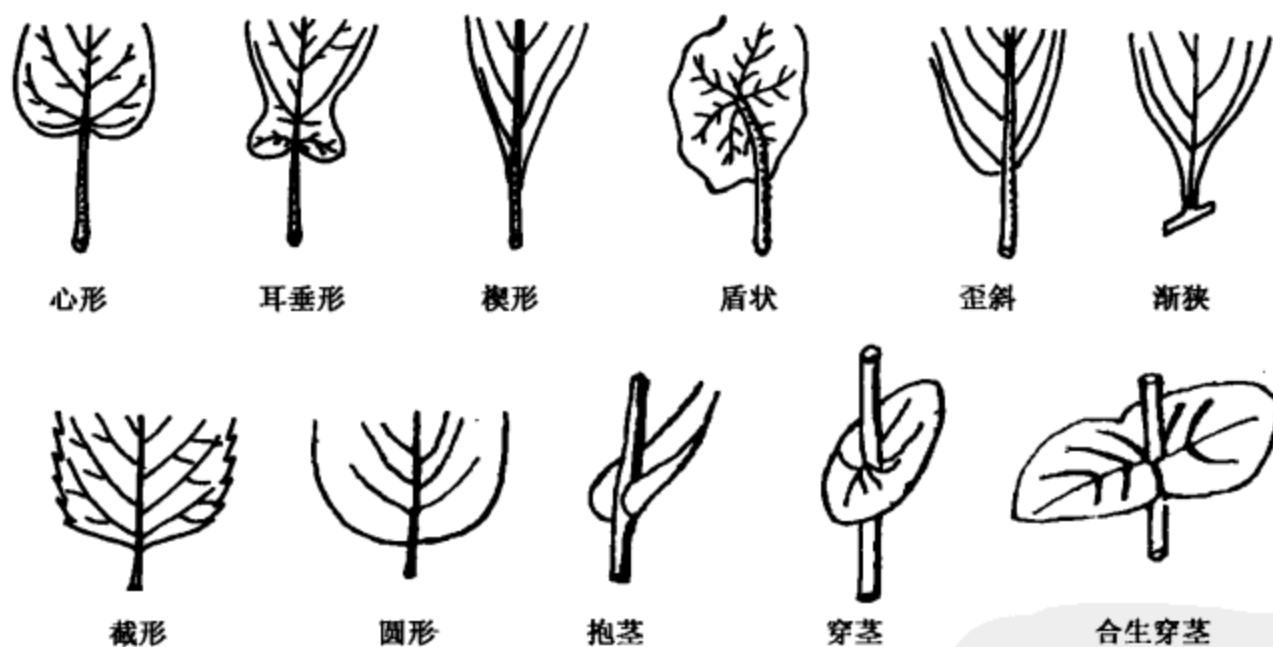


图 12-5 叶基类型

心形 (cordate) 叶片在叶柄处凹入, 叶柄两侧各有一圆裂片, 如圆叶牵牛 [*Pharbitis purpurea* (L.) Voight.]。

耳垂形 (auriculate) 叶片在叶柄两侧的两个裂片如耳垂状, 如油菜。

偏斜 (oblique) 叶片在叶柄两侧的两个裂片大小不等, 一侧大, 一侧小, 如秋海棠。

楔形 (cuneate) 叶片在近叶柄处渐变狭, 两边一同趋向基部呈楔子, 如垂柳。

截形 (truncate) 叶片在叶柄两侧的叶片平截, 近乎成一直线, 如有些杨树叶的基部。

圆形 (rounded) 叶片基部呈半圆形, 如苹果。

抱茎 (amplexicaul) 无叶柄, 叶基部的两个裂片围裹着茎, 如抱茎苦蕒菜 (*Ixeris sonchifolia* Hance.)。

穿茎 (perfoliate) 无叶柄, 叶基深凹, 叶基部的两个裂片包围茎后合生, 茎似穿叶而过, 如金黄柴胡 (*Bupleurum aureum* Fisch.)。

5. 叶缘

叶缘指叶片的边缘。叶缘凹凸不齐时, 缺陷处称为缺刻, 两缺刻之间的部分叶称为裂片 (图 12-6)。

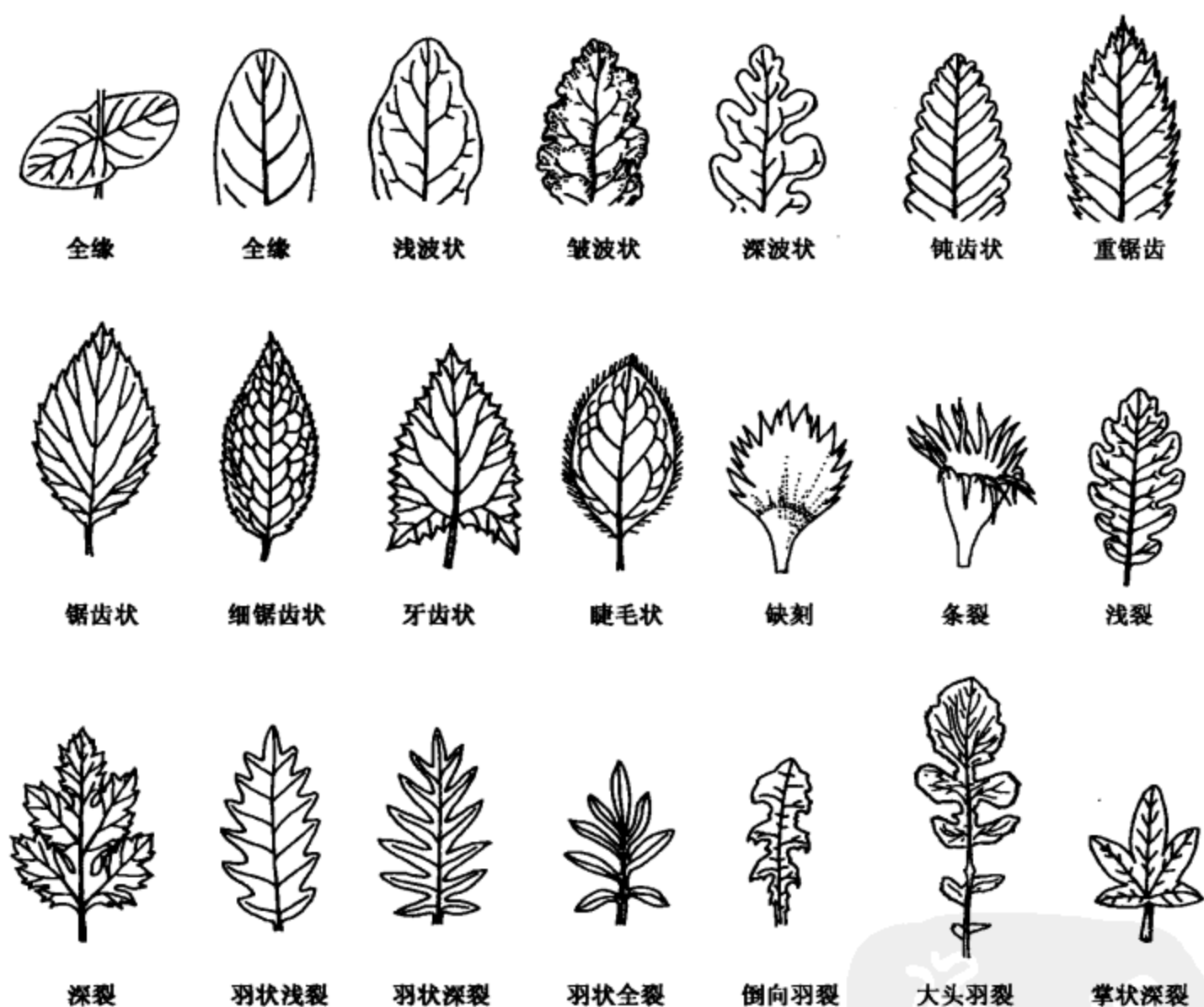


图 12-6 叶缘

全缘 (entire) 叶边缘平整, 如玉兰、女贞。

波状 (undulate) 叶边缘略有凹凸, 曲线起伏平缓似波浪, 如白菜。

钝齿状 (obtusely serrate) 叶缘缺刻明显, 齿尖钝圆, 如大叶黄杨。

锯齿状 (serrate) 叶缘缺刻明显, 齿尖尖锐、两边不等, 向叶尖偏斜, 如月季 (*Rosa chinensis* Jacq.)。

牙齿状 (dentate) 叶缘缺刻明显, 齿尖尖锐、两边基本相等, 齿尖直向外方, 如桑。

重锯齿状 (double serrate) 叶缘锯齿的边缘又具更小锯齿, 如华北珍珠梅 [*Sorbaria kirilowii* (Regel) Maxim.]。

纤毛状 (ciliiform) 叶边缘有纤细睫毛状物外伸, 如山樱花 [*Cerasus serrulata* (Lindl.) G. Don ex London.]。

刺芒状 (aristate) 叶缘有侧脉向外延伸的刺芒, 如刺叶冬青 (*Ilex bitoritsensis* Hayata.)。

6. 叶裂

叶裂指叶缘具有较大缺刻的边缘形态 (图 12-6, 图 12-7)。

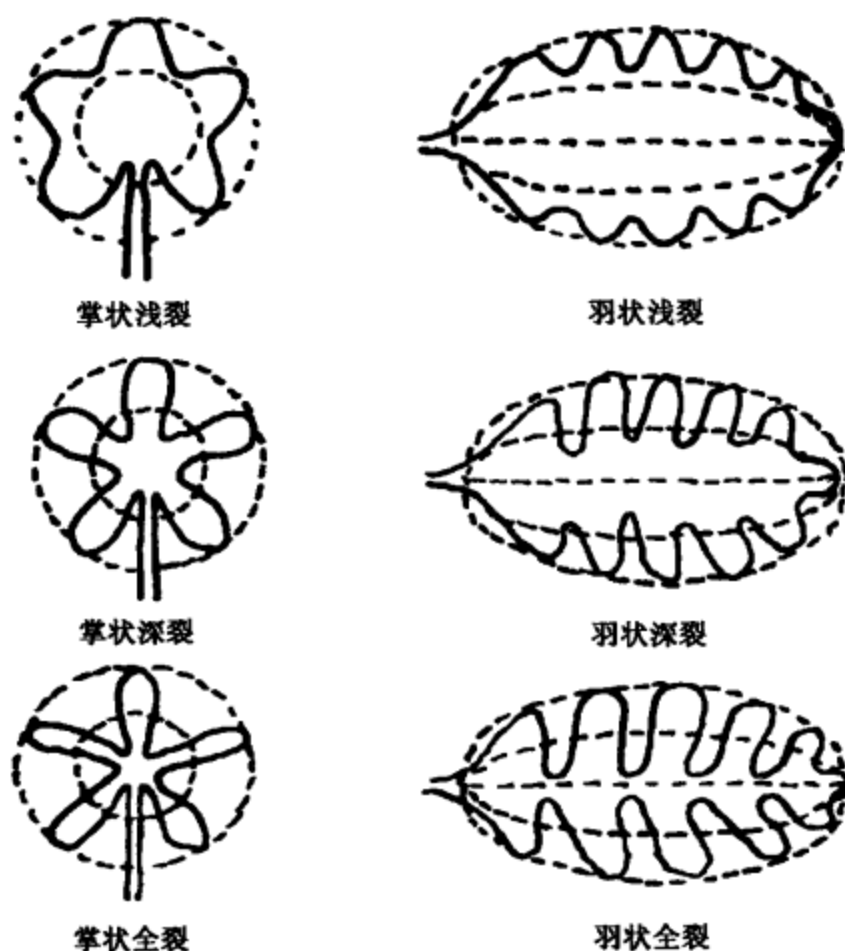


图 12-7 叶裂

1) 叶裂形状

掌状裂 (palmate) 叶片如手掌状, 各裂片或裂片的延伸线在叶柄顶端交汇于一点。

羽状裂 (pinnate) 叶片如羽毛状, 各裂片分别在不同部位与中脉交汇。

2) 叶裂缺程度

浅裂 (lobate) 叶裂不超过半个叶片的 $1/2$, 如菊花 [*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.] 叶羽状浅裂; 棉叶掌状浅裂。

深裂 (parted) 叶裂超过半个叶片的 $1/2$, 但未达主脉或叶脉基部, 如蒲公英叶羽状深裂; 蓖麻叶掌状深裂。

全裂 (divided) 叶裂深达中脉或叶基, 如马铃薯叶羽状全裂; 大麻叶掌状全裂。

通常同种植物的叶形较为相近, 但有些植物, 同一株植株的叶形差异较大, 这种特

性称为异形叶性 (heterophylly)。异形叶的出现, 有些与植株发育年龄有关, 如人参, 第一年所生叶为三出复叶, 从第二年起为掌状复叶; 有些与环境有关, 如慈姑沉水叶为线形, 漂浮叶椭圆形, 气生叶为箭形; 有些与叶在植株上分布的位置有关, 如薜荔 (*Ficus pumila* L.) 的营养枝上的叶小而薄, 卵状心形, 而生殖枝上的叶大而厚, 呈卵状椭圆形。

(二) 叶脉

不同的植物, 其叶脉的分布格式, 即脉序不同 (图 12-8)。双子叶植物多具网状脉; 单子叶植物多具平行脉、弧形脉、射出脉, 偶有网状脉, 与双子叶植物具游离脉梢的网状脉不同, 其细脉多相互交汇、无脉梢游离, 如天南星科 (Araceae)、薯蓣科 (Dioscoreaceae) 的一些植物; 裸子植物多具单一主脉; 叉状脉多见于蕨类植物, 偶见于银杏等种子植物。



图 12-8 脉序类型

1. 网状脉 (序) (netted venation)

网状脉 叶脉错综分枝, 侧脉与细脉交织成网状。根据中脉分枝情况的不同又可分为:

羽状 (网) 脉 (reticulate venation) 叶片中部具一条明显主脉, 各侧脉自主脉两侧逐渐分出, 排列似羽毛, 如毛白杨、板栗等。

掌状 (网) 脉 (palmate venation) 几条近于等粗的叶脉自叶柄顶部发出, 叶脉数回分支, 排列似掌骨, 如南瓜 [*Cucurbita moschata* (Duch.) Poiret.]、蓖麻等。

三出脉 (ternately venation) 主脉两侧只产生了一对侧脉。如果分枝由主脉基部或近基部生出, 则称为基生三出脉, 如枣等; 如分枝离开主脉基部一段距离生出, 则称为离基三出脉, 如樟等。

2. 平行脉 (序) (parallel venation)

平行脉的侧脉粗细相近, 彼此大致平行, 其分支细脉可在叶尖或叶缘汇合, 但不成网状。常见于单子叶植物中的条形叶、剑形叶。依据侧脉的形状, 又可分为:

直出平行脉 叶的主、侧脉均从叶基发出, 彼此近平行, 直达叶尖汇合, 如玉米等。

横出平行脉 侧脉从主脉两侧分别发出，与主脉近垂直；侧脉彼此近平行至叶缘，如粉芭蕉 (*Musa paradisiaca* L.) 等。

弧形脉 (arcuate venation) 主、侧脉从叶基呈明显弧形发出、至叶尖汇合，常见于单子叶植物中宽大的阔椭圆形、卵状椭圆形叶中，如玉簪 [*Hosta plantaginea* (Lam.) Aschers.] 等。

射出脉 (radiate venation) 主、侧脉从叶基辐射状发出，常见于单子叶植物中近圆形的叶，如蒲葵 (*Livistona chinensis* R. Br.) 等。盾形叶叶脉多为网状脉序，但因其各侧脉由叶柄顶端向四周发出，也为辐射状，又被称为射出脉，如荷花等。

(三) 叶序

叶在茎上的排列方式称为叶序 (phyllotaxy) (图 12-9)。常见的有：

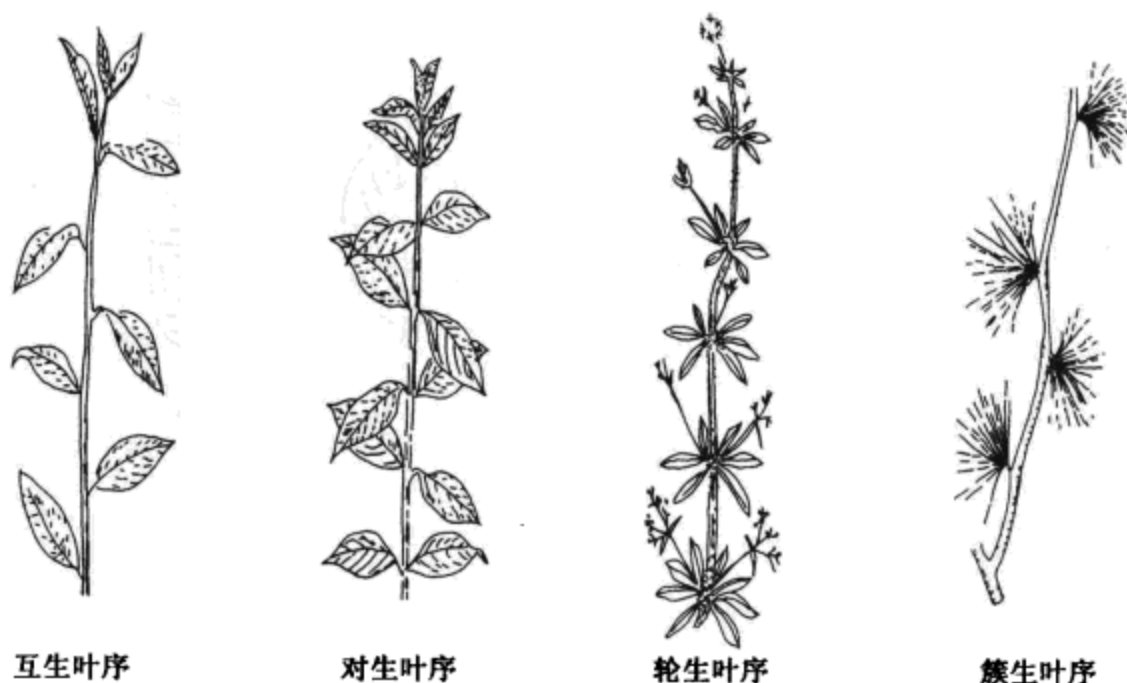


图 12-9 叶序

互生 (alternate) 每节上只着生一张叶，如小麦、大豆、棉花等。

对生 (opposite) 每节上相对着生两张叶，如薄荷、石竹等。

轮生 (whorl) 同一个节上着生三张或三张以上的叶，如夹竹桃 (*Nerium indicum* Mill.) 等。

簇生 (fascicled) 三张或三张以上的叶着生于极度缩短的短枝或植株基部密集的节上，如车前 (*Plantago asiatica* L.) 等。

(四) 叶的类型

1. 完全叶与不完全叶

具有叶片、叶柄和托叶三部分的叶称为完全叶 (complete leaf)，如杨树、棉花等；缺少其中任一部分或两部分的称为不完全叶 (incomplete leaf)，如丁香无托叶、莴苣无叶柄及托叶等 (参见第六章)。

2. 单叶与复叶

单叶 (simple leaf) 在一个叶柄上只着生一片叶, 如棉花。

复叶 (compound leaf) 在一个叶柄上着生两片以上的叶。复叶的叶柄称为总叶柄 (common petiole), 总叶柄上着生的叶称为小叶 (leaflet), 着生小叶的轴状部分称为叶轴 (rachis), 如七叶树 (*Aesculus chinensis* Bunge.)。

一般认为, 复叶由单叶发展演化而来。即单叶经过叶全缘至叶缘有缺刻、叶缘深裂至全裂, 且小叶柄出现或小叶与叶轴间关节明显时, 便形成了复叶。全裂叶是单叶与复叶的过渡类型, 因而有时与复叶界限并不明显, 但根据全裂叶相邻裂片基部存有部分叶缘这一特点, 可区别 (参见第六章)。

根据小叶在总叶柄上的排列方式, 可将复叶分为羽状复叶和掌状复叶两类 (图 12-10)。



图 12-10 复叶类型

羽状复叶 (pinnately compound leaf) 3 枚以上小叶, 在总叶柄两侧相对排列。根据总叶柄分枝的情况, 复叶可分为:

一回羽状复叶 总叶柄不分枝, 小叶直接着生在总叶柄上, 如刺槐。

二回羽状复叶 总叶柄分枝一次后再着生小叶, 如合欢。

三回羽状复叶 总叶柄分支两次后再着生小叶, 如南天竹 (*Nandina domestica* Thunb.)。

根据组成复叶的小叶数目, 羽状复叶又可分为奇数羽状复叶 (oddpinnate) 和偶数羽状复叶 (paripinnate)。

掌状复叶 (palmately compound leaf) 3 枚以上小叶, 着生在总叶柄顶端, 呈掌状, 如七叶树、人参等。根据总叶柄的分枝情况可分为一回掌状复叶、二回掌状复叶等。

三出复叶 (ternately compound leaf) 3 枚小叶着生在总叶柄上, 根据 3 枚小叶叶柄

的长短，可将其分为掌状三出复叶（如酢浆草）和羽状三出复叶（如刺桐 *Erythrina indica* Lam.）。

单身复叶（unifoliate compound leaf）是一种特殊形状的复叶，顶生小叶较大，与总叶柄间关节明显；两侧的小叶退化不存在，叶轴向两侧延展，常成翅状。单身复叶可能是三出复叶的一退化类型，如柑橘属（*Citrus*）等植物。

复叶与生有单叶的小枝，叶轴与纤细的茎有时不易区分，识别时应仔细辨认（详见第六章）。

三、花

（一）花冠的类型与特征

1. 花冠的类型

花冠的形态多种多样。由于花瓣的离合，花冠筒的长短，花冠裂片的形状和深浅等不同，形成各种类型的花冠（图 12-11）。



图 12-11 花冠类型

筒状（tubular）花冠大部分联合成管状或圆筒状，花冠裂片向上伸展，如向日葵的盘花等。

漏斗状（funnel shaped）花冠下部呈筒状，并由基部逐渐向上扩大（或呈喇叭状），如甘薯等。

钟状（campanulate）花冠筒宽而短，上部扩大成钟形，如南瓜、桔梗 [*Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC.] 等。

轮状（rotate）花冠筒短，裂片由基部向四周扩展，状如车轮，如番茄等。

唇形（labiate）花冠基部筒状，上部略呈二唇形，如芝麻等。

舌状 (ligulate) 花冠基部呈一短筒，上端向一边张开成扁平舌状，如向日葵花盘的边花等。

蝶形 (papilionaceous) 花冠含花瓣 5 枚，排列成蝶形，最上一瓣最大、叫旗瓣，两侧的两瓣状如翼、叫翼瓣，为旗瓣所覆盖，且较旗瓣小，最下两瓣位于翼瓣之间，其下缘常稍合生，状如龙骨、叫龙骨瓣，如豌豆等。

十字形 (cruciform) 花冠由 4 枚分离的花瓣排列成十字形，如油菜、白菜、萝卜等。

此外，因为蔷薇科 (Rosaceae) 植物的花有多种花托类型，花萼、花冠、雄蕊和雌蕊的着生位置差别较大，但其花萼、花冠的形态、大小、数目及其相互关系又基本一致，均为五基数、相互分离，花瓣彼此覆瓦状排列等，因而被一些学者单列为一类，称其为蔷薇花或蔷薇花冠 (图 12-12)。

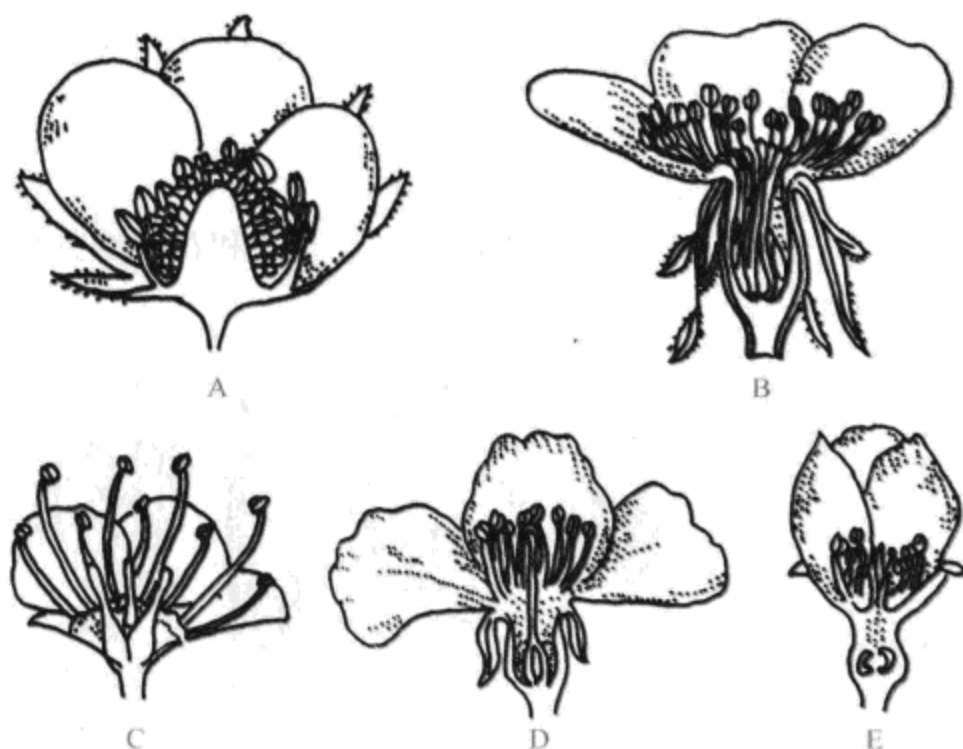


图 12-12 蔷薇花冠

A. 草莓 B. 蔷薇 C. 绣线菊 D. 桃 E. 苹果

筒状、漏斗状、钟状、轮状以及十字形花冠等的各枚花瓣的形状、大小基本一致，这类花呈辐射对称 (radial symmetry)。蝶形、唇形、舌状花冠等至少有一枚花瓣的形状、大小明显与其他花瓣片不同，因此这类花常呈两侧对称 (bilateral symmetry)。也有一些植物的花是不对称的，如美人蕉的花冠位于花萼的上方或内轮，由若干“花瓣”排列为一轮或多轮。

2. 花瓣的排列

组成花冠的花瓣数目常随植物种类的不同而不同，花瓣间的排列方式也因种而异，一般在花蕾初放时较为明显，常作为分类的依据。常见的花瓣间的排列方式有镊合状、覆瓦状和旋转状等类型 (图 12-13)。

镊合状 (valvate) 花瓣 (裂) 片边缘彼此互不覆盖，如茄、番茄等。若花瓣 (裂)



图 12-13 花瓣的排列方式

片边缘向内弯则为向内镊合状，若花瓣片边缘向外弯则为向外镊合状。

旋转状 (convolute) 指花瓣片的一边既覆盖着相邻 1 枚花瓣片的边缘而另一边又被另一相邻的花瓣片的边缘所覆盖，如棉花、牵牛等。

覆瓦状 (imbricate) 与旋转状相似，只是花冠中有 1 枚或 2 枚花瓣片完全包被在其相邻花瓣的外侧，1 枚或 2 枚花瓣片完全被包被在其相邻花瓣的内侧，如蚕豆、油菜等。

(二) 雄蕊类型与特征

1. 雄蕊的类型

植物种类不同，花中雄蕊的数目、花丝的长短、花药和花丝的分离与联合方式常不同，从而形成不同的雄蕊类型 (图 12-14)。

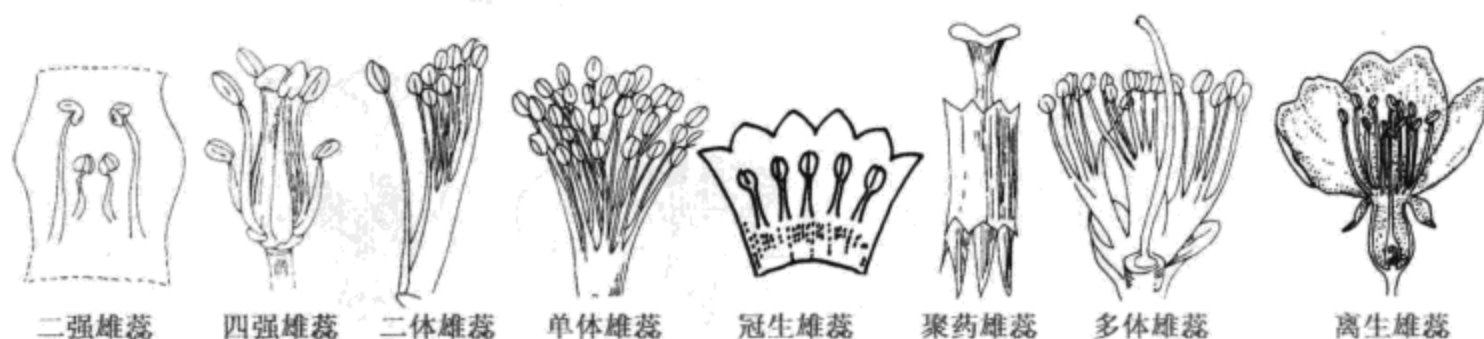


图 12-14 雄蕊类型

单体雄蕊 (monadelphous stamen) 一朵花中全部雄蕊的花丝联合成一体，花药分离，如棉等。

二体雄蕊 (diadelphous stamen) 一朵花中有 10 枚雄蕊，其中 9 枚雄蕊的花丝联合，另 1 枚雄蕊单生，呈二束，如蚕豆等；或是 10 枚雄蕊中，各 5 枚雄蕊的花丝联合而成 2 组，如合萌属 (*Aeschynomene*)。

多体雄蕊 (polyadelphous stamen) 一朵花中雄蕊众多且全部花丝联合成多组，如金丝桃 (*Hypericum chinense* L.) 等。

聚药雄蕊 (synantherous stamen) 一朵花中雄蕊的花药合生，花丝彼此分离，如菊科 (*Asteraceae*) 植物。

二强雄蕊 (didynamous stamen) 一朵花中通常有 4 枚雄蕊，且 2 长 2 短，如唇形科 (*Lamiaceae*) 植物。

四强雄蕊 (tetradynamous stamen) 一朵花中通常有 6 枚雄蕊，且其花丝 4 长 2 短，如十字花科 (*Brassicaceae*) 植物。

冠生雄蕊 一朵花中雄蕊花丝的一部分与花瓣或花冠筒部合生，如泡桐等。

离生雄蕊 一朵花中雄蕊彼此分离，仅以花丝基部与花托相连，如蔷薇科植物。

2. 花药的着生方式

花药位于花丝顶端，成囊状膨大且花粉粒在其中发育成熟。花药通过花丝与花托相连（图 12-15）。花药在花丝上的着生方式有不同类型：

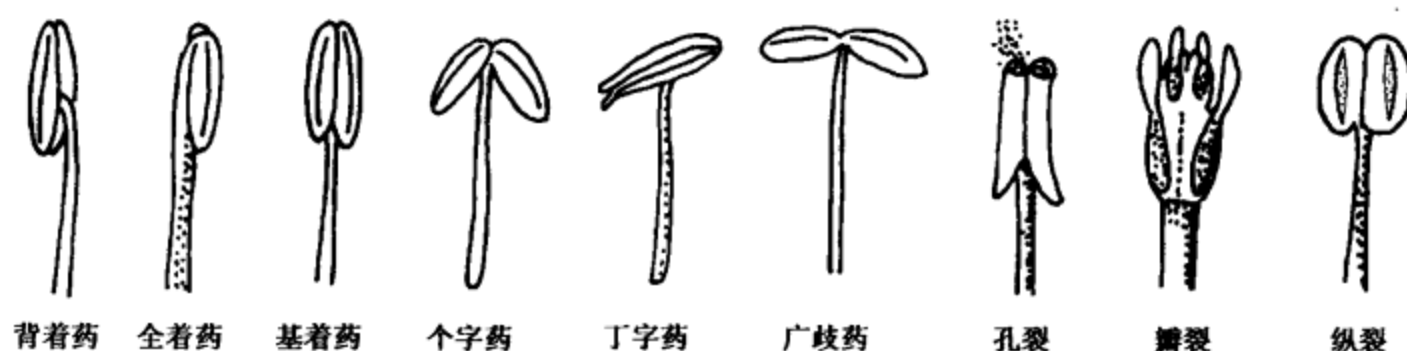


图 12-15 花药的着生与开裂方式

基着药 (basifixed anther) 花药仅以其基部着生于花丝的顶端，如望江南 (*Cassia occidentalis* L.)、唐菖蒲 (*Gladiolus hybridus* Hort.) 等。

背着药 (dorsifixed anther) 花药背部着生于花丝上，如苹果、油菜等。

丁字药 (versatile anther) 花药以其背部的中部与花丝相连，如小麦、百合等。

个字药 (divergent anther) 花药以其上部与花丝相连，且其中下部张开时呈“个”字形，如凌霄 [*Campsis grandiflora* (Thunb.) Loisel.] 等。

广歧药 (divaricate anther) 花药平展，仅顶部与花丝相连，如地黄 [*Rehmannia chingii* (Gaert.) Libosch.] 等。

全着药 (adnate anther) 花丝短粗、花药整体着生于花丝上，如莲、玉兰等。

3. 花药开裂的方式

花药成熟后开裂传粉，其开裂方式主要有（图 12-15）：

纵裂 (longitudinal split) 药室纵长开裂，为最常见的花药开裂方式，如小麦、油菜等。

孔裂 (poricidal) 药室顶端开孔花粉散出，如马铃薯、杜鹃 (*Rhododendron simsii* Planch.) 等。

瓣裂 (valvate) 药室有 2 个或 4 个瓣状盖，瓣盖打开时花粉散出，如小檗 (*Berberis julianae* Schneid)、樟等。

(三) 雌蕊 (群) 的类型与特征

1. 雌蕊的类型

由于组成雌蕊的心皮数目和心皮间离、合情况不同，雌蕊常分为下列 3 种类型：

单雌蕊 (monogynous) 一朵花中只有一个心皮构成的雌蕊叫单雌蕊，如豆类、桃、

李、梅等(图 12-16A)。

离生单雌蕊 (apocarpous gynoecium) 一朵花中有多个彼此分离的单雌蕊, 如八角、玉兰 (*Magnolia denudata* Desr.)、草莓和毛茛等 (图 12-16B)。

复雌蕊 (compound pistil) 一朵花中只有一个由两个以上心皮合生成的雌蕊称为复雌蕊, 如油菜、茄、棉花等。复雌蕊中, 有的子房合生, 花柱、柱头分离, 如梨等; 有的子房、花柱合生, 柱头分离, 如向日葵等; 也有的子房、花柱、柱头全部合生, 柱头呈头状, 如油菜等。组成复雌蕊的心皮数目, 常和花柱、柱头、子房室数呈正相关 (图 12-16C~E)。

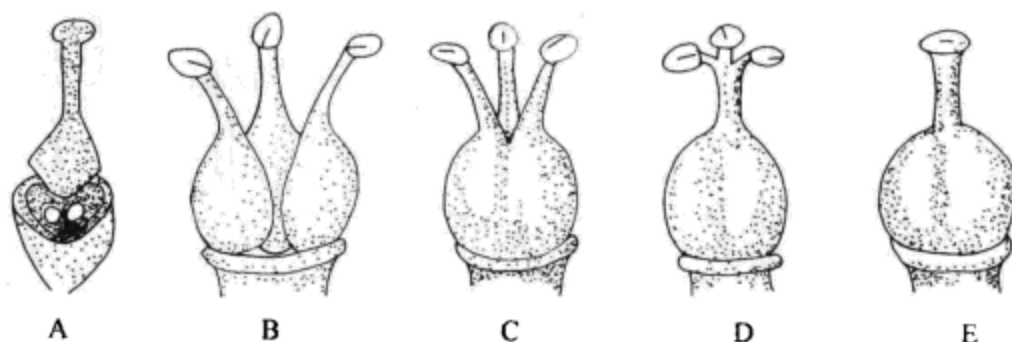


图 12-16 雌蕊的类型

正确判断雌蕊的类型和组成雌蕊的心皮数目在植物分类和物种鉴别中很有意义。一个复雌蕊的心皮数目, 常与花柱、柱头、子房室、果实数成正比。可借此判断复雌蕊的心皮数目。

2. 子房的位置

子房着生在花托上, 它与花托的连接方式存在很大差异, 同时与花萼、花冠, 雄蕊群的相对位置也因植物种类不同而有变化 (图 12-17)。



图 12-17 子房的位置

上位子房 (superior ovary) 又叫子房上位, 子房仅以其基部与花托相连, 花的其余部分均不与子房相连。子房上位又可分为以下两种情况:

①上位子房下位花 (superior hypogynous flower) 子房仅以其基部与花托相连, 花被与雄蕊着生的位置低于子房, 如油菜、玉兰等。

②上位子房周位花 (superior perigynous flower) 子房仅以其基部与杯状花托底部相连, 花被与雄蕊着生于杯状萼筒的上沿边缘, 即子房的周围, 如桃、李等。

半下位子房 (half inferior ovary) 又叫子房半下位或中位, 子房的下半部陷生于花托中, 并与花托愈合, 子房上半部仍外露, 花的其余部分着生在子房周围花托的边缘, 故也叫周位花, 如菱、马齿苋等。

下位子房 (inferior ovary) 又叫子房下位, 整个子房埋于下陷的花托中, 并与花托愈合, 花的其余部分均着生在子房上方花托的边缘, 故也叫上位花, 如南瓜、苹果等。

3. 胎座的类型

在雌蕊的子房内, 胚珠着生的部位叫胎座 (placenta)。由于心皮的数目和连接方式以及胚珠着生的部位不同, 形成了不同的胎座类型 (图 12-18)。

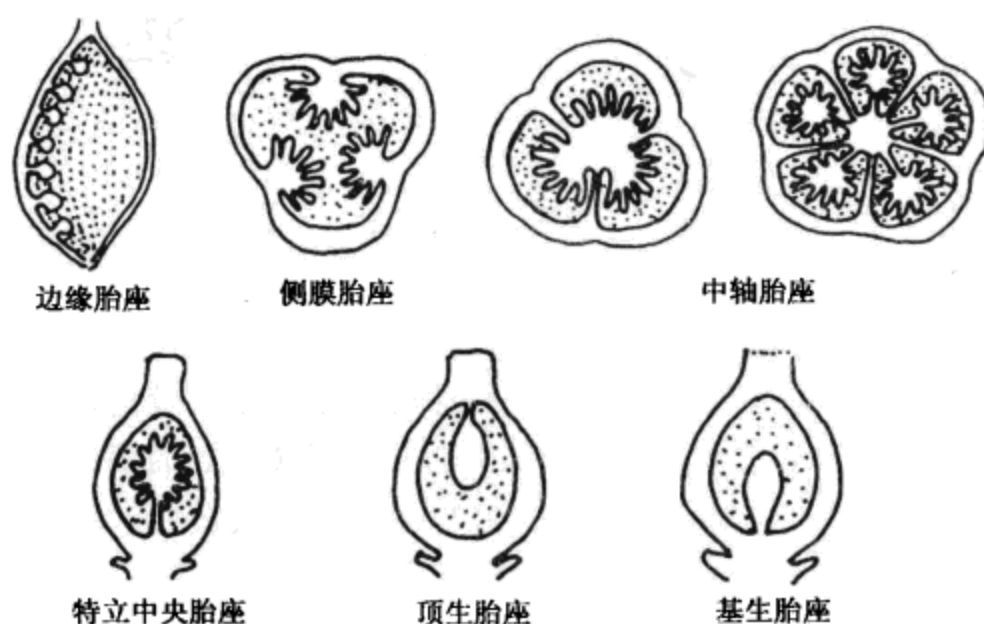


图 12-18 胎座类型

边缘胎座 (marginal placentation) 单心皮, 子房一室, 胚珠着生于腹缝线上, 如豆类。

侧膜胎座 (parietal placentation) 2 个以上的心皮所构成的一室子房或假数室子房, 胚珠着生于心皮的边缘, 如油菜、白菜、南瓜、黄瓜、番木瓜等。

中轴胎座 (axile placentation) 多心皮构成的多室子房。心皮边缘于子房中央形成中轴, 胚珠生于中轴上, 如棉花、柑橘等。

特立中央胎座 (free central placentation) 多心皮构成的一室或不完全数室子房, 子房腔的基部向上有一个中轴, 但不到达子房顶, 胚珠着生于此轴上, 如石竹科植物。

基生胎座 (basal placentation) 和顶生胎座 (apical placentation) 胚珠生于子房室的基部或顶部, 前者如菊科植物, 后者如瑞香科 (Thymelaeaceae) 植物。

4. 胚珠的类型

常见的胚珠有以下几种类型 (图 12-19)。

(1) 直生胚珠 (atropous ovule 或 orthotropous ovule) 胚珠各部分均匀生长, 整个胚珠直立地着生于珠柄, 珠孔、珠心、合点和珠柄处于同一直线上, 如荞麦、胡桃等。

(2) 倒生胚珠 (anatropous ovule) 胚珠一侧生长快, 另一侧生长慢, 胚珠向生长慢的一侧倒转约 180° , 合点、珠心和珠孔的连接线成一直线; 珠心不弯曲, 珠孔朝向胎座, 合点在珠柄相对的一侧, 靠近珠柄一侧的外珠被常与珠柄贴生, 形成一条珠脊, 向

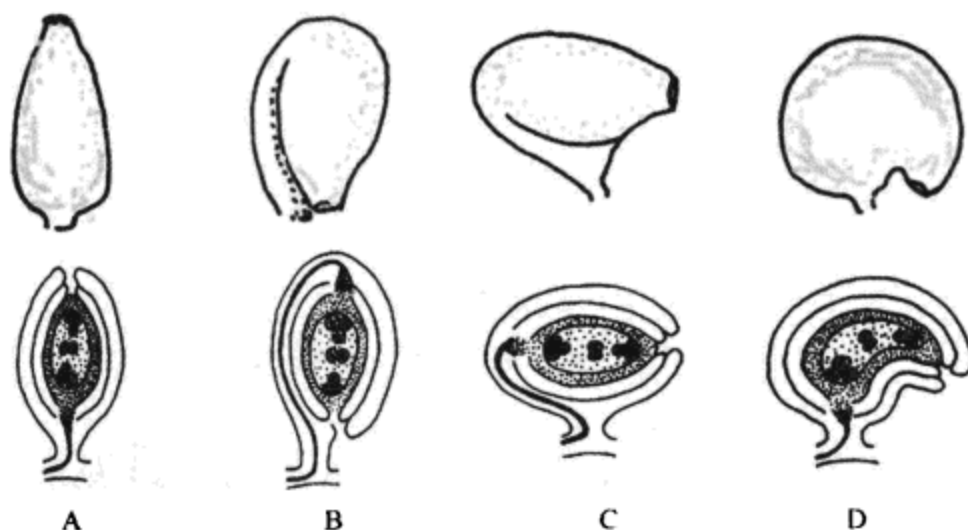


图 12-19 胚珠的类型

A. 直立胚珠 B. 倒生胚珠 C. 横生胚珠 D. 弯生胚珠

外隆起，如稻、麦、百合、棉等大多数被子植物。

(3) 弯生胚珠 (campylotropous ovule) 胚珠的下半部生长较均匀，上半部向生长慢的一侧弯曲，胚囊亦一定程度弯曲，珠孔向珠柄方向下倾，如油菜、蚕豆、扁豆等。

(4) 横生胚珠 (hemianatropous ovule) 胚珠的一侧生长较快，胚珠在珠柄上扭转约 90° ，珠孔、珠心和合点的连接线与珠柄几乎成垂直，如锦葵等。

(四) 花程式与花图式

花程式 (flower formula) 是指用字母、符号及数字等来表示花的形态组成、位置和排列等特征的关系式；花图式是指用花器官各部分的横断面结构简图来表示花结构与组成的数目、排列、分离与联合情况的示意图。

1. 花程式

花的各组成部分用一定的字母来代表通常用 K (或 Ca) 代表花萼 (kalyx)，用 C (Co) 代表花冠 (corolla)，用 A 代表雄蕊群 (androecium)，用 G 代表雌蕊群 (gynoecium)，用 P 代表花被 (perianth)。花各部分的数目可用数字来表示，如果该部分缺少时，就用“0”表示；数目很多或不定数，就用“ ∞ ”来表示，并把它写于代表各部分字母的右下角处。如果某部分在一轮以上时，就用“+”来表示，如果某一结构的各组成部分相互联合，就用“()”来表示。子房的位置可以在雌蕊的字母 G 下方加一横线表示上位子房 \underline{G} ，在字母 G 上方加一横线表示下位子房 \overline{G} ，上下方各添加一横线则表示半下位子房。同时在心皮数目的后面用“:”号隔开的数字表示子房室的数目。

辐射对称花用“*”表示，两侧对称花用“ \uparrow ”表示， ♀ 表示雌花， ♂ 表示雄花， ♂♀ 表示两性花，书写在花程式的前边。现分别举例说明：

百合花花程式是 $*\text{♂♀} P_{3+3} A_{3+3} \underline{G}_{(3;3)}$ ，其含义表示：百合花为两性整齐花，花被 6 数，列为 2 轮，各轮 3 枚；雄蕊群由 6 枚雄蕊组成，2 轮排列，每轮 3 枚；雌蕊群为由 3 心皮合生而成的复雌蕊，子房上位、3 室。

蚕豆花花程式是 $\uparrow\text{♂♀} K_{(5)} C_{1+2+(2)} A_{(9)+1} \overline{G}_{1+1:\infty}$ ，其花程式表示：蚕豆花是两性两侧

对称（不整齐）花；花萼萼片 5 枚合生；花冠由 5 枚花瓣组成，其中旗瓣 1 片、翼瓣 2 枚离生，龙骨瓣 2 枚合生；雄蕊群有雄蕊 10 枚，其中 9 枚合生，1 枚分离；雌蕊子房上位、一心皮一室。

2. 花图式

把花的结构组成用其横切面简图等表示其数目、分离与联合及其排列位置关系的简图称花图式（flower diagram）（图 12-20）。花图式的表示：用一黑圈表示花着生的花轴，用空心的弧线表示苞片，用带有线条的弧线表示花萼。由于花萼的中脉明显，故弧线的中央部分向外隆起凸出。实心的弧线表示花瓣，雄蕊和雌蕊分别用花药和子房的横切面轮廓表示。花图式由外而内依次为苞片、花萼、花冠、雄蕊（群）和雌蕊（群）。萼片间、花瓣间、雄蕊间，以及雄蕊与花瓣等的相互连合以线段连接彼此的边缘（图 12-20）。

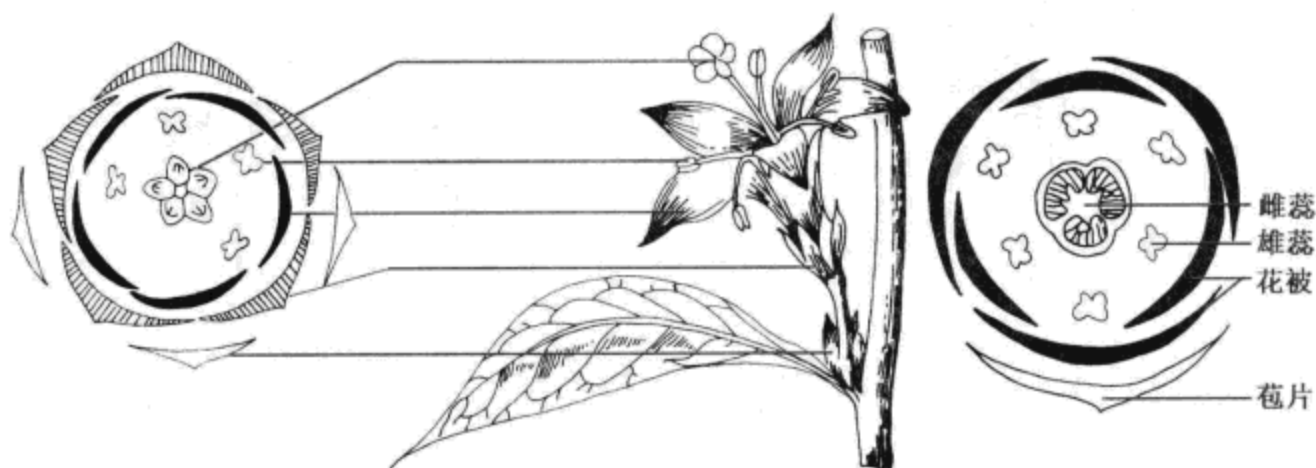


图 12-20 花图式

四、花序的类型和特征

（一）有限花序

有限花序（definite inflorescence），又称离心花序（centrifugal inflorescence）、聚伞花序（cyme），其花序顶端或中心的花先发育、先成熟、先开花，渐及下边或周围的花后开。由于顶花先开，限制了花序轴的继续伸长。常见的有限花序类型有四种（图 12-21）。

1. 单歧聚伞花序（monochasium）

花序主轴顶端先生一花，然后在顶花下的一侧形成侧枝，继而侧枝的顶端又生一花，如此依次生花、开花，形成合轴分支的花序。这样的花序有蝎尾状聚伞花序（scorpioid cyme），各分支为左右间隔生长，如唐菖蒲、美人蕉等；卷伞花序（bostrix），各分支朝向一个方向，如聚合草、附地菜等。

2. 二歧聚伞花序（dichasium）

在某些具有对生叶序的植物中，顶花下的花序主轴向两侧各生一支，分支的顶花下



图 12-21 有限花序类型

再生出两个分支，如此反复分支，且均是顶花先开的花序，如繁缕等。

3. 多歧聚伞花序 (pleiochasium)

花序轴的顶端发育出一朵花后，紧接其下的主轴再分出 3 个以上的分支，且各个分支又如此发育出顶花和分支的花序，如泽漆等。

4. 轮伞花序 (verticillaster)

在唇形花科植物中，对生叶序的叶腋内各生出 3 朵以上的花所共同组成的一类花序，如益母草等。

(二) 无限花序

无限花序或称向心花序、总状类花序，其花序的特征是花轴下部的花先发育、先成熟、先开，渐及上部，或其边缘的花先发育、先成熟、先开，渐及其中心的花开放。常见的无限花序见图 12-22。

1. 总状花序 (raceme)

组成总状花序的花有花梗，排列在一不分支且较长的花轴上，花轴能继续伸长，如珍珠菜 (*Lysimachia clethroides* Duby) 等。



图 12-22 无限花序类型

2. 穗状花序 (spike)

穗状花序和总状花序相似，只是花无梗，如车前、大麦。穗状花序轴能持续膨大的花序，叫肉穗花序，其基部常有总苞，如玉米的雌花序和红掌 (*Anthurium andraeanum* Lind.) 等。

3. 柔荑花序 (catkin, ament)

若干单性花排列于一细长、柔软的花轴上，花序通常下垂，花后整个花序或连果实一起脱落，如杨、柳等。

4. 圆锥花序 (panicle)

花序轴上生有多个总状或穗状花序，形似圆锥，即复合的总状或穗状花序，如水稻或玉米的雄花序等。

5. 伞房花序 (corymb)

花有梗，排列在花轴的近顶部，下边的花梗较长，向上渐短，花位于一近似的平面

上，如麻叶绣线菊 (*Spiraea cantoniensis* Lour.)、山楂等。由几个伞房花序排列在花序总轴的近顶部的花序叫复伞房花序，如华北绣线菊 (*S. fritschiana* Schneid.)。

6. 伞形花序 (umbel)

花梗近等长或不等长，均生于花轴的顶端，状如张开的伞，如红瑞木 (*Swida alba* Opiz.) 等。几个伞形花序生于花序轴的顶端者叫复伞形花序，如胡萝卜、人参等。

7. 头状花序 (capitate)

花近无梗，集生于一平坦或隆起的总花轴（花序轴）上，而成一头状体，如菊科植物。

8. 隐头花序 (hypanthodium)

花集生于肉质囊状的总花轴（花序轴）的内壁上，并被总花轴所包围，如无花果等。

在自然界中，花序的类型比较复杂，有些植物是有限花序和无限花序混生的。如葱是伞形花序，但中间的花先开，又有聚伞花序的特点。水稻是圆锥花序，但开花的顺序也具有聚伞花序的特点。

五、果实的类型与特征

根据果实发育的来源或结构组成，一般将果实分为单果、聚合果和复果等类型（参见第十章）。

（一）单果

由一朵花中的一个单雌蕊或复雌蕊参与形成的果实叫单果。根据果实成熟时的质地和结构，可将单果分为肉果和干果两类。

1. 肉果 (fleshy fruit)

肉果肉质多汁，常见的肉果有（图 12-23）：

浆果 (berry) 由复雌蕊的上位子房或下位子房发育而来。浆果的外果皮薄，中果皮、内果皮和胎座均肉质化，浆汁丰富，含一至多粒种子。例如，由上位子房发育来的浆果如番茄、葡萄、柿等，由下位子房形成的浆果如香蕉、瓜类等。

核果 (drupe) 具有坚硬果核的一类肉果。由单雌蕊或复雌蕊的上位子房或下位子房发育而来。核果的外果皮薄，中果皮厚，多肉质化，内果皮石质化，由石细胞构成硬核，常含一粒种子，如桃、梅、李、杏等是由单心皮的上位子房发育成的核果，而胡桃 (*Juglans regia* L.) 则是由 2 个心皮的下位子房发育成的核果。

柑果 (hesperidium) 柑橘类植物特有的一类肉果，由复雌蕊具中轴胎座的上位子房发育而成。柑果的外果皮厚，外表革质，其内分布许多油囊；中果皮较疏松，具多分枝的维管束；内果皮膜质，其内表皮上生众多的囊状多浆的毛状体，为食用的部分。

梨果 (pome) 由花萼筒和子房联合发育而成的假果。通常花萼筒参与形成果皮，且外果皮薄、中果皮厚而肉质化，内果皮常革质，如苹果、梨等。

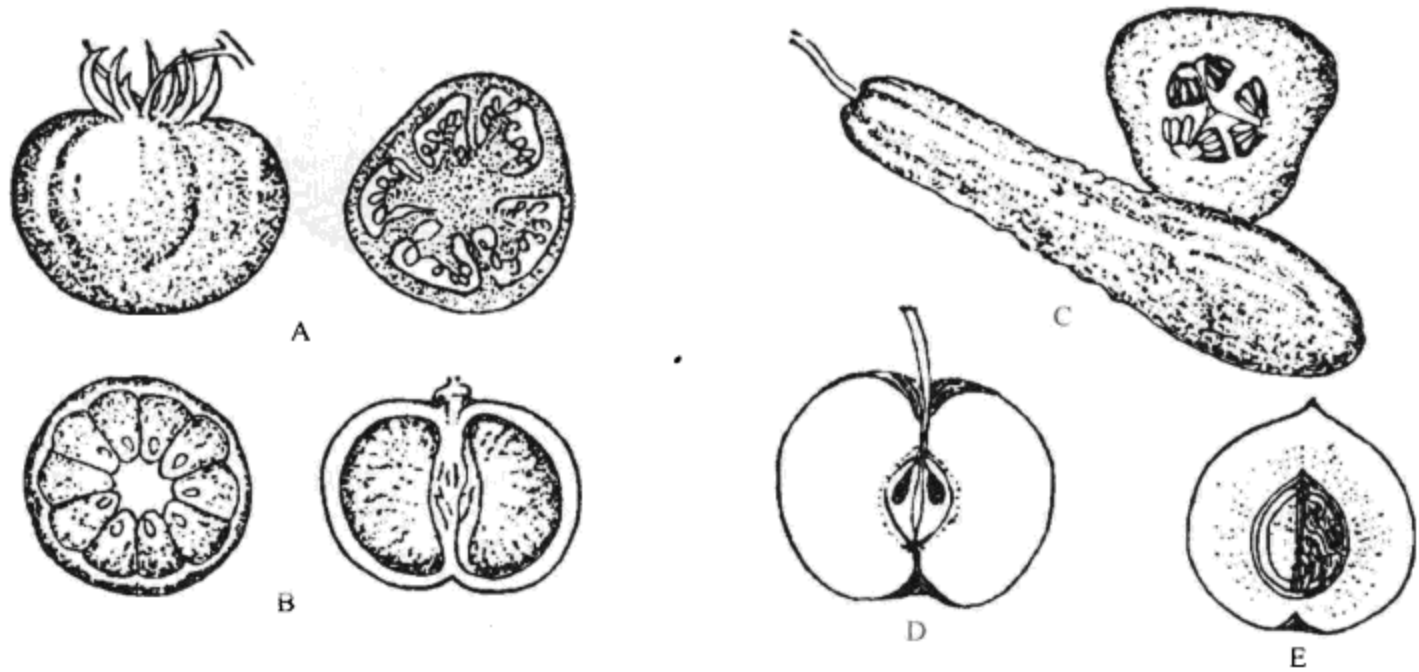


图 12-23 单果之肉果的主要类型（外形和剖面）

A. 番茄的浆果 B. 温州蜜柑的柑果 C. 黄瓜的瓠果 D. 苹果的梨果 E. 桃的核果

瓠果 (pepo) 由下位子房发育而成的假果，花托和外果皮发育成坚硬的果壁，中果皮、内果皮肉质，侧膜胎座常较发达，如葫芦科植物。

2. 干果 (dry fruit)

干果成熟时果皮干燥。开裂的干果称裂果 (dehiscent fruit) (图 12-24)，不开裂的干果称闭果 (indehiscent fruit) (图 12-25)。

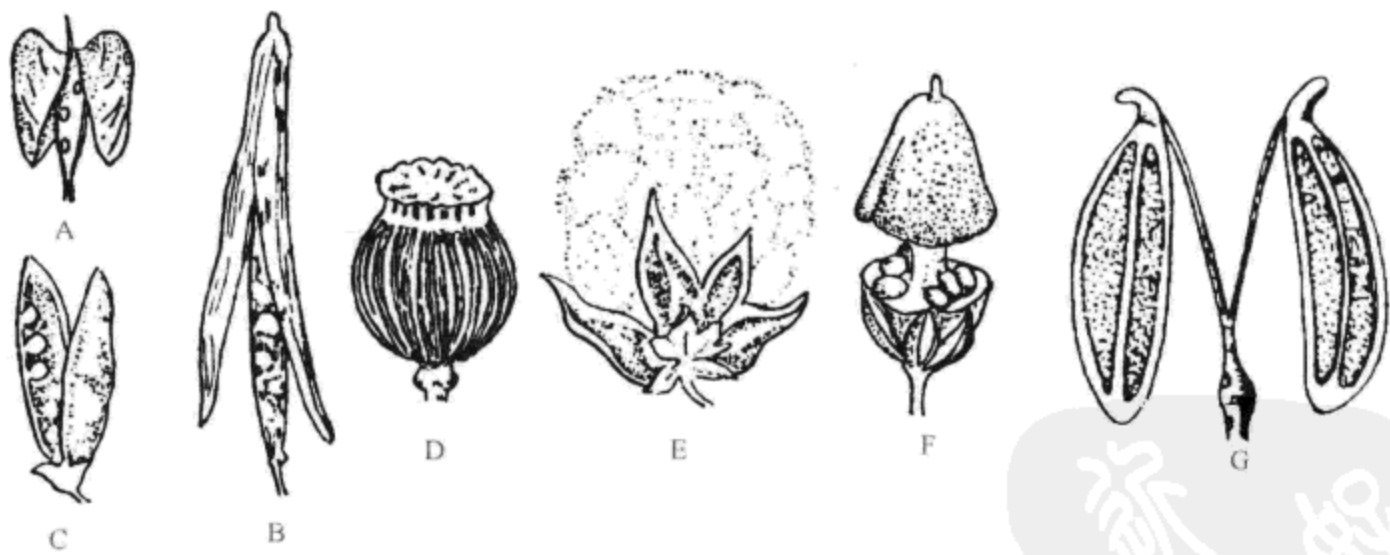


图 12-24 单果之裂果的主要类型

A. 芥菜的短角果 B. 油菜的长角果 C. 豌豆的荚果 D. 虞美人的蒴果
E. 棉的蒴果 F. 车前的蒴果 G. 双悬果 (伞形科)

(1) 裂果

蒴果 (capsule) 由复雌蕊发育而来，具多粒种子的一类开裂干果。不同植物的蒴果成熟时的开裂方式可能不同，常见的有：室背开裂，即沿心皮的背缝线裂开，如棉、百合、鸢尾等；室间开裂，即沿心皮相接处的隔膜裂开，如烟草等；室轴开裂，即果皮外侧沿心皮的背缝线或腹缝线相接处裂开，但中央的部分隔膜仍与轴柱相连而残存，如牵

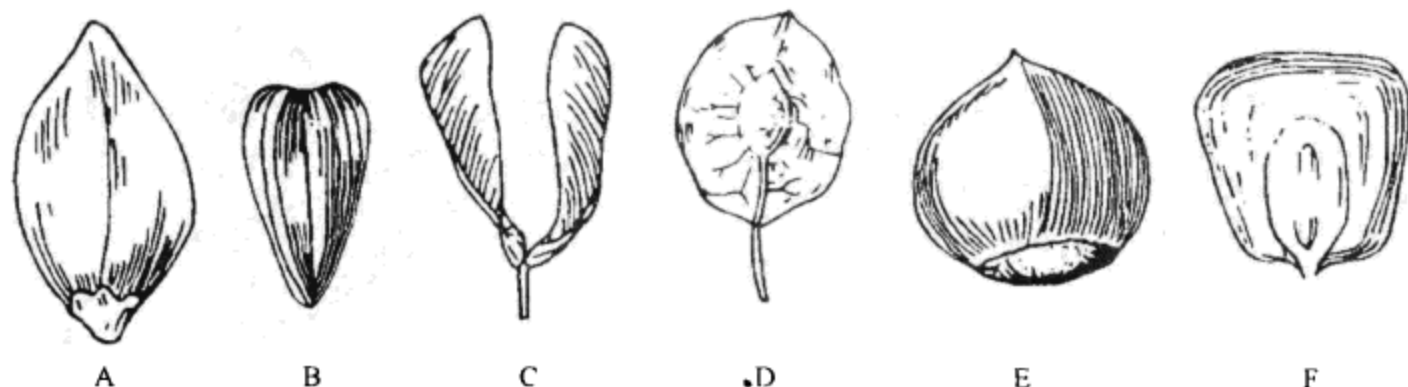


图 12-25 单果之闭果的主要类型

A. 瘦果 (荞麦) B. 瘦果 (向日葵) C. 翅果 (槭树) D. 翅果 (榆树)
E. 坚果 (板栗) F. 颖果 (玉米)

牛、曼陀罗等；盖裂，即果实中上部环状横裂成盖状脱落，如马齿苋、车前等；孔裂，即果实成熟时，每一心皮顶端裂一小孔，以散发种子，如虞美人、金鱼草等。

荚果 (legume) 由单雌蕊发育成的果实。荚果成熟时，果皮裂成两瓣，如大豆等。

角果 (silicle silique) 由 2 个心皮联合发育、具假隔膜且为侧膜胎座的果实。角果成熟时，果皮沿腹缝线处开裂，假隔膜留存，如十字花科植物的果实。

分果 (schizocarp) 由 2 个或 2 个以上心皮构成的复雌蕊的子房发育而成，具 2 个或数个子室。果实成熟时，子室分离成若干各含一粒种子的分果瓣，仍属不裂干果。胡萝卜、芹菜等的分果由 2 枚心皮构成的下位子房发育而成，成熟时分离为 2 个分果瓣，分悬于中央果柄的上端，常称为双悬果，双悬果为伞形科植物的主要特征之一。苘麻等的果实是由多个心皮组成的果实，成熟时可分为多个分果瓣。

蓇葖果 (folicle) 由离生单雌蕊发育而来的果实，成熟时，沿一条缝线裂开（背缝线或腹缝线），如飞燕草、梧桐等。

(2) 闭果

瘦果 (achene) 瘦果可由 1~3 个心皮组成的上位子房或下位子房发育而来，内含一粒种子。成熟时，果皮革质或木质，容易与种子分离。1 心皮瘦果如白头翁，2 心皮瘦果如向日葵，3 个心皮瘦果如荞麦。

颖果 (caryopsis) 禾本科植物特有的果实类型。由 2~3 个心皮组成，含一粒种子，果皮和种皮愈合，不能分离，如小麦、玉米等的果实。

坚果 (nut) 通常由复雌蕊发育而成，含 1 粒种子且果皮坚厚的一种不裂干果，如板栗、栓皮栎等。

翅果 (samara) 由单雌蕊或复雌蕊的上位子房形成的一种不裂干果。果皮的一部分向外扩延成翼翅，如枫杨、榆树等的果实。

(二) 聚合果

聚合果 (aggregate fruit) 是指一朵花中的许多离生单雌蕊聚集生于花托，并与花托共同发育成的果实。每一离生雌蕊各发育成一个单果 (小果)，根据单果的种类可将其分为聚合瘦果 (如草莓等)、聚合核果 (如悬钩子等)、聚合坚果 (如莲等) 和聚合蓇葖果 (如八角、芍药) 等 (图 12-26)。

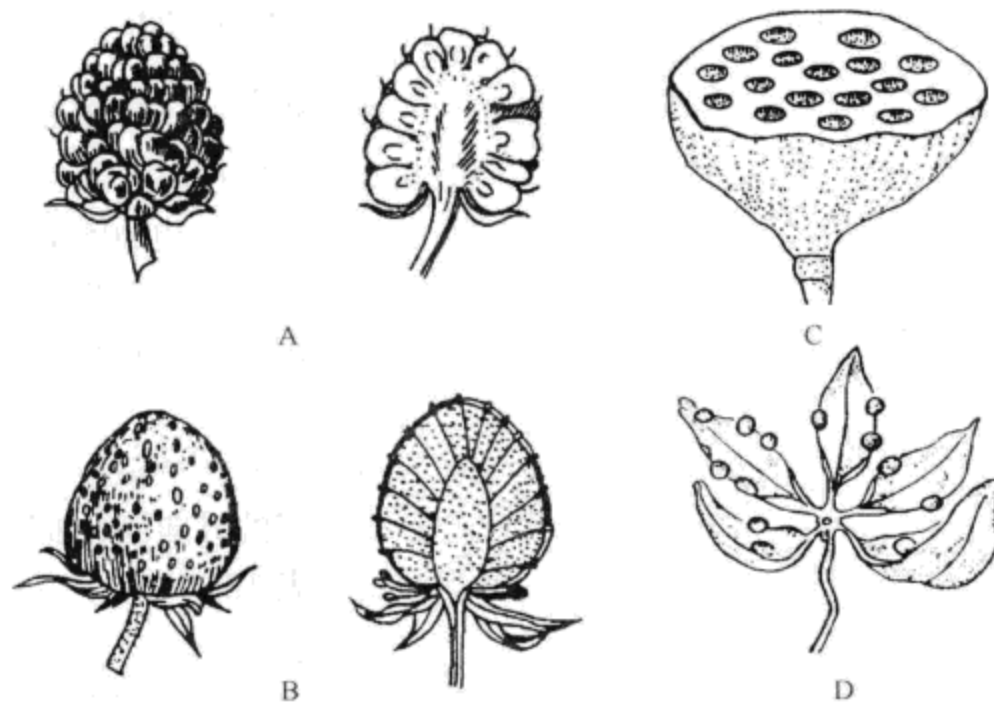


图 12-26 单果之聚合果

A. 聚合核果 (悬钩子) B. 聚合瘦果 (草莓) C. 聚合坚果 (莲) D. 聚合蓇葖果 (梧桐)

(三) 复果

复果 (multiple fruit) 复果又称为聚花果, 是由整个花序发育成的果实。桑葚来源于一个雌花序, 各花的子房发育成一小坚果, 包藏于肥厚多汁的花萼内。菠萝的果实是由许多花聚生在肉质花轴上发育而成。无花果肉质花轴内陷成球囊状, 囊的内壁上着生许多小坚果 (图 12-27)。

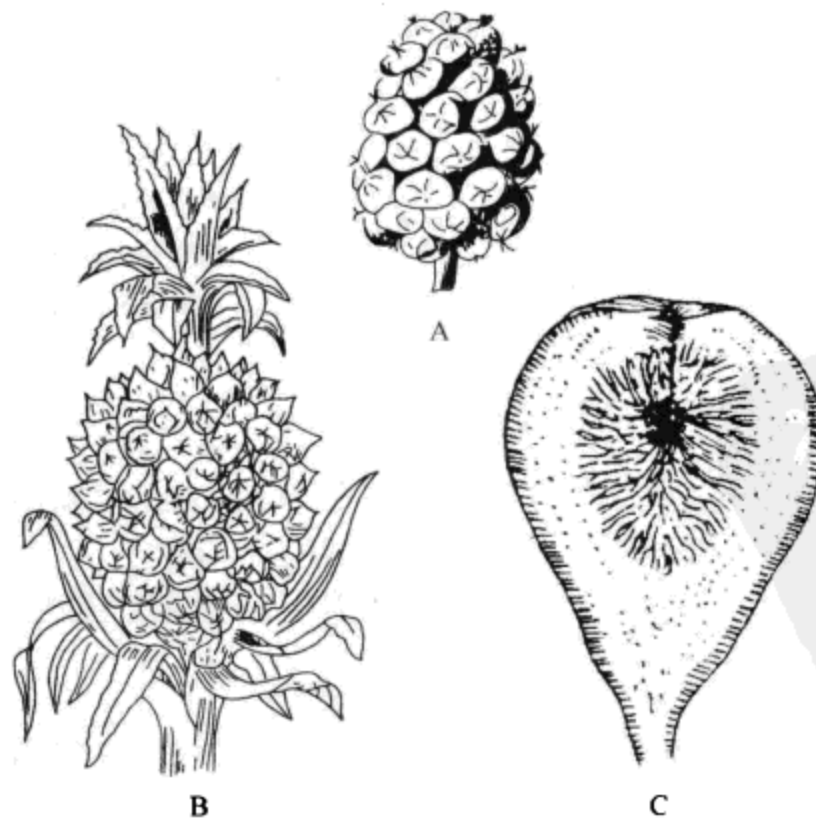


图 12-27 聚花果 (复果)

A. 桑葚 B. 凤梨 C. 无花果

第二节 被子植物的分类原则

已有的植物化石研究资料表明,被子植物似乎是在距今 1.4 万年前的白垩纪突然同时兴起的。现行被子植物的分类,在参照零星的化石资料的同时,主要根据现存被子植物的形态学特征,尤其是花和果实的形态特征,有时也参照植物的解剖结构特点来进行分类。近几十年来,染色体的形态和数量、生物化学成分和分子系统学的研究,对被子植物的某些科、属的分类和系统位置的明确起到重要作用,更加有利于反映出植物间的亲缘关系。

根据多数学者的观点,被子植物的形态结构与生理功能,特别是花和果实向着更加经济、高效、适应多种环境、有利于传宗接代和种族繁衍的方向演化发展,由此总结出了有关被子植物特征性状的一般演化规律和分类原则(表 12-1)。

表 12-1 被子植物特征性状演化的一般规律

	初生的、原始的性状	次生的、较进化的性状
茎	1. 木本 2. 直立 3. 无导管只有管胞 4. 具环纹、螺纹导管 5. 同心维管束	1. 草本 2. 缠绕 3. 有导管 4. 具梯纹、网纹、孔纹导管 5. 散生维管束
叶	6. 常绿 7. 单叶、全缘 8. 互生(螺旋状排列)	6. 落叶 7. 叶形复杂化、有各种缺刻、复叶 8. 对生或轮生
花	9. 花单生 10. 有限花序 11. 两性花 12. 雌雄同株 13. 花部呈螺旋状排列 14. 花的各部多数而不固定 15. 花被同形,无花萼、花冠之分 16. 花部离生(离瓣花、离生雌蕊、离生心皮) 17. 整齐花 18. 虫媒花 19. 子房上位 20. 花粉粒具单沟 21. 胚珠多数 22. 边缘胎座、中轴胎座	9. 花组成花序 10. 无限花序 11. 单性花 12. 雌雄异株 13. 花部呈轮状排列 14. 花的各部数目不多,有定数(3、4 或 5) 15. 有萼片和花瓣分化,单被花或无被花 16. 花部合生(合瓣花、具有各种形式结合的雄蕊、合生心皮) 17. 不整齐花 18. 风媒花 19. 子房下位 20. 花粉粒具 3 沟或多个萌发孔 21. 胚珠少数、定数 22. 侧膜胎座、特立中央胎座
果实	23. 单果、聚合果 24. 真果	23. 聚花果 24. 假果
种子	25. 有胚乳 26. 胚小,直伸,子叶 2 枚	25. 无胚乳,子叶贮藏营养物质 26. 胚弯曲或卷曲,子叶 1 枚
生活型	27. 多年生 28. 绿色自养植物	27. 一年生 28. 寄生、腐生植物

应当指出,不能简单地根据植物的某一性状来判断植物的进化地位,应当联系各种

性状综合地加以分析。因为某种植物的各种性状在演化上并不是同步的，往往同一植物体上有的为进化性状而有的却保留着原始的性状。例如，苹果下位子房是进化的，雄蕊多数则是原始的。再如，对于一般植物而言，两性花、胚珠多数、胚小是原始的性状，而在兰科植物中却是进化的标志。

第三节 被子植物的分科概述

按照克郎奎斯特系统（参见第四节）被子植物分为双子叶植物纲（Dicotyledoneae）（木兰纲，Magnoliopsida）和单子叶植物纲（Monocotyledoneae）（百合纲，Liliopsida）两个纲，它们的主要区别如下（表 12-2）：

表 12-2 双子叶植物纲与单子叶植物纲的主要特征比较

	双子叶植物纲(木兰纲)	单子叶植物纲(百合纲)
胚	具 2 片子叶(极少数 1, 3 或 4)	仅含 1 片子叶(或有时胚不分化)
根	主根发达, 多为直根系	主根不发达, 须根系
茎	维管束作环状排列, 具形成层, 有次生生长和次生结构	维管束散生或呈环状排列, 无形成层, 无次生生长和次生结构
叶	具网状脉	具平行脉或弧形脉
花	花部常 5 或 4 基数, 花粉粒具 3 萌发孔	花部常 3 基数, 花粉粒具单个萌发孔

实际上，上述这些特征的区别只是相对的、综合的，有些特征常有交错现象。双子叶植物中的毛茛科中有具 1 枚子叶、须根系、维管束散生的植物，单子叶植物天南星科、百合科等的某些植物的叶具网状脉，以及双子叶植物木兰科和单子叶植物禾本科的花粉都具有单个萌发孔等。

一、双子叶植物纲（Dicotyledoneae）

（一）木兰目（Magnoliales）

木本，单叶，托叶有或无。花常两性，单生或为聚伞花序，花托显著，花部螺旋状排列至轮状排列；虫媒花；花被多为 3 基数；雄蕊常为多数，向心发育；心皮多数离生或少至 1 个。胚乳丰富，胚小。花粉单（沟）孔、无孔（沟）或双孔。有的属种无导管。本目有 10 科 3000 种，我国有木兰科（Magnoliaceae）、八角科（Illiciaceae）、五味子科（Schisandraceae）、水青树科（Tetracentraceae）、番荔枝科（Annonaceae）等 8 科。

木兰科（Magnoliaceae）* $\bar{\sigma}$ P_{6-15} A_{∞} $G_{\infty,1}$

主要特征：木本。单叶互生，全缘，托叶包被芽，早脱落，枝具环状托叶痕；花单生；两性，辐射对称，常同被；雄蕊及雌蕊多数、分离、螺旋状排列于柱状花托上，子房上位。聚合蓇葖果穗状，稀为翅果；种子有胚乳。

木兰科共有 15 属，约 335 种，分布于亚洲的热带和亚热带地区，少数在北美南部和中美洲。我国有 11 属，165 种，主产于华南和西南。

木兰科是现存被子植物中最原始的类群之一，有不少是孑遗种，且处于濒危或稀有状态，已被列入国家重点保护植物名录。重要属有木兰属、含笑属、木莲属和鹅掌楸属。

1) 木兰属 (*Magnolia*)

托叶与叶柄联合；花大、顶生，花被多轮，雌、雄蕊群紧接；蓇葖果，背缝开裂。常见植物有：玉兰 (*M. denudata* Desr.)，落叶乔木，早春开花，先花后叶，花白色。各地均有栽培供庭院观赏，花蕾药用 (图 12-28)。紫玉兰 (辛夷) (*M. liliiflora* Desr.)，落叶小乔木，花紫色或紫红色。各地栽培供观赏。广玉兰 (洋玉兰、荷花玉兰) (*M. grandiflora* L.)，叶常绿革质，下表皮密被锈色绒毛，花大，白色芳香。原产北美洲，为著名庭院观赏树种。厚朴 (*M. officinalis* Rehd. et Wils.)，落叶乔木，叶大、顶端圆，集生枝顶。我国特产，分布于长江流域及华南。树皮、根皮、花、果及芽含厚朴酚可入药。凹叶厚朴 [*M. officinalis* subsp. *biloba* (Rehd. et Wils.) Cheng et Law.]，叶二裂，产于我国东南各省，药用。



图 12-28 玉兰

A. 雄蕊 B. 花枝 C. 雄蕊和心皮的排列 D. 一个雌蕊 E. 雌蕊群 F. 花图式

2) 含笑属 (*Michelia*)

常绿乔木或灌木，托叶与叶柄分离，花单生叶腋，常不满开，有雌蕊群柄。含笑花 [*M. figo* (Lour.) Spreng.]，常绿灌木，嫩枝、芽及叶柄均被棕色毛，花芳香，广为栽培供观赏。白兰花 (*M. alba* DC.)，叶披针形或长椭圆形，花白色，花瓣狭长有芳香，原产印度尼西亚，现广为栽培供观赏。花及叶可提取芳香油，也可入药。黄兰 (*M. champaca* L.) 与白兰花相似，花黄色，为华南地区重要的造林树种。

3) 鹅掌楸属 (*Liriodendron*)

叶分裂，先端截形，具长柄，翅果不开裂。本属自白垩纪至第三纪广布于北半球，现仅存 2 种，分布在北美和中国。鹅掌楸 (马褂木) [*L. chinensis* (Hemsl.) Sarg.]，落叶高大乔木，叶中部每边具 1 宽裂片，花瓣外表面红色，内侧的花被片有黄色条纹，

主产于我国江西、湖北等省。叶似马褂，故又名马褂木，为世界珍贵观赏树木，树皮入药。北美鹅掌楸（百合木）（*L. tulipifera* L.），叶片每边有1~2个，少为3~4个短而渐尖的裂片，花被片灰绿色，有蜜腺，主产于北美大西洋沿岸，我国栽培供观赏。

（二）樟目（Laurales）

木本，具芳香油细胞。单叶全缘，常互生，无托叶；虫媒花，花3基数；花被同形，离生；花药瓣裂；雌蕊1至2个，仅1个成熟，常为核果；内胚乳有或无。本目共有8科2500余种，我国有樟科（Lauraceae）和腊梅科（Calycanthaceae）等。

樟科（Lauraceae）*♂ $P_{3+3} A_{3+3+3+3} \underline{G}_{(3;1)}$

主要特征：木本，具油腺，单叶互生，革质全缘，无托叶，三出脉或羽状脉。花两性整齐3基数，轮状排列，花药瓣裂；子房上位，1室；核果。种子无胚乳。

本科约45属，2000余种，主产于热带和亚热带。我国产24属，430余种，多产于长江流域及以南各省。樟科植物为我国南部常绿阔叶林的主要树种。

樟属（*Cinnamomum*）

叶常为3出脉，发育雄蕊3轮，第三轮雄蕊花丝的基本部有腺体，圆锥花序，萼常脱落。樟，叶离基3出脉，脉腋具腺体，主产长江以南，为重要材用和绿化树种。木材及根可提取樟脑，枝、叶、果可提樟油（图12-29）。

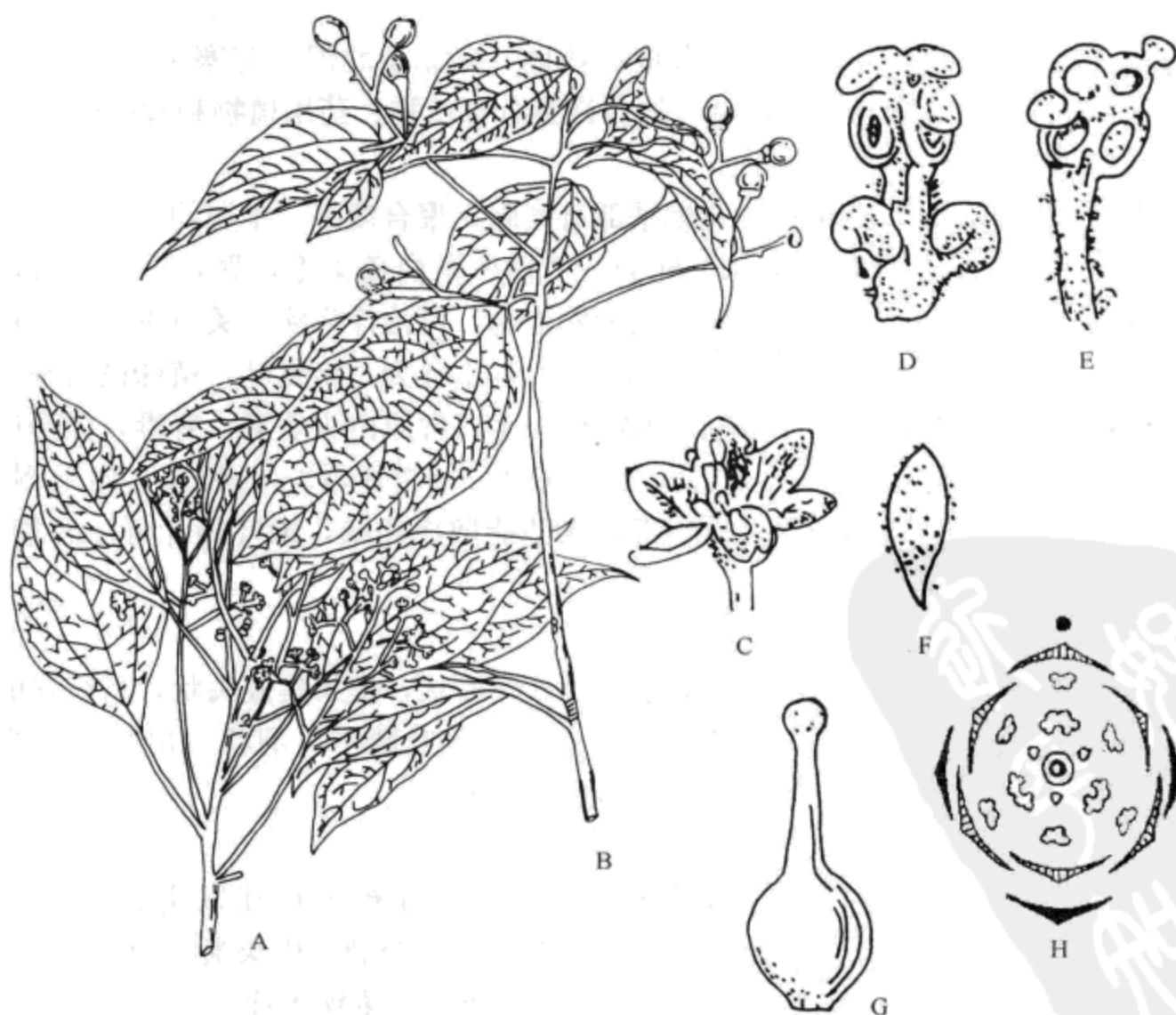


图12-29 樟

A. 花枝 B. 果枝 C. 花的全形 D. 外2轮雄蕊 E. 第3轮雄蕊 F. 雄蕊 G. 雌蕊 H. 花图式

本科还有许多是优良的材用、油料和药用树种。楠属 (*Phoebe*) 的浙江楠 (*P. chekiangensis* C. B. Shang) 和闽楠 [*P. bournei* (Hemsl.) Yang.] 均为国家二级保护植物, 材质优良; 润楠属 (*Machilus*) 的多种植物和檫木 [*Sassafras tzumu* (Hemsl.) Hemsl.] 等均为优良的材用树种, 肉桂 (*Cinnamomum cassia* Presl.) 的树皮为著名的药材和调料, 山苍子 [*Litsea cubeba* (Lour.) Pers.] 和山胡椒 [*Lindera glauca* (Sieb. et Zucc.) Blume.] 的花、叶、果可提取芳香油, 乌药 [*Lindera aggregata* (Sima) Kosterm.] 的根入药。

(三) 毛茛目 (Ranales)

草本或藤本。花两性或单性, 多为辐射对称, 少数两侧对称, 双被或单被; 雄蕊多数, 螺旋状排列或定数而与花瓣对生; 心皮多数, 离生, 螺旋状排列或轮生; 种子胚乳丰富。

本目包括小檗科 (Berberidaceae)、大血藤科 (Sargentodoxaceae)、毛茛科 (Ranunculaceae)、木通科 (Lardizabalaceae)、防己科 (Menispermaceae)、马桑科 (Coriariaceae) 和清风藤科 (Sabiaceae) 等 8 科。

毛茛科 (Ranunculaceae) * ♂ ↑ $K_{3\sim\infty}$ $C_{3\sim\infty}$ A_{∞} $\underline{G}_{\infty\sim 1}$

主要特征: 草本; 花两性, 整齐, 多为 5 基数, 花萼和花瓣均离生; 雄蕊和雌蕊多数、离生、螺旋状排列于膨大突起的花托上; 子房上位; 聚合瘦果或聚合蓇葖果。

毛茛科有 50 属, 2000 多种, 广布世界各地, 多见于北温带与寒带。我国有 43 属 700 余种。本科植物含有各种生物碱, 故有许多有毒植物、药用植物和农药植物。

1) 毛茛属 (*Ranunculus*)

直立草本, 叶互生, 花黄色, 花瓣基部有蜜腺, 聚合瘦果。本属约 400 种, 我国有 80 余种, 南北均产。毛茛, 基生叶 3 深裂, 植株密被白色柔毛, 聚合果近球形, 广布于我国各地, 生于沟边和田边。全草外用为发泡药, 可治疗疟疾、关节炎, 也可作土农药 (图 12-30)。茴茴蒜 (*R. chinensis* Bunge.), 基生叶为三出复叶, 植株被长硬毛, 花顶生或腋生, 瘦果微扁平, 聚合成椭圆或圆形。全草含原白头翁素, 有毒, 供药用。石龙芮 (*R. sceleratus* L.), 植株近无毛, 叶 3 深裂, 每裂片再 3~5 浅裂, 瘦果倒卵形, 聚合果呈长圆形, 生沟边湿地。全株有毒, 入药能散瘀化结, 嫩叶捣汁可治恶疮痈肿, 也治毒蛇咬伤。

2) 铁线莲属 (*Clematis*)

攀缘草本或木质藤本, 羽状复叶对生, 萼片花瓣状, 瘦果集成头状, 具宿存的羽毛状柱头。其中毛蕊铁线莲 (*C. lasiantha* Maxim), 落叶藤本, 羽状三出复叶, 花丝具长硬毛, 茎藤入药, 有通气功效。

3) 黄连属 (*Coptis*)

根状茎纤细, 叶基生, 分裂或为复叶, 花小, 分布于长江以南各省区。黄连 (*C. chinensis* Franch), 根状茎黄色, 叶三角状卵形, 3 全裂, 中央裂片具细柄。味苦, 可提取黄连素, 根状茎入药, 为名贵中药, 可治疗肠炎、痢疾等症。

4) 乌头属 (*Aconitum*)

以乌头 (*A. carmichaeli* Debx.) 为例, 乌头多年生草本, 具肥厚块根, 叶掌状 3~



图 12-30 毛茛

A. 植株 B. 萼片 C. 花瓣 D. 花图式 E. 聚合果 F. 种子

5 裂；总状花序，密生白色柔毛，花萼蓝紫色，最上面的一片成盔状，称盔萼，花瓣 2，退化成蜜腺叶，另 3 片消失；心皮 3，离生；聚合果腹缝线开裂；主产于欧亚。本种为著名药用植物，块根即中药乌头，入药能祛风镇痛，子块根经炮制为中药“附子”，有回阳补火，散寒除湿之效。因含多种乌头碱，有大毒。

本科的重要属尚有侧金盏花属 (*Adonis*)、升麻属 (*Cimicifuga*)、唐松草属 (*Thalictrum*)、金莲花属 (*Trollius*)、白头翁属 (*Pulsatilla*) 等。侧金盏花属为本科最原始的一属，具有重大理论价值。其他各属均含有不少著名药用植物，具有重大的经济价值。

(四) 金缕梅目 (Hamamelidales)

木本，单叶互生，稀对生，多有托叶。花两性、单性同株或异株，排成总状、头状或柔荑花序；异被、单被或无被；雄蕊多数至定数；子房上位至下位，心皮 1 至多数，离生或合生。种子有胚乳。

本目包含连香树科 (*Cercidiphyllaceae*)、领春木科 (*Eupteleaceae*)、悬铃木科 (*Platanaceae*) 和金缕梅科 (*Hamamelidaceae*) 等 5 科。

金缕梅科 (Hamamelidaceae) * ♂ $K_{(4\sim5)} C_{4\sim5,0} A_{\infty,1\sim5} \overline{G}_{(2,2)}$

主要特征：木本，具星状毛；单叶互生，多有托叶；花两性或单性，雌雄同株；萼筒与子房壁结合，雌蕊 2 心皮，顶端离生，子房下位，2 室，中轴胎座，花柱宿存；蒴果木质。

本科有 28 属，140 余种，主产于亚洲的亚热带地区，少数产于北美、大洋洲及马达加斯加岛；本科植物中有一半以上集中分布在我国南部，我国共有 18 属，约 80 种。金缕梅科中的许多植物是亚热带森林植被的重要成分，不少是具有经济价值的植物。

金缕梅属 (*Hamamelis*)

落叶灌木或小乔木，芽裸露；头状或短穗状花序；花两性，4 基数；花瓣带状。约 6 种，分布于东亚和北美，我国仅金缕梅 (*H. mollis* Oliv.) 1 种，产于华中至华东地区 (图 12-31)。



图 12-31 金缕梅

A. 枝条 B. 平展之花 C. 雄蕊背、腹面观 D. 雌蕊 E. 蒴果 F. 叶背面星状毛

本科常见的还有：枫香树 (*Liquidambar formosana* Hance.), 落叶大乔木，叶掌状 3 裂，头状花序，分布于黄河以南，树脂、根、叶、果入药；深秋叶色红艳，为南方著名的秋叶树种。榿木 [*Loropetalum chinensis* (R. Br.) Oliv.], 小枝有褐色星状毛，分布于长江中下游以南地区，为重要的园林观赏植物。蚊母树 (*Distylium racemosum* Sieb. Et Zucc.), 常绿小乔木，叶面常有虫瘿，分布于浙江以南，常被栽培供观赏。蜡瓣花 (*Corylopsis sinensis* Hemsl.), 花瓣 5，黄色狭匙形，为药用和观赏树种。小叶银缕梅 [*Parrotia subaequalis* (H. T. Chang) R. M. Hao et H. T. Wei], 国家一级重点保护植物。

(五) 杨柳目 (Salicales)

本目仅杨柳科 1 科，形态特征同科。

杨柳科 (Salicaceae) * ♂: $P_0 A_{2\sim\infty}$; ♀: $P_0 \underline{G}_{(2,1;\infty)}$

木本；单叶互生，有托叶；花单性，雌雄异株，稀同株，柔荑花序，常先叶开放，花无花柄和花被，每花有 1 枚膜质苞片，具由花被转化来的花盘或蜜腺，雄蕊 2 至多数；花粉有 2 种类型：一类是无萌发孔，外壁薄，具模糊的颗粒状雕纹的杨属类型，一类是花粉具 3 至 2（拟孔）沟，外壁具显著网状雕纹的柳属类型；雌蕊子房上位、2 心皮、侧膜胎座，胚珠倒生、多数、合点端受精；蒴果、瓣裂，种子小，由珠柄长出多数柔毛，无胚乳；染色体：X=19、22（图 12-32）。

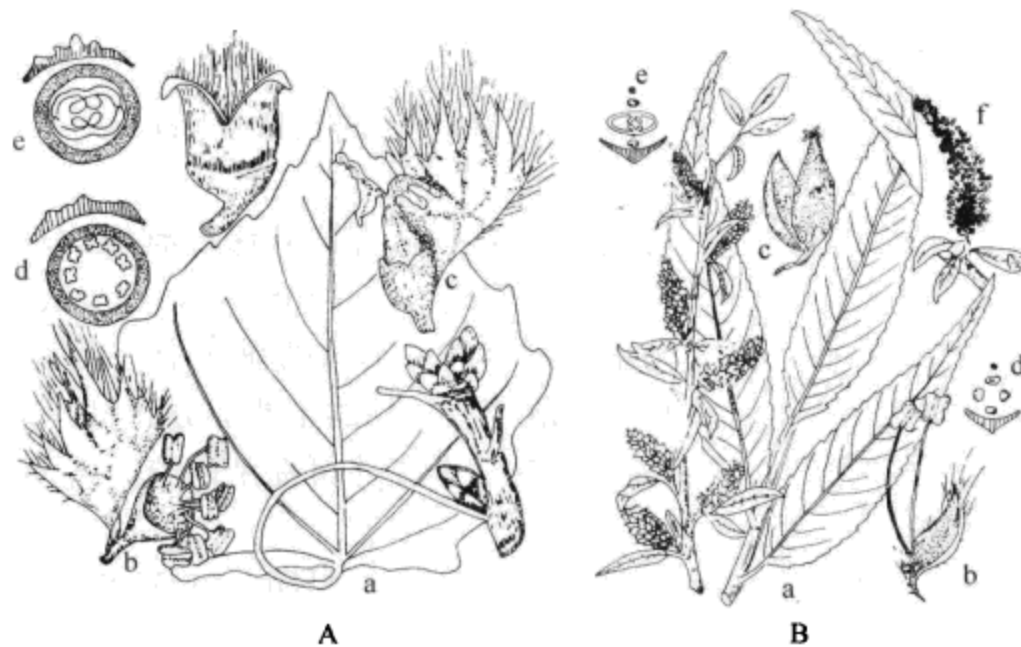


图 12-32 杨柳科

A. 毛白杨 B. 旱柳

a. 叶枝 b. 雄花 c. 雌花 d. 雄花花图式 e. 雌花花图式 f. 雄花枝

本科有 3 属、约 620 多种，主产于北温带，中国产 3 属，320 余种，全国分布。

杨属 (*Populus*) 茎皮光滑或具纵沟，髓心五角状。芽有鳞片数枚，常有顶芽。单叶互生，多为卵圆形、卵圆状披针形或三角状卵形。雌雄异株，柔荑花序下垂。花先叶开放，无花被，有杯状花盘，苞缘细裂，雄蕊常多数。蒴果，种子小，具白色绵毛。杨属约 100 多种，广布于欧、亚、北美大陆。中国有约 57 种。毛白杨，落叶乔木，叶先端渐尖或短渐尖，叶基部心形或平截，叶缘具波状或不规则裂，短枝的叶背面绒毛脱落，树干通直，树皮灰绿色至灰白色，皮孔鞭形，冠幅雄伟美观，为常见的行道树；嫩枝和幼芽密被白毛，芽卵形略有绒毛，叶柄扁，顶端常有 2~4 腺体。银白杨 (*Populus alba* L.)，幼枝、叶柄、叶背面均密被白色绒毛，树皮白色，树冠宽大，长枝上的叶 3~5 掌状裂，表面绿色，常作行道树。此外，还有山杨、小叶杨、加杨、辽杨等。杨树是中国的主要造林树种，以速生丰产、适应性强、容易繁殖著称，是营造速生丰产、农田防护、防风固沙、护岸、水土保持及“四旁”绿化的重要树种；杨树木材色白，轻软，纹理细致，可供建筑、板材、造纸、制火柴杆等用，杨叶可用作牛、羊饲料，有些种花序可供药用，树皮含单宁，可作鞣料。

柳属 (*Salix*) 约 500 种。落叶灌木或乔木，少常绿，顶芽退化，单叶长而尖，互生；花单性异株，无花被，每花有一苞片，全缘；雄蕊 1~2 或更多，花丝基部有腺体 1~2 枚；子房 1 室，有侧膜胎座，柱头 2。本属主产于北半球的温带地区，我国约 200 种，各省均产之。其木材大部质轻而柔，主为制造小木器和烧炭用，有些种类的木炭为制造火药的原料，其枝条大部可编织，如杞柳 (*S. purpurea* L.) 和蒿柳 (*S. viminalis* L.) 为最佳；柳属植物具柳酸，可供工业用或药用；柳扦插易成活，是重要的保持水土、放风固沙及庭院观赏植物之一，如旱柳 (*S. matsudana* Koidz.)。

(六) 壳斗目 (Fagales)

木本，单叶互生，具托叶；花单性，风媒，雌雄同株，单被花，雄花为柔荑花序；雄蕊与花被对生，雌蕊由 2~3 心皮合生，外具总苞，子房下位，悬垂胚珠；坚果，种子无胚乳。

本目含 3 科。我国有壳斗科 (Fagaceae) 和桦木科 (Betulaceae)。

壳斗科 (Fagaceae) * ♂: $K_{(4-8)} C_0 A_{4-20}$; ♀: $K_{(4-8)} C_0 \overline{G}_{(3-6; 3-6; 2)}$

主要特征：木本；单叶互生，有托叶，羽状脉直达叶缘；雌雄同株或异株，无花瓣，雄花为柔荑花序，子房下位。总苞木质化成壳斗 (cupule)，部分或完全包被坚果。

壳斗科共 8 属 900 余种，主要分布于热带与北半球的亚热带。我国 7 属约 320 种。该科植物是构成亚热带常绿阔叶林和温带落叶阔叶林的主要成分。材质坚韧，为建筑等的良好用材。种子统称“橡子”，含淀粉；树皮及壳斗可提制栲胶，用以鞣革。

1) 栗属 (*Castanea*)

落叶乔木，小枝无顶芽。雄花序直立，总苞完全封闭，外面密生针状长刺，坚果 1~3 枚。全世界共 12 种，我国有 3 种。栗 (*C. mollissima* Blume.)，又名中国栗，为著名木本粮食植物，主产于华北、华中和西南等地区，为山区重要果树。栗果为著名干果，味甜，营养价值高；栗材质优良，可作建筑用材 (图 12-33)。

2) 栎属 (*Quercus*)

落叶乔木；雄花序下垂，雌花 1~2 朵簇生；坚果单生，壳斗不封闭。栓皮栎，叶背具白色星状毛，树皮黑褐色，木栓层发达，为优良的软木原料。麻栎，茎无栓皮，叶背无白色星状毛，木材作建筑用材，壳斗可提取栲胶。槲栎等，叶片可养柞蚕。

3) 水青冈属 (*Fagus*)

落叶乔木；雄花序下垂、头状，坚果三角形。约 14 种，产于北温带，我国有 8 种。水青冈 (*F. longipetiolata* Seem.) 叶倒卵形，壳斗被褐色绒毛和卷曲软刺。分布于长江流域以南地区，为重要的经济树种。

4) 栲属 (*Castanopsis*)

常绿乔木，叶全缘或有锯齿，雄花序直立，雌花单生，总苞封闭，有针刺。全世界约 130 种，以东亚的亚热带为分布中心，我国有 70 种，主要分布在长江以南各省区。最常见的有苦槠 (*C. sclerophylla* Schott.) 和红栲 (*C. hystrix* Miq.) 等多种，为南方常绿阔叶林的主要建群种，坚果为重要的淀粉资源。

(七) 石竹目 (Caryophyllales)

草本，少数为肉质植物，叶对生或轮生；花两性，稀单性，辐射对称，花同被、异

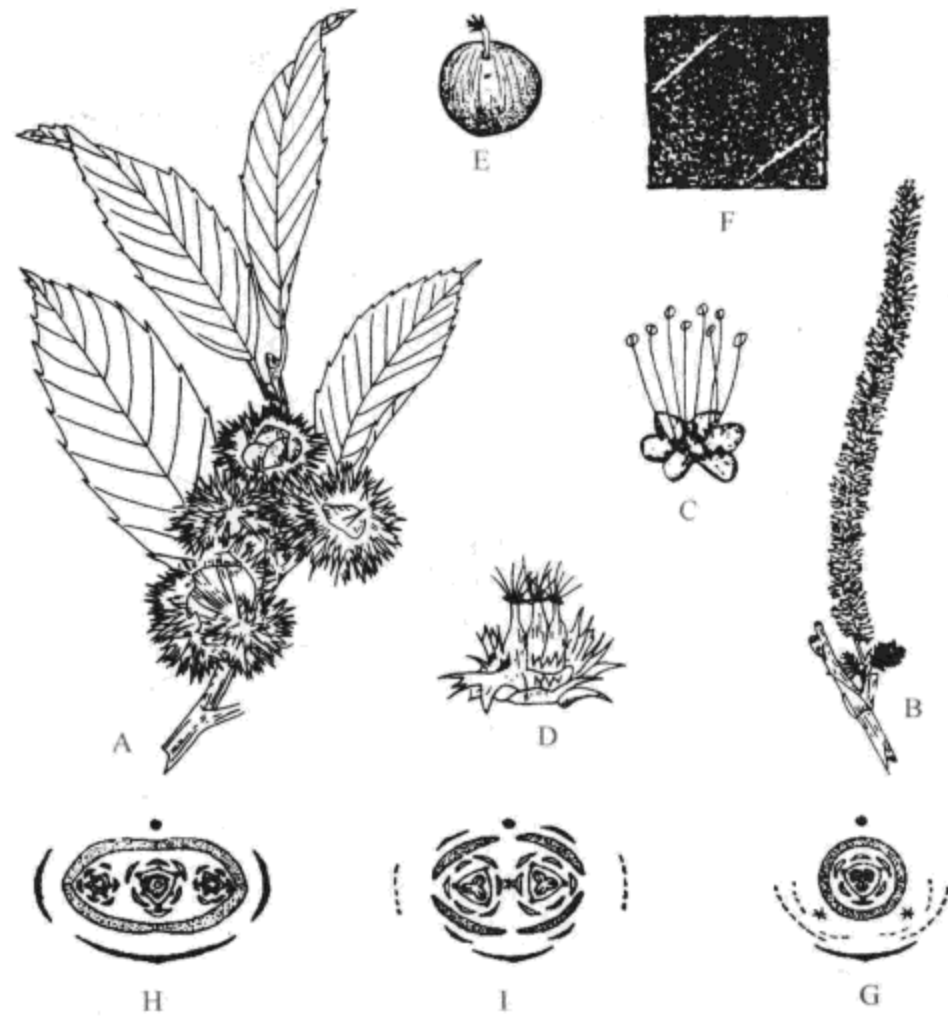


图 12-33 板栗

A. 果枝 B. 雄花序 C. 雄花 D. 雌花 E. 坚果 F. 叶背面一部分, 示星状毛
G. 栗属花图式 H. 水青冈属花图式 I. 栎属花图式

被或单被, 花盘有或无; 雄蕊定数, 1 至 2 轮, 1 轮者常与花被对生; 子房上位, 心皮合生, 弯生胚珠, 多数至 1 个, 中轴胎座或特立中央胎座; 胚弯曲, 常具外胚乳。

本目含石竹科 (Caryophyllaceae)、藜科 (Chenopodiaceae)、商陆科 (Phytolaccaceae)、紫茉莉科 (Nyctaginaceae)、仙人掌科 (Cactaceae)、番杏科 (Aizoaceae)、粟米草科 (Molluginaceae)、马齿苋科 (Portulacaceae)、落葵科 (Basellaceae)、苋科 (Amaranthaceae) 等 12 科。

石竹科 (Caryophyllaceae) * $\text{K}_{4-5} \text{C}_{4-5} \text{A}_{1-5+4-5} \underline{\text{G}}_{(2-5; 1, \infty)}$

主要特征: 草本, 茎节部膨大; 单叶, 全缘, 对生, 基部常横向相连; 花两性, 辐射对称; 花萼常缩存; 雄蕊常为花瓣的 2 倍; 子房上位, 特立中央胎座, 蒴果。

本科约 70 属, 2000 余种, 广布全世界, 尤以温带和寒带为多, 我国有 32 属, 近 400 种, 全国各地均有分布。本科植物多为田间杂草, 部分为观赏和药用植物。

1) 石竹属 (*Dianthus*)

花单生或为聚伞花序。萼片结合成筒, 花瓣 5, 檐部和爪部分明, 二者相交成直角; 雄蕊 10, 2 轮, 花柱 2, 种子多数。本属分布于欧洲、亚洲和非洲, 我国南北均产, 大部分供观赏或药用。石竹 (*D. chinensis* L), 茎簇生, 直立, 上部分枝, 叶线状披针形; 萼下有 4 苞片, 叶状开展, 花白色或红色, 常栽培供观赏和药用 (图 12-34)。香石竹 (康乃馨), 叶狭披针形、灰绿色, 花单生或 2~3 朵簇生, 有香气, 原产于南

欧，栽培供切花用。美国石竹（须苞石竹，美女石竹，什样锦）（*D. barbatus* L.），聚伞花序，花多且密集，深红色，有白斑，常栽培供观赏。瞿麦（*D. superbus* L.），萼下苞片4~6个，花瓣粉红色，顶端细裂成细线条，全国分布，可观赏和药用。



图 12-34 石竹

A. 花枝 B. 花纵切 C. 雌雄蕊 D. 花瓣 E. 花图式

2) 繁缕属 (*Stellaria*)

丛生或直立草本，茎常被毛。顶生圆锥状聚伞花序；萼片分离，宿存，花瓣与萼片同数，白色，先端2深裂，有时无花瓣，子房1室，蒴果瓣裂。广布于全球，我国各省区均有分布。繁缕 [*S. media* (L.) Cyr.] 叶卵形，花小、白色，花瓣5，每片2深裂，雄蕊10枚，排为两轮（图12-35），本属植物广布全国，一般为田间杂草，少数可作野菜和药用。

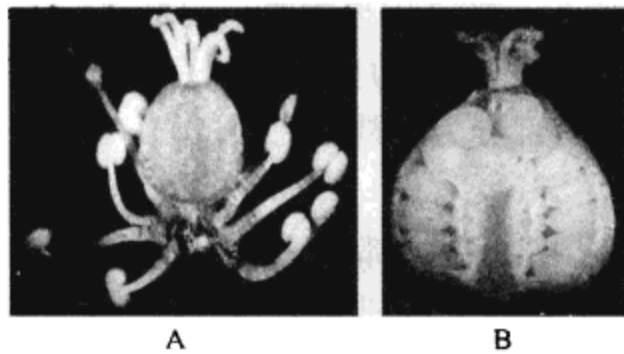


图 12-35 繁缕

A. 雌雄蕊 B. 子房纵切示特立中央胎座

本科重要属种尚有太子参（孩儿参） [*Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax.], 多年生草本，块根长纺锤形、肥厚，分布于我国华东、华中以北。块根入药，能健脾、补气、生津。簇生卷耳 (*Cerastium caespitosum* Gilib.), 草本，全体有短柔毛，花白色，花瓣顶端2裂，为路边常见杂草，亦可供药用。王不留行（麦蓝菜） [*Vaccaria segetalis* (Neck.)

Garcke], 全株无毛, 花粉红色, 种子供药用, 称“留行子”, 能活血通经, 消肿止痛, 催生下乳, 除华南外, 广布全国。此外, 本科还要许多栽培花卉, 如满天星 (*Gypsophila oldhamiana* Miq.)、剪秋罗 (*Lychnis senno* Sieb. et Zucc.) 等。

(八) 蓼目 (Polygonales)

本目仅有蓼科 (Polygonaceae), 其特征与蓼科相同。

蓼科 (Polygonaceae) * $\bar{\sigma} P_{6-3} A_{3-9} \underline{G}_{(3-2,1,1)}$

主要特征: 多为草本, 茎的节部膨大; 单叶互生, 全缘, 具膜质托叶鞘抱茎; 花两性, 单被, 萼片花瓣状, 子房上位; 瘦果三棱形。

本科 32 属, 1200 余种, 全球分布, 主产于北温带。我国产 12 属, 200 余种, 分布于南北各省区。本科植物大多生活于水边、湿地或高山潮润草甸之中, 有“跋山涉水”科之称。

1) 蓼属 (*Polygonum*)

草本或藤本; 花被多具色彩, 常 5 裂, 子房常三棱形, 少数双凸镜形, 瘦果短于萼片。本属 600 余种, 广布于全球, 我国有 120 余种。何首乌, 多年生草质藤本, 地上茎称夜交藤, 茎缠绕, 多分枝, 下部木质化, 托叶鞘筒状, 具块根; 圆锥花序大而开展, 瘦果 3 棱形, 包于翅状花被内; 我国南北各地均有分布, 块根和藤茎可入药。虎杖 (*P. cuspidatum* Sieb. et Zucc.), 草本, 茎中空, 具散生红色或紫红色斑点, 叶卵圆形, 雌雄异株; 根入药, 称“九龙根”, 有活血散瘀、清热解毒等功效。酸模叶蓼 (*P. lapathifolium* L.), 直立草本, 叶披针形, 上面具黑斑, 故又称斑蓼, 托叶鞘筒状, 先端截形, 无缘毛。瘦果扁圆卵形, 黑褐色, 具光泽。南北各地均有分布, 多生于水沟边和潮湿处。鲜茎叶入药, 治疮肿和蛇伤, 也可制农药。蓼蓝 (*P. tinctorium* Ait.), 一年生草本。托叶鞘圆筒状, 有长睫毛。穗状花序, 瘦果卵形, 有 3 棱。我国南北各地都有分布, 多为栽培或为半野生状态。叶供药用, 清热解毒, 又可加工成靛青, 作染料。本属还有多种药用植物, 如拳参蓼 (*P. bistorta* L.)、红蓼 (*P. orientale* L.)、水蓼 (辣蓼) (*P. hydropiper* L.)、杠板归 (*P. perfoliatum* L.) 等。

2) 大黄属 (*Rheum*)

多年生粗壮草本, 叶基生; 萼片 6, 内轮 3 枚果期不增大, 雄蕊 9 (6), 果有翅。药用大黄 (*R. officinale* Baill.), 根状茎粗壮, 黄色, 叶掌状浅裂。本种和掌叶大黄 (*R. palmatum* L.)、鸡爪大黄 (*R. tanguticum* Maxim. ex Regel.), 根茎作泻下药, 可健胃。

3) 酸模属 (*Rumex*)

草本, 多具茎生叶; 花被 6 枚, 排为 2 轮, 外轮 3 枚小而内弯, 内轮 3 枚扩大而成翅, 翅背常有 1 小瘤体; 雄蕊 6, 子房 3 棱, 花柱 3, 瘦果被扩大的内花被片所包。酸模 (*R. acetosa* L.), 叶基箭形, 根入药, 有清热凉血、利尿的功效。嫩叶味酸, 可作蔬菜。羊蹄 (*R. japonicus* Houtt.), 叶基心形, 根入药能清热凉血、杀虫润肠。

4) 荞麦属 (*Fagopyrum*)

草本；总状花序或密集的伞房花序；花萼5裂，果期不增大，瘦果3棱形，明显伸出宿存花萼之外。荞麦 (*F. esculentum* Moench.)，茎直立，红色。叶广三角形，基部心形。瘦果卵形。我国各地栽培，种子富含淀粉、蛋白质、多种矿质元素和维生素 B₁，营养价值高，可食用或饲用 (图 12-36)。



图 12-36 荞麦

A. 花枝的一部分 B. 花 C. 花的纵切 D. 雌蕊 E. 花图式 F. 瘦果

(九) 蔷薇目 (Rosales)

木本或草本；单叶或复叶，互生，稀对生，常有托叶；花两性，稀单性，辐射对称，花部五基数，轮生；雄蕊多数至定数；子房上位至下位，心皮多数离生到合生或仅1心皮，胚珠多数至少数。

本目包括海桐花科 (Pittosporaceae)、八仙花科 (Hydrangeaceae)、茶藨子科 (Crossulariaceae)、景天科 (Crassulaceae)、虎耳草科 (Saxifragaceae)、蔷薇科 (Rosaceae) 等 24 科。

蔷薇科 (Rosaceae) $\times \frac{\text{♂}}{\text{♀}}$ $K_{(5)} C_{5.0} A_{5\sim\infty} \underline{G}_{\sim 1} ; \underline{G}, \overline{G}_{(4\sim 5; 4\sim 5)}$

主要特征：茎常有刺及皮孔，叶互生，常有托叶；花两性、蔷薇花冠周位花，整齐、五基数，轮状排列，花被与雄蕊基部常结合成杯形、盘形或壶形花筒；花托隆凸或凹陷，果实为蓇葖果、聚合瘦果、梨果或核果。

本科有 120 余属，3400 余种，主产于北半球温带。我国有 55 属，900 余种，全国各地均产。本科为一重要的资源植物科，其中有许多著名的水果，如苹果、梨、桃、李、梅、杏、樱桃、枇杷、草莓和山楂等，富含维生素、糖和有机酸，可生食及加工成果脯、果酱和果汁等，桃仁、杏仁和扁核木的种仁可榨油；郁李、金樱子和木瓜等可药用；悬钩子的枝叶及野蔷薇的根可提取栲胶；玫瑰和香水月季的花可提取芳香油；乔木树种的木材多坚韧细致，如梨木供雕刻，石楠制家具及农具，稠李和山楂的木材可作锻工用材等；有观赏价值的树种如绣线菊、珍珠梅、蔷薇、月季、海棠、樱花、碧桃、花楸等，其枝叶、花朵和果实艳丽多彩，在世界园林中占有重要地位。

本科根据花托的形状、子房位置、心皮数和果实特征分为 4 个亚科（图 12-37），各亚科形态特征比较如表 12-3。

	花纵部	花图式	果实
绣线菊亚科			
蔷薇亚科			
苹果亚科			
梅亚科			

图 12-37 蔷薇科 4 个亚科的花、花图式和果实特征比较表

表 12-3 蔷薇科各亚科主要形态特征比较

科	绣线菊亚科	蔷薇亚科	苹果亚科	梅亚科
叶	单叶，稀复叶；常无托叶	复叶，稀单叶，托叶发达	单、复叶，有托叶	单叶，有托叶
花	稀合生，花托平碟状，心皮 2~5 枚分离，子房上位	花托隆起成头状或凹下呈囊袋状，心皮多数，分离，子房上位	花托深凹，参与果实形成，心皮 2~5 枚联合，子房下位	花托凹陷呈杯状，心皮 1 枚，子房上位
果	聚合蓇葖果，稀蒴果	瘦果、小核果	梨果	核果

I. 绣线菊亚科 (Spiraeoideae), $\bar{\sigma} K_{(5)} C_5 A_{\underline{5}} \underline{G}_{5,1}$

主要特征：灌木，稀草本；单叶，稀复叶，多无托叶；心皮常 5，分离或基部多少

合生；子房上位；蓇葖果，稀蒴果。

1) 绣线菊属 (*Spiraea*)

小灌木；花筒浅杯状，伞房、伞形或圆锥花序；蓇葖果（图 12-38）。主要分布在我国，南北各省均产，常栽培供观赏。绣球绣线菊 (*S. blumei* G. Don)，叶菱状卵形、3 浅裂，背面灰白色，花白色。我国大部分地区均产，为园林习见花木。中华绣线菊 (*S. chinensis* Maxim.) 叶两面有毛，分布很广，为庭院常见栽培植物。此外，珍珠梅 (*S. blumei* G. Don)、笑靥花 (*S. proxifolia* Sieb. et Zucc.) 和珍珠绣线菊 (*S. thunbergii* Sieb. et Blume) 等，常作树坛或花篱。

本亚科常见的还有华空木 (*Stephanandra chinensis* Hance)，其叶缘有重锯齿，锯齿直达尾状的先端。圆锥花序。产于长江流域。茎皮纤维可造纸，根入药。白鹃梅 [*Exochorda racemosa* (Lindl.) Rehd.]，雄蕊 5，心皮结合，蒴果，有 5 棱脊。产于江苏南部、安徽、浙江、江西东北部、河南东南部及湖北。枝叶秀丽，花洁白，为著名花木；根及树皮入药。

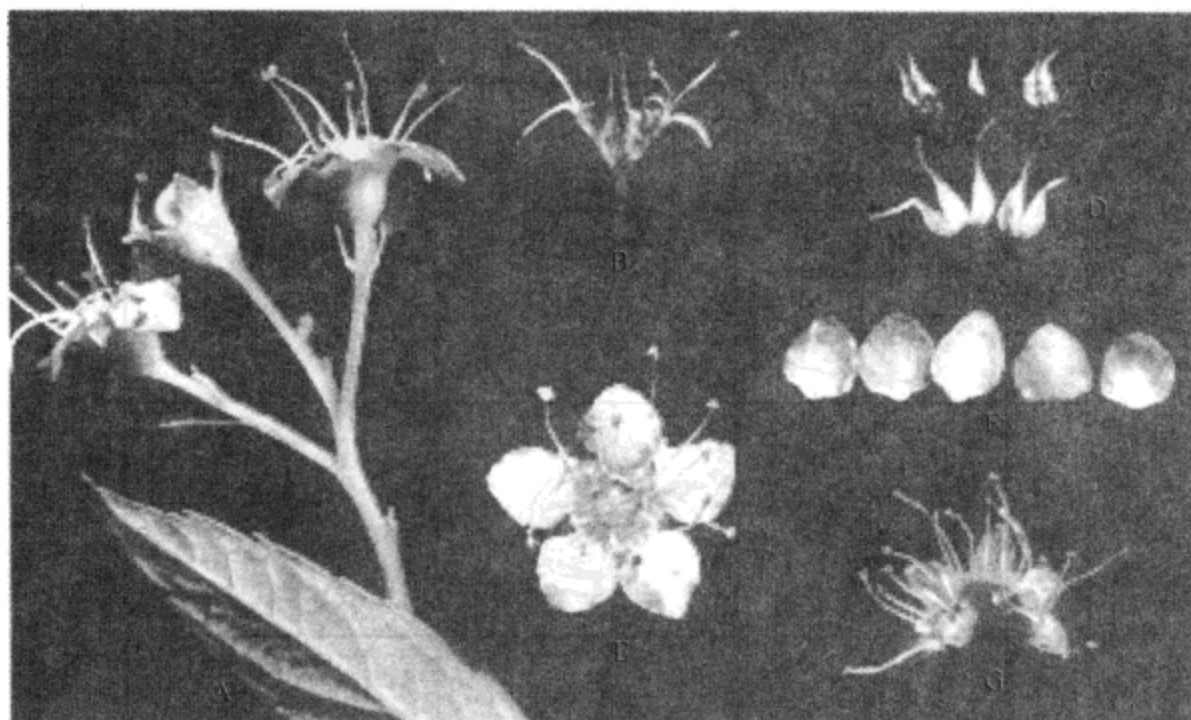


图 12-38 绣线菊属 (依马炜梁)

A. 叶与花序 B. 花纵切 C. 聚合果 D. 离生单雌蕊 E. 花顶面观 F. 花瓣 G. 去除雌蕊的花

II. 蔷薇亚科 (Rosoideae) * $\bar{\sigma} K_{(5)} C_5 A_{\infty} \underline{G}_{\infty}$

主要特征：木本或草本，托叶发达；周位花，雌雄蕊多数、分离，着生于凹陷或突出的花托上，子房上位，每心皮含胚珠 1~2 个，聚合瘦果。

2) 蔷薇属 (*Rosa*)

灌木，皮刺发达，羽状复叶，托叶常贴生于叶柄上；花托凹陷，托杯壶状，雄蕊生于花筒口部，多数瘦果集于肉质的花筒内，组成一个聚合果称“蔷薇果”。广布于北温带和热带高原，我国南北各地均有野生种和栽培种。本属著名的观赏花卉有玫瑰 (*R. rugosa* Thunb.)，叶皱缩，茎多皮刺和刺毛，花玫瑰红色；月季 (*R. chinensis* Jacq.)，托叶有腺毛，萼有羽状裂片，花大型，少数单生。金樱子 (*R. laevigata* Michx.)，3 小叶复叶，光亮，花单生，白色，果梨形，密布刺，广布于华东、华中、

华南。果可熬糖、酿酒，根及果入药。野蔷薇 (*R. multiflora* Thunb.)，小叶9枚，伞房花序，花白色；常栽培观赏，花、果、根入药 (图 12-39)。

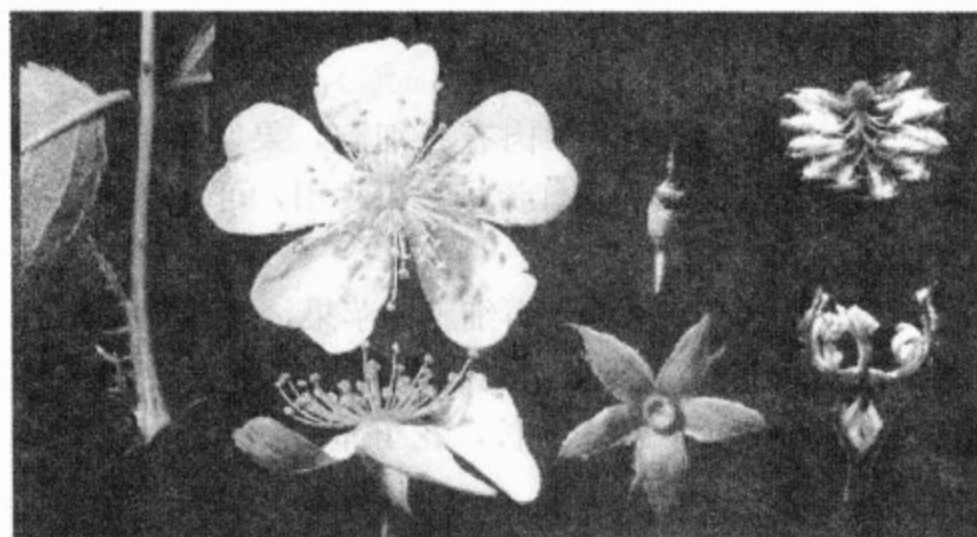


图 12-39 野蔷薇 (依马炜梁)

A. 复叶部分 B. 花顶面观 C. 花侧面观 D. 幼果 E. 花萼背面观 F. 花纵切 G. 离生单雌蕊

3) 悬钩子属 (*Rubus*)

灌木，多刺，单叶或复叶，聚合核果。本属具有许多食用植物，如掌叶覆盆子 (*R. chingii* Hu)，叶掌状3~7裂，聚合果红色，产于安徽、江苏、浙江、广西；果可食及酿酒，根和果入药。茅莓 (红梅消) (*R. parvifolius* L.)，3小叶复叶，钝头，背面有密白毛，分布几遍全国；果生食、制糖和酿酒，叶及根皮提制栲胶，根、茎、叶均可入药。

本亚科还有多种经济植物，如地榆 (*Sanguisorba officinalis* L.)，羽状复叶，小叶间附属小叶，花部4基数，短穗状花序，根为收敛止血药。草莓，原产于南美，现在我国栽培，聚合果食用 (图 12-40)。蛇莓 [*Duchesnea indica* (Andr.) Focke]，具长匍匐茎，3小叶复叶，全国广布，全草药用。龙芽草 (仙鹤草) (*Agrimonia pilosa* Ledeb.)，羽状复叶，小叶大小间杂，花黄色，分布几遍全国，全草入药，为收敛药，并有强壮止泻功效。棣棠花 [*Kerria japonica* (L.) DC.]，灌木，青枝，绿叶，黄花，瘦果，分布在华中华东至华南。花入药，常栽培为庭院观赏植物。

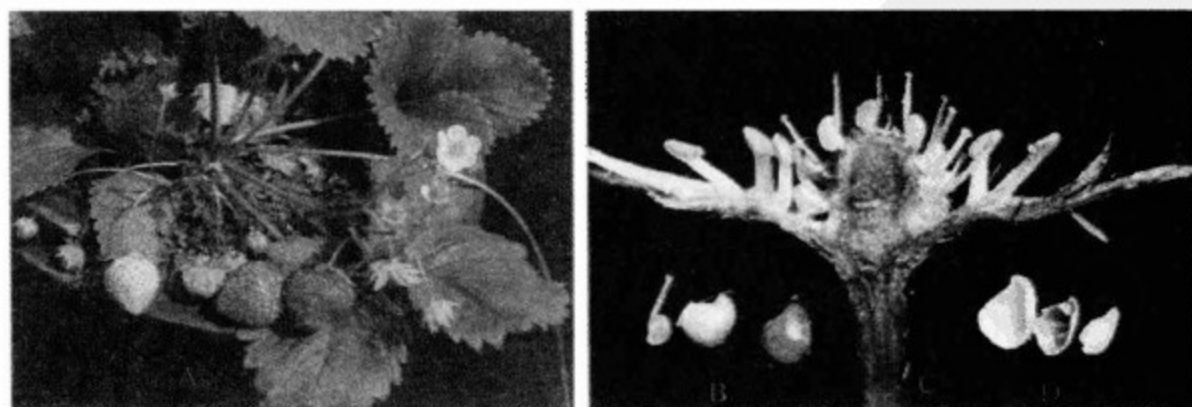


图 12-40 草莓 (依马炜梁)

A. 植株 B. 雌蕊与果实 C. 花纵切 D. 果皮与种子

III. 苹果亚科 (Maloideae) * $\bar{\sigma} K_{(5)} C_5 A_{\infty} \bar{G}_{(2-5; 2-5)}$

主要特征：木本，有托叶；心皮 2~5，多数与杯状花筒之内壁结合成子房下位，或仅部分结合为子房半下位，每室有胚珠 1~2 个；梨果。

4) 梨属 (*Pyrus*)

叶近卵形，花柱 2~5 条，离生，果肉有石细胞，果实梨形。沙梨 [*P. pyrifolia* (Burm. f.) Nakai]，产于长江流域和珠江流域；果食用，可入药。

5) 苹果属 (*Malus*)

叶近椭圆形，花柱基部结合，果肉无石细胞。苹果，萼与花梗有毛，果扁圆形，两端凹，原产于欧洲、西亚，我国北部至西南有栽培，果鲜食或加工酿酒（图 12-41）。垂丝海棠 (*M. halliana* Koehne)，果梗细长，花下垂。原产于我国西部，为重要的庭院观赏植物。

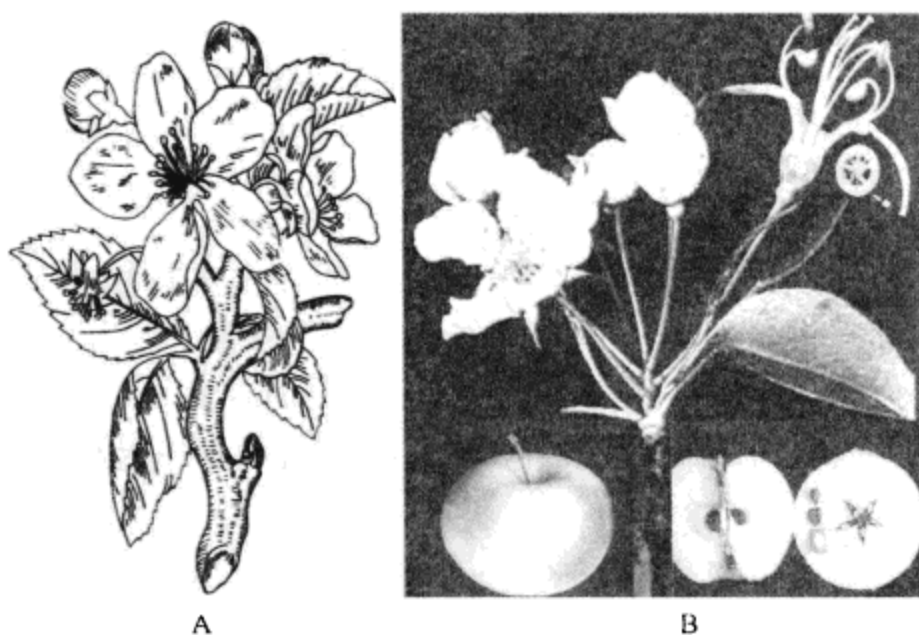


图 12-41 苹果

A. 花枝 B. 花枝与梨果

本亚科还有多种资源植物。枇杷 [*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.]、山楂和野山楂 (*C. cuneata* Sieb. et Zucc.) 等为著名的水果。木瓜 [*Chaenomeles sinensis* (Touin.) Koehne]，果长椭圆形、暗黄色，木质，产于华东至华南，果药用，治关节痛、肺病等症。火棘（火把果、救军粮） [*Pyracantha fortuneana* (Maxim.) L.]，常绿灌木，具顶芽成枝刺，一般作绿篱，果成熟时橘红色或深红色，入秋红果累累，极具观赏价值，果实可食用。石楠 (*Photinia serrulata* Lindl.)，产于长江以南各省区，春秋叶橙、紫、黄、红，树形整齐，为优美园林树种。

IV. 李（梅）亚科 (Prunoideae) * $\bar{\sigma} K_{(5)} C_5 A_{\infty} \underline{G}_{(1;1)}$

主要特征：木本，单叶，有托叶，叶基常有腺体；花托凹陷呈杯状，心皮 1，子房上位，胚珠 2 个，斜挂；核果，内含 1 种子。

6) 李属 (*Prunus*)

侧芽单生，顶芽缺，花叶同放，子房和果实光滑无毛。李，叶倒卵状披针形，花 3 朵同生，白色，果皮有光泽，并有蜡粉，核有皱纹，我国广布；果食用，核仁、根、叶、花、树胶均可药用。

7) 桃属 (*Amygdalus*)

侧芽3，具顶芽，果核常有孔穴。桃 (*A. persica* L.)，叶披针形，花单生，红色，果皮密被毡毛。桃原产于我国，栽培历史悠久，约有3000年以上(图12-42)。著名的品种有蟠桃 (*A. persica* var. *compressa* Bean)、垂枝桃、白花碧桃等，它们均为重要的春季观花植物。果食用，桃仁(胚)、花、树胶、枝、叶均可入药。榆叶梅 [*A. triloba* (Lindl.) Ricker]，叶顶端常3裂，叶缘有不等的粗重锯齿，花粉红，先叶开放，产于我国东部、北部，常栽培供观赏。

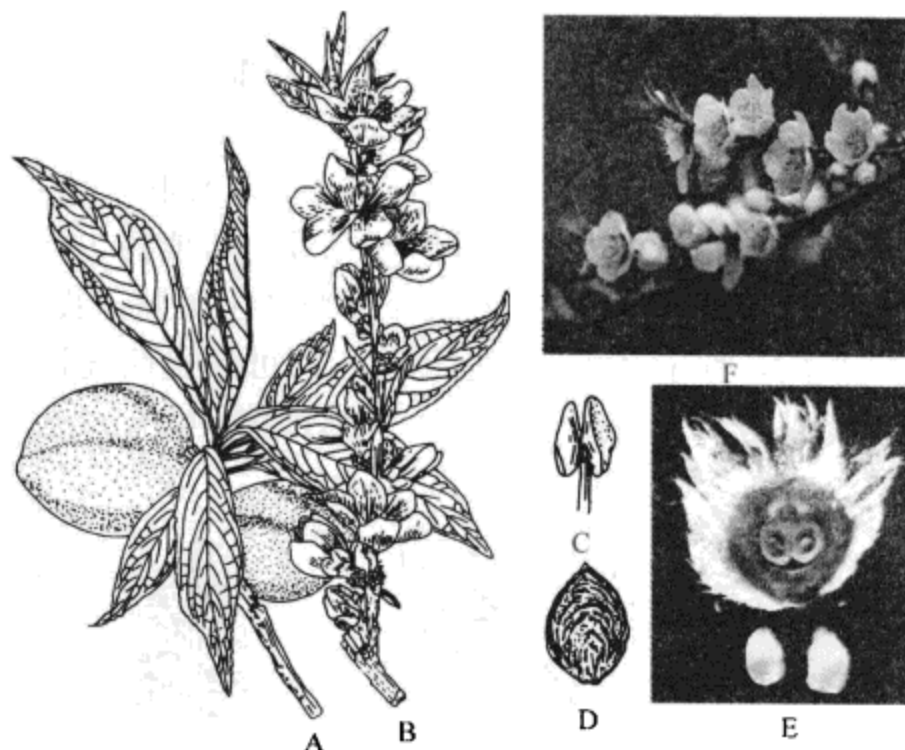


图12-42 桃

A. 果枝 B. 花枝 C. 雄蕊 D. 核果 E. 子房纵切与胚珠 F. 开花枝

8) 杏属 (*Armeniaca*)

侧芽单生，顶芽缺；花先叶开放，子房和果实常被短毛。杏，叶卵形至近圆形，先端短尖或渐尖，花单生、微红，果杏黄色，微生短柔毛或无毛，核平滑，我国广布，果食用，杏仁(胚)入药。梅 (*A. mume* Sieb.)，叶卵形、长尾尖，花1~2朵，白色或红色，果黄色有短柔毛，核有蜂窝状孔穴，分布全国，果食用，花、果可入药，木材为制作雕刻等工艺品的良好用材。

9) 樱属 (*Cerasus*)

幼叶对折式，果实无沟，不同于上述3属。樱桃 [*C. pseudocerasus* (Lindl.) G. Don]，花梗多毛，萼片反折。山樱 [*C. serrulata* (Lindl.) G. Don ex London.]，花梗无毛，萼不反折。常见栽培变种日本晚樱，我国各大城市公园有栽培供观赏。郁李 [*C. japonica* (Thunb.) Lois.]，灌木，叶顶端尾状长尖，基部近圆形。产于我国中部和东亚，为园林常见植物。

(十) 锦葵目 (Malvales)

木本或草本，茎皮多纤维，单叶互生，具托叶，幼小植物具星状毛；花两性或单性，整齐，五基数，花萼镊合状排列，花瓣旋转状排列，雄蕊多数，多少合生，稀定

数，子房上位，心皮多数至 3，常合生，胚珠一至多数，常有胚乳。

本目包括椴树科 (Tiliaceae)、锦葵科 (Malvaceae)、杜英科 (Elaeocarpaceae)、梧桐科 (Sterculiaceae) 和木棉科 (Bombacaceae) 5 个科。

锦葵科 (Malvaceae) * $\bar{\sigma} K_5 C_5 A_{(\infty)} \underline{G}_{(3-\infty; 3-\infty)}$

主要特征：纤维植物，单叶互生，常有星状毛，有托叶；花两性、整齐、五基数，具副萼；单体雄蕊，花药 1 室；心皮 3~20，合生或分离。子房上位，中轴胎座，每室具 1 至多胚珠，蒴果或分果。

本科有 75 属，1000~1500 种，分布于温带及热带。我国有 16 属，80 多种。本科植物常用作纤维、药用、食用和观赏植物，其中尤以纤维为主。

1) 棉属 (*Gossypium*)

一年生灌木状草本。叶掌状分裂，副萼 3 或 5，萼呈杯状；蒴果 3~5 瓣，室背开裂，种子倒卵形或有棱角，种子表皮细胞延伸成纤维。陆地棉，枝常疏生长柔毛。叶 3~5 浅裂，花黄色，副萼 3，有 7~13 细长齿裂，原产于美洲，我国产棉区普遍栽培。棉纤维较优良，供纺织用，种子可榨油，根供药用，可治慢性气管炎 (图 12-43)。我国南方广泛栽培的还有树棉 (*G. arboreum* L.) 和海岛棉 (*G. barbadense* L.) 等。



图 12-43 陆地棉

A. 花枝 B. 果实 C. 种子 D. 花纵切 E. 花图式

2) 木槿属 (*Hibiscus*)

木本或草本；花萼 5 齿裂，花冠钟形，单体雄蕊大，心皮 5，结合，花柱分枝 5，较长。种子肾形。木槿 (*H. syriacus* L.)，落叶灌木。嫩枝有绒毛，叶不裂或中部以上 3 裂，无毛，具不规则锐齿，花常重瓣，雄蕊柱和柱头不伸出花冠，原产于东亚，全国各地栽培作绿篱或观赏用，全株入药。木芙蓉 (*H. mutabilis* L.)，木本，叶 5~7 掌状分裂，花大，花色多种，副萼 10，线形，蒴果扁球形，我国除东北、西北外，其他各省都有分布。茎皮纤维为绳索、纺织品和造纸原料，花、叶和根皮入药，有清凉、解毒

和消肿作用。本属尚有吊灯芙蓉 [*H. schizopetalus* (Mast.) Hook. f.]、朱槿 (*H. rosasinensis* L.) 和红秋葵 [*H. coccineus* (Medicus) Walt.] 等多种观赏植物。

本科植物经济用途广。除上述植物外, 纤维类植物还有苘麻 (*Abutilon theophrasti* Medicus) 和大麻槿 (*Hibiscus cannabinus* L.) 等, 其纤维为编织等的重要原料; 本科食用植物有黄槿 (*H. tiliaceus* L.) 和野葵 (*Malva verticillata* L.) 等; 冬葵籽、苘麻和蜀葵 [*Althaea rosea* (L.) Cavan.] 的种子、药蜀葵 (*A. officinalis* L.) 的根和拔毒散 (*Sida szechuensis* Matsuda) 的叶等可入药; 蜀葵、黄蜀葵 [*Abelmoschus manihot* (L.) Medic]、锦葵 (*Malva sinensis* Cavan.) 等均为常见的观赏植物 (图 12-44)。

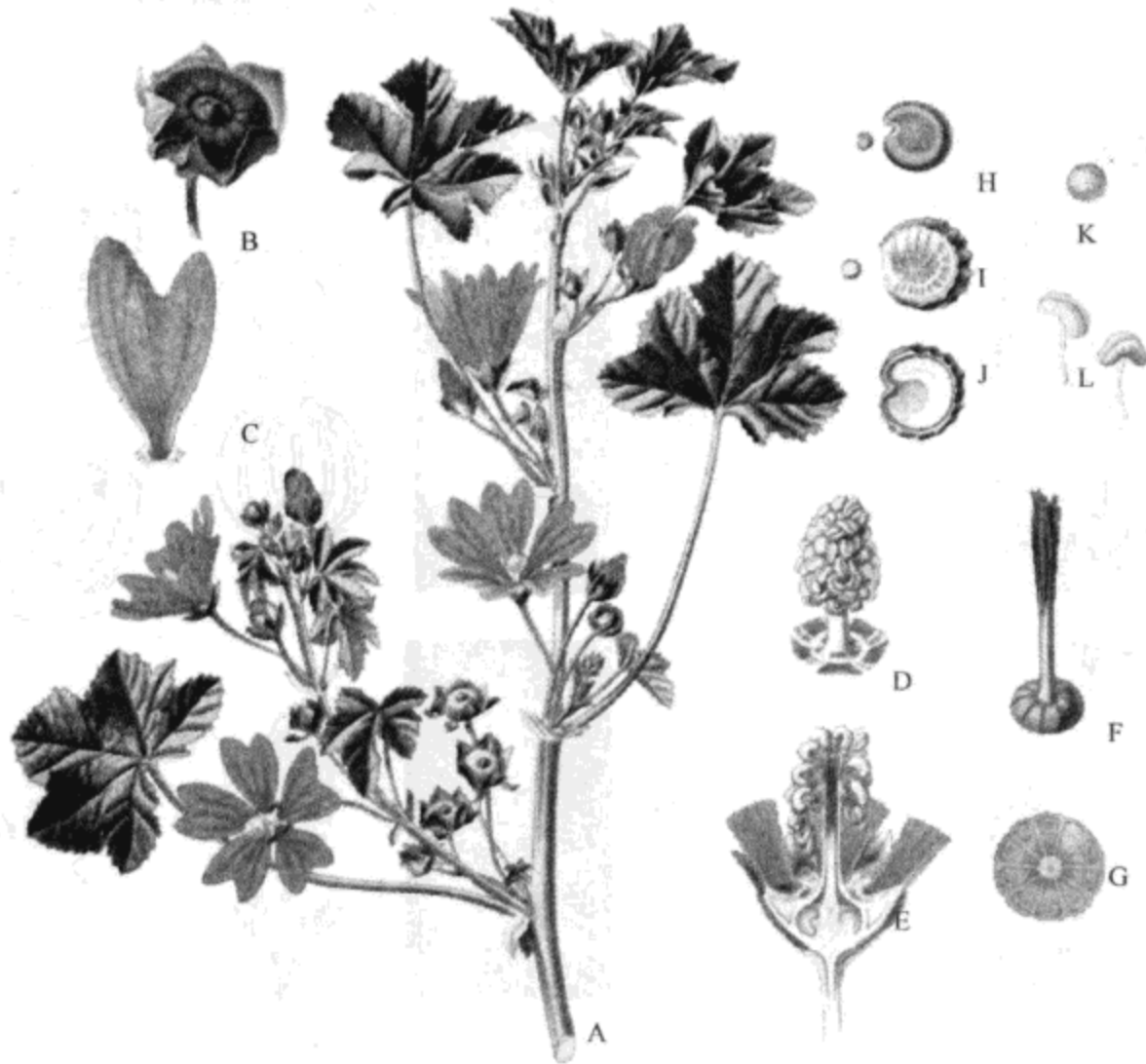


图 12-44 锦葵

A. 花枝 B. 具花萼的幼果 C. 花瓣 D. 与花瓣联合的单体雄蕊 E. 花纵切 F. 雌蕊
G. 果实 H~J. 种子 K. 花粉粒 L. 雄蕊

(十一) 堇菜目 (Violales)

木本或草本, 叶互生或对生, 托叶常存; 花常两性, 整齐, 双被花, 五基数; 雄蕊与花瓣同数或较多, 雌蕊由 3 个 (偶 5) 心皮组成侧膜胎座, 子房上位, 胚珠多数, 具 2 层珠被, 种子常有胚乳。

本目有堇菜科 (Violaceae)、葫芦科 (Cucurbitaceae)、大风子科 (Flacourtiaceae)、西番莲科 (Passifloraceae)、红木科 (Bixaceae)、柽柳科 (Tamaricaceae)、旌节花科 (Stachyuraceae)、番木瓜科 (Caricaceae)、秋海棠科 (Begoniaceae) 等 24 科。

葫芦科 (Cucurbitaceae) * ♂: $K_{(5)}C_{(5)}A_{1+(2)+(2)}$; * ♀: $K_{(5)}C_{(5)}\overline{G}_{(3;1)}$

主要特征: 草质藤本, 具双韧维管束, 茎卷须侧生于叶腋, 单叶互生、掌裂; 花单性整齐, 五基数, 花萼合生具萼管, 聚药雄蕊, 花丝两两结合, 1 分离, 花药折叠, 雌蕊 3 心皮, 子房下位, 侧膜胎座, 常为瓠果。

本科约 90 属, 700 余种, 主要分布于热带和亚热带, 我国产 20 属, 130 种, 引种栽培 7 属, 约 30 种。葫芦科有人们食用的多种瓜果, 经济价值极高。

南瓜属 (*Cucurbita*)

草质粗壮藤本, 卷须分枝, 叶具长硬毛, 花冠钟状, 5 中裂。原产于美洲, 我国有 4 种。南瓜, 果柄有槽不发达, 现世界广为栽培, 作蔬菜、杂粮和饲料植物, 种子药用 (图 12-45)。

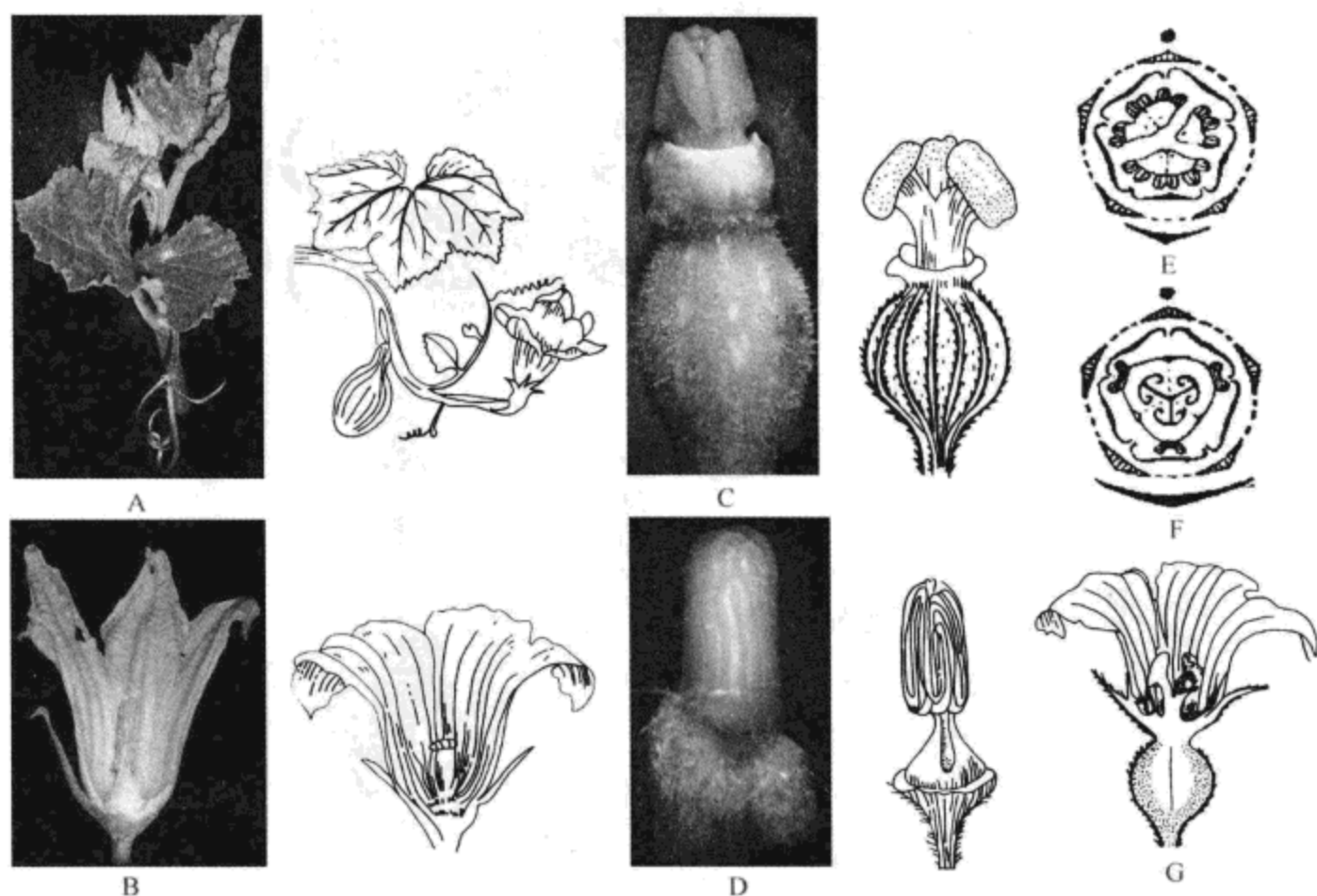


图 12-45 南瓜

A. 带叶的茎 B. 雄花 C. 雌蕊 D. 雄蕊 (金银根等摄) E. 雄花花图式 F. 雌花花图式 G. 雌花纵切

葫芦 [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl], 一年生攀缘草本, 果下部大于上部, 中部缢细, 成熟后果皮木质, 可做各种容器。常见栽培的还有 3 个变种: 瓠子 [*L. siceraria* var. *hispida* (Thunb) Hara], 果实长圆柱形, 皮绿白色, 果肉白色, 嫩时作蔬菜。小葫芦 [*L. siceraria* var. *microcarpa* (Naud.) Hara], 果实形状与葫芦相似, 但长不足 10 厘米, 植株结果较多; 果实供药用, 能利尿消肿, 种子油可制皂。瓠瓜 [*L. siceraria* var. *makinoi* (Nakai) Hara], 果实梨形, 通常成熟后剖开作水瓢用, 嫩时亦可作蔬菜食用; 果皮晒干入药, 利尿消肿。

香瓜 (*Cucumis melo* L.), 为著名水果, 栽培已久, 品种多, 如哈密瓜、白兰瓜、菜瓜和黄金瓜等。黄瓜原产于印度、南亚与非洲, 现广泛栽培, 为著名蔬菜。

丝瓜 [*Luffa cylindrical* (L.) Roem.], 嫩果可炒食, 成熟后维管束网称丝瓜络, 供药用和洗涤器具用。西瓜, 原产于亚洲的热带, 栽培做夏季消暑水果, 有些品种专供食用瓜子 (图 12-46)。

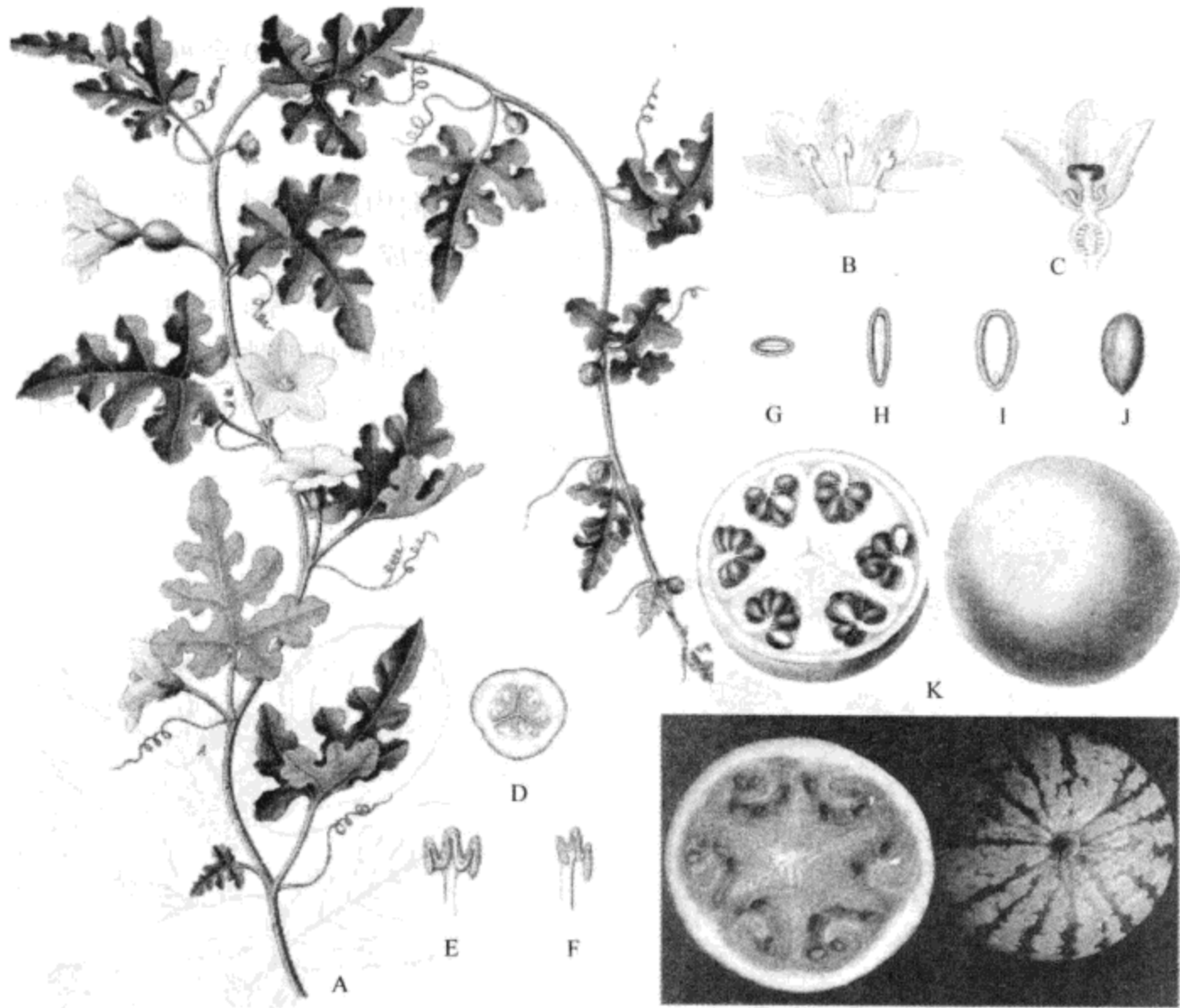


图 12-46 西瓜

A. 花枝 B. 雄花 C. 雌花 D. 幼果横切 E、F. 雄蕊 G~J. 种子及纵面观 K. 成熟果实横切

本科还有多种药用植物, 如绞股蓝 [*Gynostemma pentaphyllum* (Thunb.) Makino], 卷须常 2 裂或不分裂, 叶鸟足状, 有小叶柄。常人工栽培, 内含“人参皂碱”, 入药, 有强身健脑之功效。栝楼 (*Trichosanthes kirilowii* Maxim.), 根状茎肥厚, 圆柱状。根制品称“天花粉”, 果称“栝楼实”, 果皮为栝楼皮, 种子的中药名为“栝楼仁”, 都供药用, 有解热止渴、利尿、镇咳祛痰等作用。分布于我国北部至长江流域各地。

(十二) 山茶目 (Theales)

木本, 单叶互生; 花多两性, 辐射对称, 双被花, 五基数, 覆瓦状排列, 少数旋转状排列, 雄蕊常多数, 中轴胎座。

本目包括山茶科 (Theaceae)、猕猴桃科 (Actinidiaceae)、龙脑香料 (Dipterocarpaceae)、藤黄科 (Guttiferae) 等 18 个科。

山茶科 (Theaceae) * $\bar{\sigma}$ $K_{4-5}, C_{5,(5)} A_{\infty} \underline{G}_{(2-8; 2-8)}$

主要特征：常绿木本，单叶互生，叶革质；花两性，整齐，5 基数，花萼宿存；雄蕊多数，数轮排列，常花丝基部合生而成数束雄蕊，着生于花瓣上；子房上位，中轴胎座；常为蒴果。

本科有 28 属，700 余种，主要分布于东亚。我国有 15 属，400 余种，广泛分布于长江流域及南部各地的常绿阔叶林中。

山茶属 (*Camellia*)

叶革质，边缘有锯齿，苞片与萼片形态常相似，但向内逐渐增大，覆瓦状排列；花瓣基部多少合生，雄蕊多数，2~6 轮，外轮的花丝结合成一个长或短的筒，并与花瓣基部合生，内轮花丝分离，花药丁字形着生；子房上位，3~5 室；蒴果，室背开裂；种子近球形或有棱角。本属约 220 种，分布于亚洲热带和亚热带地区；我国有 190 多种，主要分布于西南部至东南部。其中最有价值的有山茶 (*C. japonica* L.)、茶和油茶 (*C. oleifera* Abel) 等 (图 12-47, 图 12-48)。

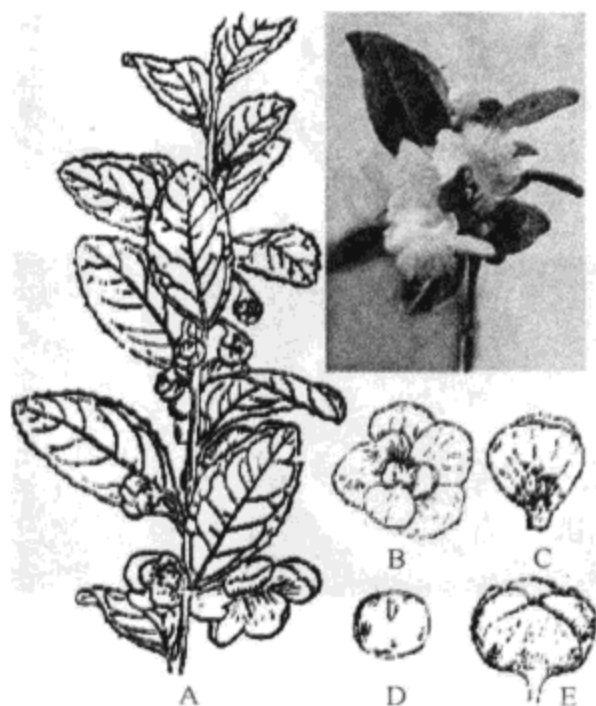


图 12-47 茶

A. 花果枝 B. 花 C. 花瓣及雄蕊 D. 果实 E. 花蕾



图 12-48 油茶

A. 花枝 B. 果实

山茶，灌木或小乔木，叶厚革质，倒卵形或椭圆形；花单生或对生于叶腋或枝顶，苞片和萼片脱落，花瓣大红色，栽培品种有白色、淡红等色，且多重瓣，花瓣顶端有凹缺；花丝及子房均无毛；蒴果近球形。原产于我国南部，现在我国各地常有栽培，尤以云南地区栽植最为著名，为我国名贵的观赏植物；其种子含油 45% 以上，供食用及工业用，花为收敛止血药。

茶，常绿灌木，花白色有柄，萼片宿存，果瓣不脱落。原产于我国，现在我国长江流域及以南各地盛行栽培。叶供制茶，有强心利尿的功效，根入药，能清热解毒，种子油是很好的润滑油，提炼后可供食用。本种的变种普洱茶 (*C. sinensis* var. *assamica* Kitamura)，常绿乔木，叶常为宽椭圆形，分布于广东、广西、云南、贵州、福建等地，用途同茶。

油茶，花白色无柄，萼片脱落，果瓣与中轴一起脱落。我国长江流域及以南地区广泛栽培，为南方山区主要木本油料植物。种子含油 30% 以上，供食用及工业用，果壳可提制栲胶、皂素、糠醛等。

茶科植物还有供观赏的厚皮香 [*Ternstroemia gymnanthere* (Wight. et Arn.) Sprague]，供榨油的梨茶 (*Camellia latilimba* Hu)，供材用的木荷（何树）(*Shima superba* Gardn. et Champ.)、紫茎 (*Stewartia sinensis* Rehd. et Wils.) 等多种。

(十三) 白花菜目 (Capparales)

草本或木本，单叶或掌状复叶，多数无托叶；花整齐或两侧对称，雄蕊多数至定数；心皮 2，合生，侧膜胎座，子房常有柄；胚弯曲折叠，一般无胚乳。

本目包括白花菜科 (Capparidaceae)、十字花科 (Cruciferae, Brassicaceae)、辣木科 (Moringaceae) 等 5 个科，约 4000 种。我国有白花菜科 (Capparaceae)、十字花科和辣木科 (Moringaceae)。

十字花科 (Cruciferae, Brassicaceae) * ♂ $K_4 C_4 A_{4+2} \underline{G}_{(2:2:1-\infty)}$

主要特征：草本，常有辛辣汁液，单叶互生，无托叶；总状花序，花两性，整齐，四基数，十字花冠；四强雄蕊；心皮 2，合生，侧膜胎座，具假隔膜；角果；种子无胚乳。胚弯曲、折叠，其折叠方式有：子叶缘倚，子叶直叠，胚根靠附于子叶的边缘；子叶背倚，子叶横叠，胚根贴附于子叶的背面；子叶对折，子叶合抱胚根。种子无胚乳 (图 12-49)。

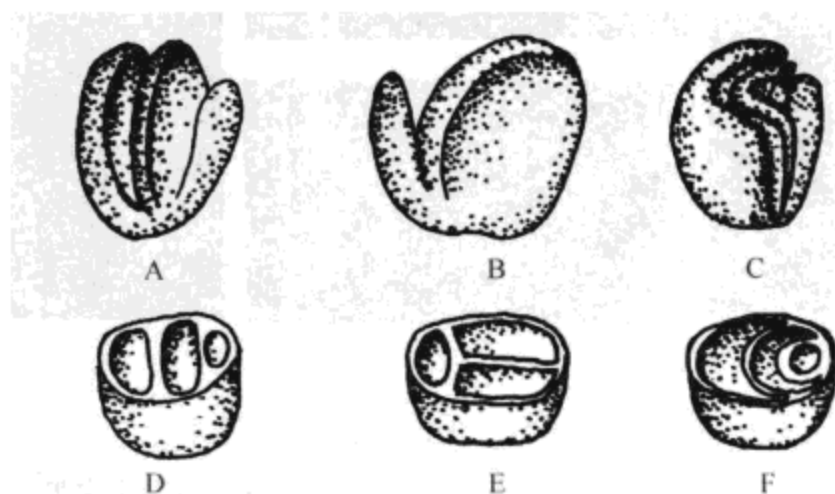


图 12-49 十字花科子叶和胚根的关系示意图

A. 子叶背倚 B. 子叶缘倚 C. 子叶对折 D. 子叶背倚的种子横切
E. 子叶缘倚的种子横切 F. 子叶对折的种子横切

本科有 300 属，约 3000 种，广布于世界各地，以北温带为多。我国有 57 属，300 多种。有许多种类是重要的蔬菜。

1) 芸薹属 (*Brassica*)

一二年生草本。单叶，基生叶具柄，茎生叶无柄；总状花序，花两性花瓣黄色，基部具爪，长角果，具喙（顶端不开裂的部分），圆柱形，种子近球形，子叶对折。本属约有 100 种。常见植物有大白菜，原产于我国，二年生草本，第一年仅长抱心的基生叶，次年春抽出花茎，开花结实，花黄色，为北方冬季的主要蔬菜。油菜，种子含油 40%，是我国重要的食用油料作物之一，嫩茎叶可菜用 (图 12-50)。青菜

(*B. chinensis* L.)、芥菜 [*B. juncea* (L.) Czern. et Coss.]、卷心菜 (*B. oleracea* var. *capitata* L.)、花椰菜、羽衣甘蓝 (*B. oleracea* var. *acephata* f. *tricolor* Hort.) 等是重要的蔬菜, 其他可食用的蔬菜还有蔊菜 [*Rorippa indica* (L.) Hem] 等 (图 12-50)。

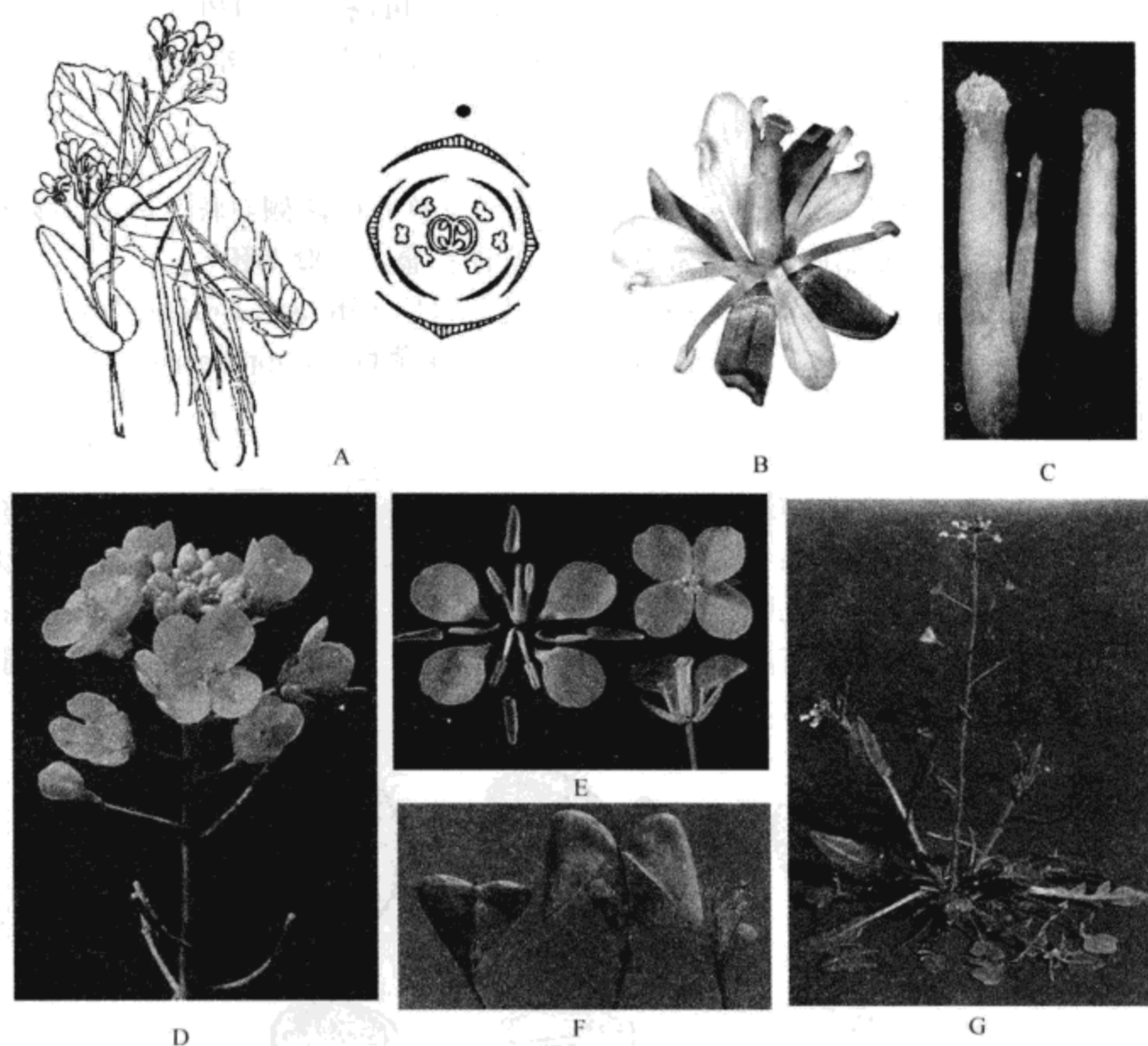


图 12-50 十字花科

A, D. 油菜花果枝、叶与花图式 B, C. 蔊菜花与雌蕊 E. 油菜花 F. 芥菜果实 G. 芥菜植株

2) 萝卜属 (*Raphanus*)

叶大, 羽状分裂, 花淡红或紫色, 长角果成串珠状, 不开裂, 具长喙。本属约有 10 种。萝卜, 具肉质根, 品种很多; 红萝卜 (*R. sativus* f. *sinoruber* L.)、大青萝卜 (*R. sativus* var. *acanthiformis* L.) 为重要的根菜类等。

此外还有: 蔊菜 [*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic.], 草本, 基生叶丛生、大头羽状分裂, 总状花序, 花白色, 短角果倒三角形, 子叶背倚。全国均有分布, 嫩的茎叶可作蔬菜, 全草也可入药 (图 12-50)。独行菜 (*Lepidium apetalum* Willd.), 无花瓣, 雄蕊 2, 短角果圆扇形, 每室具 1 种子。种子可入药, 具有利尿、止咳、化痰的作用。松蓝 (*Isatis indigotica* L.), 花黄色, 短角果长圆形, 边缘具翅, 仅具 1 种子, 栽培药材, 根称板蓝根, 叶称大青叶, 均可入药, 具有清热解毒的作用。此外, 紫罗兰 (*Matthiola incana* R. Br.) 等, 可供观赏。

3) 拟南芥属 (*Arabidopsis*)

拟南芥, 广泛分布于欧洲、亚洲、非洲、澳洲和北美洲。由于其生育期短、植株矮小、繁殖系数高、容易得到种子, 基因组小, 并且还是一种典型的自交繁殖植物。自 20 世纪 80 年代中期开始, 被广泛用于植物遗传学、发育生物学和分子生物学的研究。近年来, 植物科学中许多有价值的发现几乎都是以拟南芥为实验材料取得的, 拟南芥已成为一种典型的“模式”植物, 被誉为植物界的“果蝇”。

(十四) 豆目 (Fabales)

木本或草本, 常有根瘤, 常为复叶, 稀单叶, 互生, 有托叶, 叶枕发达; 花两性, 五基数; 花萼 5、结合, 花瓣 5, 辐射对称至两侧对称; 雄蕊多数至定数, 常 10 个且为二体雄蕊; 雌蕊 1 心皮、1 室, 含多数胚珠; 荚果。

本目植物依据花的形状、花瓣排列的方式, 可分为含羞草科 (Mimosaceae)、苏木科 (Caesalpiniaceae) 和蝶形花科 (Fabaceae, Papilionaceae) 3 个科, 600 属, 15 000 种。我国 151 属, 1200 种以上。

豆目三科植物的形态特征比较如表 12-4。

表 12-4 豆目三科形态特征比较

	含羞草科	苏木科	蝶形花科
花冠	辐射对称	假蝶形花冠	蝶形花冠
花瓣	镊合状排列	上升覆瓦状排列	下降覆瓦状排列
雄蕊	多数或 5, 合生或离生	10, 分离	10, 常为 (9)+1 的二体雄蕊

I. 含羞草科 (Mimosaceae) * $\bar{\sigma} K_{(3-6)} C_{3-6; (3-6)} A_{\infty (3-6)} \underline{G}_{1:1}$

主要特征: 木本, 稀草本, 二回羽状复叶; 花辐射对称, 花瓣镊合状排列, 雄蕊多数, 荚果。

本科约 64 属, 2950 种, 分布于全世界热带和亚热带地区, 少数分布于温带地区。我国产 6 属, 引种 9 属, 约 66 种。

1) 含羞草属 (*Mimosa*)

乔木、灌木或草本, 有时为藤本, 常有刺。叶常有感应运动性, 花小, 两性或单性, 形成有柄的头状花序或穗状花序。本属有 500 种, 多生于美洲热带。我国引入 3 种及 1 变种, 在广东及海南岛等地生长。含羞草 (*M. pudica* L.), 二回羽状复叶, 羽片 2~4 个, 掌状排列, 受触动即闭合而下垂; 萼钟状有 8 个小齿, 花瓣 4、雄蕊 4。原产美洲, 现已归化于热带各地, 生于旷野荒地或灌丛中, 长江流域常有栽培供观赏。全草药用。

2) 合欢属 (*Albizia*)

落叶乔木或灌木。小叶很小, 多片, 歪斜; 花淡黄色至淡红色, 形成有柄球形头状花序, 或圆柱形穗状花序, 腋生, 或列生于枝梢成圆锥花序。本属约有 50 种, 分布于亚洲、非洲的热带, 以至大洋洲。合欢 (马缨花), 乔木, 小叶线状, 矩圆形, 中脉偏斜, 头状花序, 萼片、花瓣小, 不显著; 花丝细长, 淡红色。产于华东、华南、西南和辽宁等地, 栽培做行道树, 树皮和花药用 (图 12-51)。

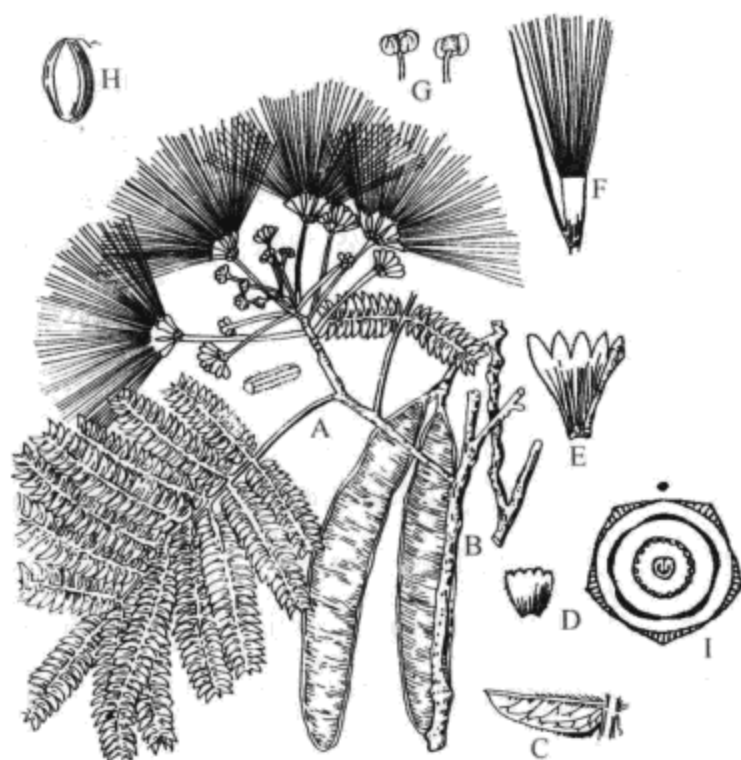


图 12-51 合欢

A. 花枝 B. 果枝 C. 小叶 D. 花萼 E. 花冠 F. 雄蕊（花丝下部结合）及雌蕊 G. 花药 H. 种子 I. 花图式

3) 金合欢属 (*Acacia*)

乔木或灌木，偶为草本，有刺或无刺，常具多对小叶，也有退化仅存叶状的叶柄，称假叶；花小而多，两性或单性，大多黄色，偶带白色，呈有柄球形头状花序，或结合成单体，子房上位。本属约有 800~900 种，广布于热带和亚热带地区，尤以大洋洲及非洲种类最多。我国仅见于广东、海南岛、台湾及香港。台湾相思树，乔木，叶片常退化，叶柄扁化成叶状，头状花序腋生，黄色。华南常见，耐旱，根系有大量根瘤菌，为荒山造林、水土保持和沿海防护林的优良树种。

II. 苏木科（云实科）(*Caesalpiniaceae*) $\uparrow \text{♂ } K_{(5)} C_5 A_{10} \underline{G}_{1,1}$

主要特征：木本；花两侧对称；花瓣上升覆瓦状排列；雄蕊 10 或较少，常分离；荚果。

本科约 180 属，3000 余种，分布于热带和亚热带地区，少数属分布于温带地区。我国有 21 属，130 余种。

1) 云实属 (*Caesalpinia*)

乔木或灌木，有时蔓生，有刺或无刺，二回羽状复叶；花白、黄或红色，总状花序，常合生为顶生圆锥花序；萼 5 裂、花瓣 5 枚，1 枚被覆盖在内的花瓣稍小，其余近于相等，有爪；雄蕊 10 个，分离；子房无柄，有少数胚珠；荚果卵形至披针形，常扁平，无翅；有少数种子（图 12-52）。本属约 100 种，我国有 17 种。云实 [*C. decapetala* (Roth) Alsteen]，落叶灌木，分枝长而四散，有弯曲的刺，叶轴有刺。花黄色，后方 1 瓣有红色条纹，雄蕊红色。见于我国南北各地，常栽培作绿篱。苏木 (*C. sappan* L.)，小乔木，疏被刺。分布于我国南部和西南部；心材红色，可提取红色染料以代替苏木色精，根可提取黄色染料，干燥的心材入药为清血剂。

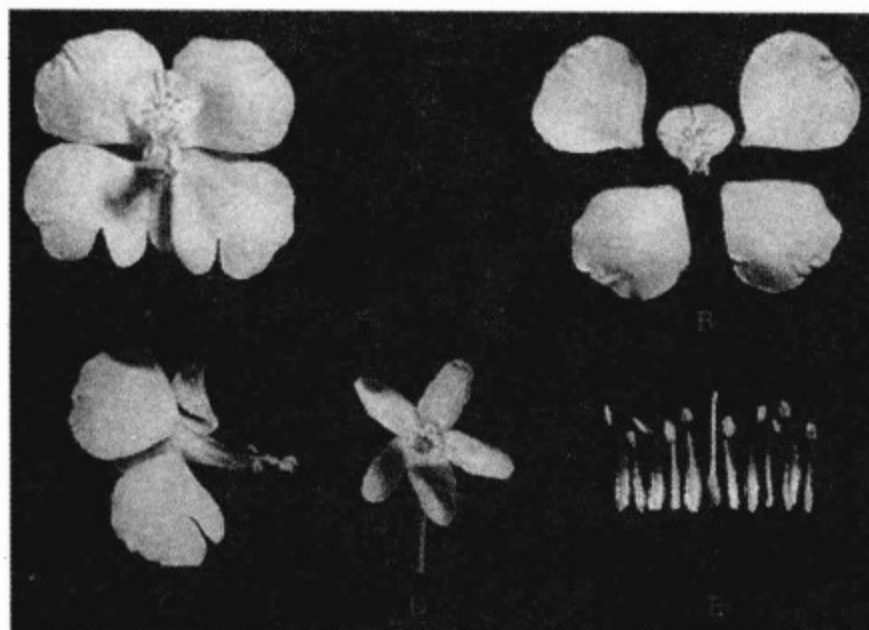


图 12-52 云实花结构

A. 花顶面观 B. 花瓣 C. 花侧面观 D. 花萼 E. 雄蕊与单雌蕊

2) 紫荆属 (*Cercis*)

乔木或灌木。叶互生，单叶全缘，掌状脉；花假蝶形，有梗，淡红色或红色，簇生或成总状花序，先叶而生；萼5齿，红色，花瓣5片，上部1片最小，位于最内面，荚果扁平，微有翅；种子多数。本属约有8种，我国有5种。紫荆，野生者为乔木，叶圆形而厚，花5~8朵簇生，淡紫红色；荚果为扁带形，种子近黑色。产于我国南北各地，为著名观赏树种（图12-53）。

3) 羊蹄甲属 (*Bauhinia*)

乔木或灌木，有时为藤本，高攀它物而上升；无刺，或节上有刺，有时具卷须；单叶全缘，或先端2裂，或深裂，或全裂为2小叶，中脉突出于两裂或两小叶之间成短芒状；花多，大而美丽，花瓣5，几乎相等，有爪，荚果扁平。本属约有600种，我国约有40种。红花羊蹄甲 (*B. blakeana* Dunn.)，乔木，小枝被毛，叶片先端2裂，总状花序具多朵花，顶生或腋生；花萼佛焰状，有淡红色或绿色条纹，花瓣红紫色，子房具长柄，被短柔毛，通常不结果。为美丽观赏树木，花大，紫红色，盛开时繁花满树，为广东、香港及广西主要的庭院树之一，1963年被定为香港市花。1997年香港回归祖国，其花的图案又被定为香港特别行政区区徽。世界亚热带地区广泛栽植。本属的羊蹄甲 (*B. purpurea* L.) 和洋紫荆 (*B. variegata* L.) 等均为我国南方常见的庭院观赏及行道树。

4) 皂荚属 (*Gleditsia*)

落叶乔木，常有分枝的刺。叶互生，数叶集生于一处，为一回或二回羽状复叶，同一树上可有此两种叶；花瓣近相等，荚果扁平，常大形，不裂，有种子1至多粒，种子扁平，近圆形。本属约有14种，我国约有10种，各省均有分布，长江一带种类较多。皂荚，有圆锥形而常分枝的刺，一回羽状复叶；花杂性，细小，白色，排成总状花序；荚果近直伸，紫黑色；荚汁可代替肥皂，果、种子和枝刺入药，木质坚硬，为车辆、家具用材。山皂荚 (*G. japonica* Miq.)，有稍带扁而常分枝的刺，小枝无毛，叶轴有短柔毛，总状花序，瘦长，果荚扭旋；分布于我国各地，江苏普遍植为行道树。

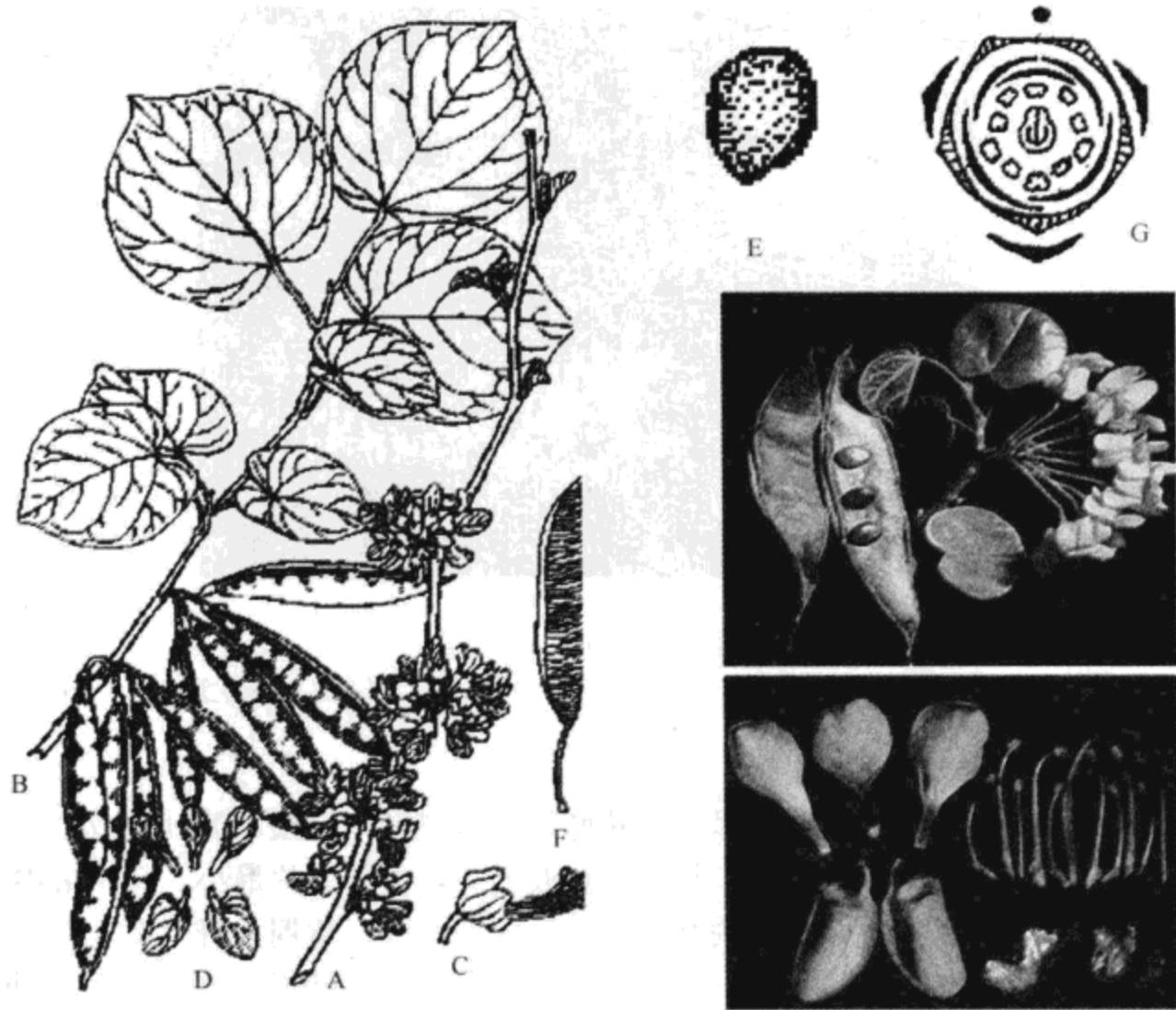


图 12-53 紫荆

A. 花枝 B. 果枝 C. 花萼与雄蕊 D. 花瓣 E. 种子 F. 荚果 G. 花图式

本科还有决明 (*Cassia tora* L.), 羽状复叶具小叶 6 枚, 种子近菱形, 有光泽, 供药用。凤凰木 [*Delonix regia* (Bojia) Raf.] 落叶乔木, 二回羽状复叶。原产于非洲, 全世界热带地区常见栽培, 我国南部有引种, 常植为行道树。

Ⅲ. 蝶形花科 (Fabaceae, Papilionaceae) $\uparrow \text{♀ } K_{(5)} C_5 A_{(9)+1, (5)+(5), (10), 10} \underline{G}_{1,1}$

主要特征: 叶常互生, 有托叶, 小叶具小托叶; 花两侧对称, 5 基数, 蝶形花冠, 花瓣下降覆瓦状排列; 二体雄蕊或 10 枚分离, 或更多; 子房 1 室; 荚果; 种子无胚乳。

本科约 440 属, 12 000 种, 分布于全世界。我国产 103 属, 引种 11 属, 共 1380 余种, 产于全国各地。蝶形花科植物适应力极强, 分布广泛, 与人民生活密切相关。种子含有大量的蛋白质、脂肪和淀粉, 多为粮食、饲料或油料作物; 有许多可用于蔬菜、绿肥、药用和材用, 并有许多为田间杂草。

豌豆属 (*Pisum*)

羽状复叶, 有小叶 2~3 对, 叶轴顶端有分枝的卷须, 托叶明显。豌豆, 一年生栽培作物, 2~3 对小叶构成羽状复叶, 顶端一对以上的小叶变态成卷须, 托叶肥大抱茎; 花白色或紫色, 萼钟形, 裂片 5, 旗瓣大, 圆形, 翼瓣与龙骨瓣贴生; 二体雄蕊, 子房细长, 花柱内侧有毛, 荚果长椭圆形, 背部直, 种子数粒, 圆球状, 黄褐色。我国各地广为栽培, 幼苗、嫩荚及种子均供食用; 茎叶可作绿肥和饲料 (图 12-54)。

大豆, 原产于我国, 主产于东北, 为重要的油料作物, 世界各地广为栽培。落花生

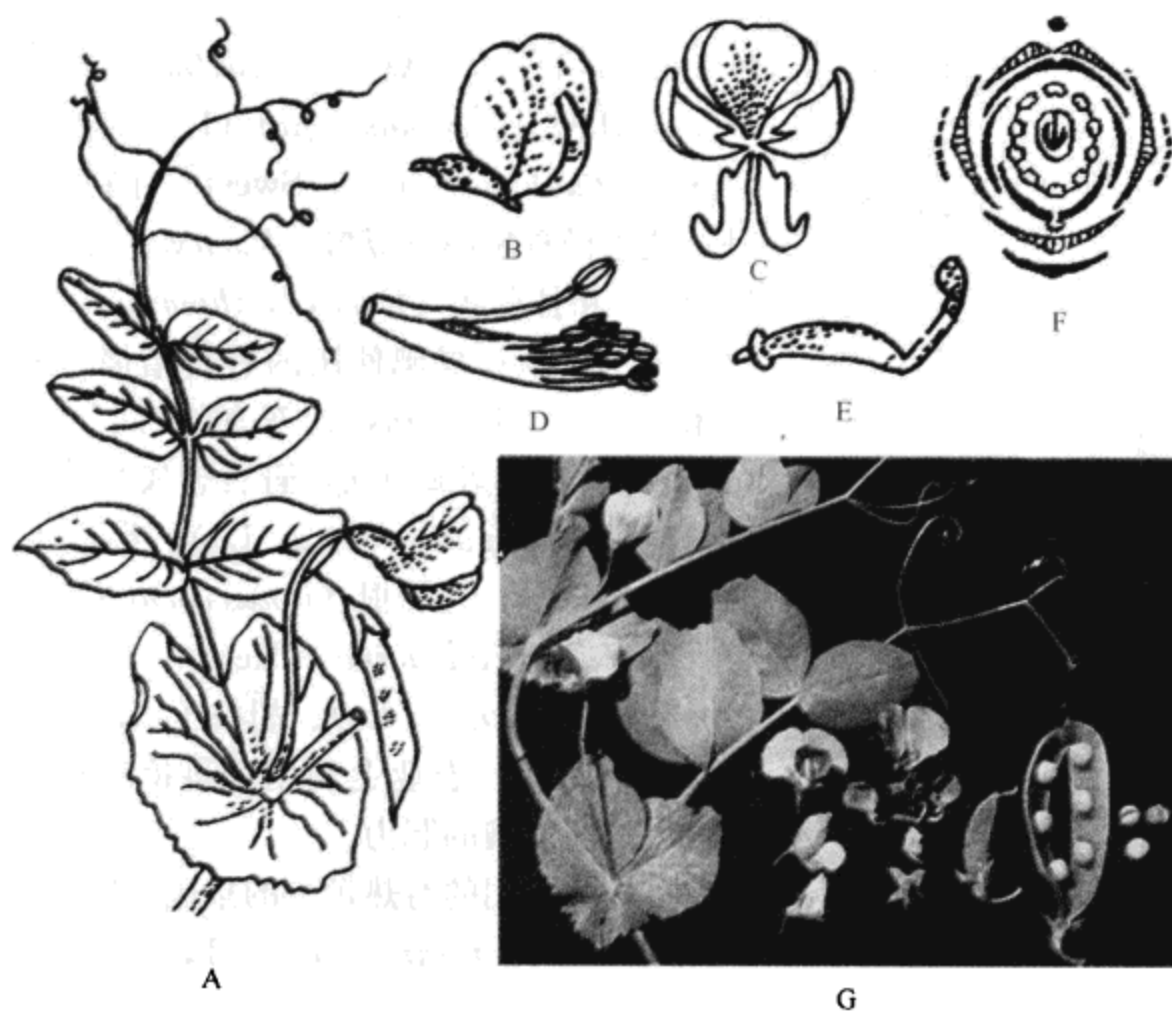


图 12-54 豌豆

A. 花果枝 B. 花 C. 花冠 D. 二体雄蕊 E. 雌蕊 F. 花图式 G. 花枝与果实图片

(*Arachis hypogaea* L.), 是著名的油料作物, 原产于巴西, 我国广泛栽培, 种子富含脂肪和蛋白质 (图 12-55)。豌豆和蚕豆是全世界普遍栽培的豆类作物。其他常见的食

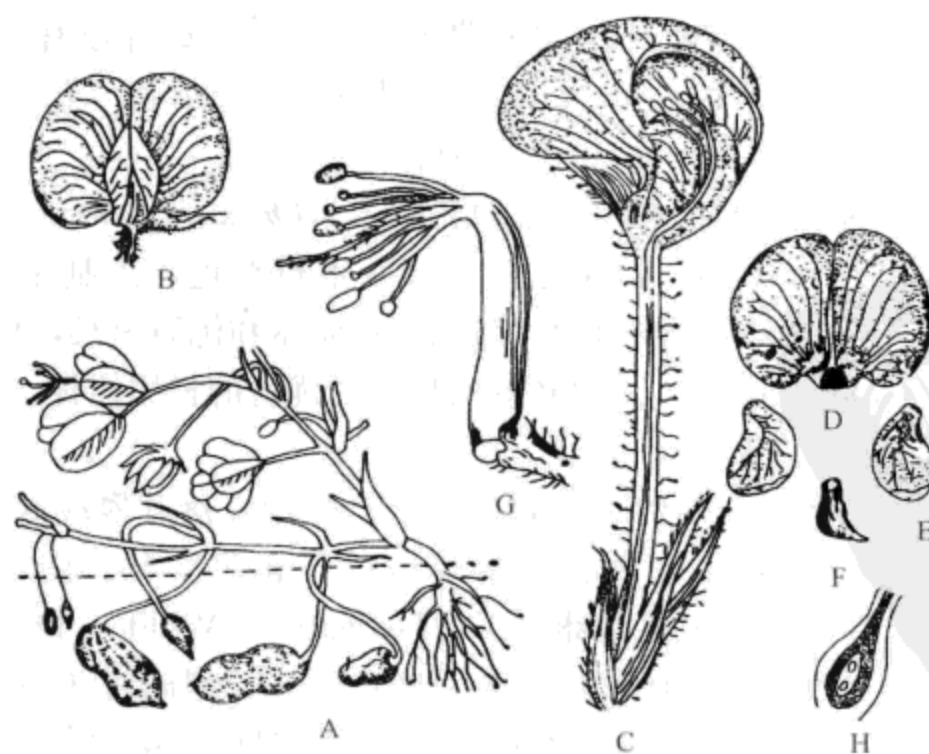


图 12-55 落花生

A. 植株 B. 花 C. 花纵切 D. 旗瓣 E. 翼瓣 F. 龙骨瓣 G. 雌、雄蕊 H. 子房

用豆类有豇豆 [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]、菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.)、赤豆 (*P. angularis* Wight)、绿豆 (*P. radiatus* L.)、刀豆 [*Canavalia gladiata* (Jacq.)

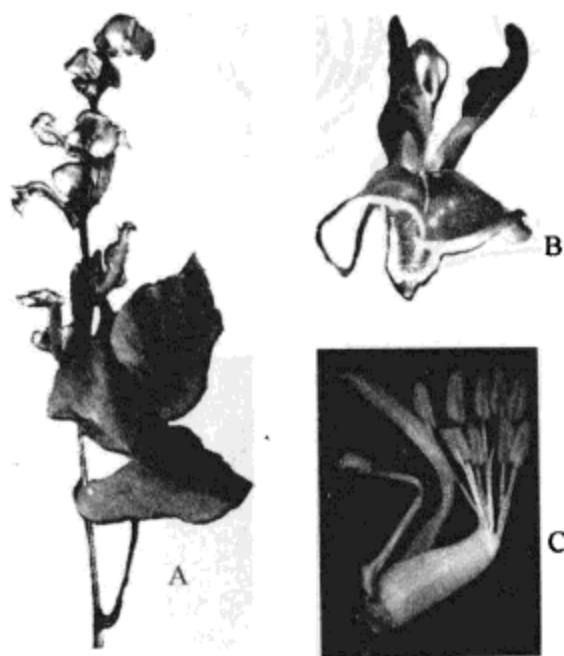


图 12-56 扁豆

A. 花枝 B. 花 C. 雌蕊、雄蕊

DC.]、木豆 [*Cajanus cajan* (L.) Millsp.] 和扁豆 [*Lablab purpureus* (L.) Sweet] (图 12-56) 等。此外, 块根做食用的有豆薯 [*Pachyrhizus erosus* (L.) Urban] 和甘葛藤 (*Pueraria thomsonii* Benth.) 等。

可作牧草和绿肥使用的有苜蓿属 (*Medicago*)、草木樨属 (*Melilotus*)、车轴草属 (三叶草属) (*Trifolium*)、猪屎豆属 (野百合属) (*Crotalaria*)、紫云英 (*Astragalus sinicus* L.)、兵豆 (*Lens culinaris* Medic.)、百脉根 (*Lotus corniculatus* L.)、田菁 [*Sesbania cannabina* (Retz.) Poir.]、紫穗槐 (*Amorpha fruticosa* L.)、胡枝子 (*Lespedeza bicolor* Turcz.) 等。农业上利用豆科植物进行轮作或间作可以提高土壤的肥力。

可作纤维用的有热带产的猪屎豆属, 其中以苕麻 (印度麻) (*Crotalaria juncea* L.) 最为著名, 田菁和葛属 (*Pueraria*) 的茎皮纤维可代黄麻和做人造棉的原料。

可作药用的种类多达 200 种以上, 有些是名贵的药材, 常见的有甘草, 能清热解毒, 润肺止咳, 调和诸药。黄芪 [*Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge] 和内蒙黄芪 (*A. mongolicus* Bunge) 的根入药, 有滋肾补脾, 止汗利水, 消肿排脓之效。香花崖豆藤 (*Millettia dielsiana* Harms ex Diels) 的根和藤, 中药名“鸡血藤”, 有补血行血、通经活络的功效。兵豆等植物的种子中含有植物凝血素, 对某些血型的人有凝血作用, 并能抑制某些肿瘤细胞, 现已应用于早期肝癌的诊断。此外还有鱼藤 (*Derris trifoliata* Lour.)、广州相思 (*Abrus cantoniensis* Hance)、补骨脂 (*Psoralea corylifolia* L.)、苦参 (*Sophora flavescens* Ait.) 等多种。

作为优良木材用的, 有华东地区习见的花榈木 (*Ormosia henryi* Prain.)、红豆树 (*O. hosiei* Hemsl. et Willd.) 等, 同为落叶乔木, 木材红色, 为制家具的良材。紫檀 (*Pterocarpus indicus* Willd.) 心材红色, 可供制作乐器和优质家具, 俗称“红木”。黄檀 (*Dalbergia hupeana* Hance.) 木材黄或白色, 为优良的材用树种, 又是放养紫胶虫的优良寄主。

作观赏用的种类甚多, 著名的如紫藤属 (*Wisteria*), 落叶攀缘灌木, 奇数羽状复叶; 总状花序很长, 下垂, 有蓝紫、红紫或白色等花色变化。南方常见的有紫藤 [*W. sinensis* (Sims) Sweet]、多花紫藤 [*W. floribunda* (Willd.) DC.], 广为庭院栽培, 为著名的棚架观赏植物。另有香豌豆属 (*Lathyrus*)、刺桐属 (*Erythrina*) 等多种植物。槐树 (*Sophora japonica* L.), 落叶乔木, 幼枝绿色。花黄白色, 圆锥花序。我国南北各地普遍栽培, 为良好的庭院树和行道树。龙爪槐, 小枝卷曲下垂, 栽培供观赏。

可做杀虫药的有我国西南部和南部产的锈毛鱼藤 [*Derris ferruginea* (Roxb.)

Benth.] 和鱼藤、厚果崖豆藤 (*Millettia pachycarpa* Benth.) 等。

作为染料的有木蓝 (*Indigofera tinctoria* L.) 和野青树 (*I. suffruticosa* Mill.), 均为提取蓝靛的原料植物。

此外, 胡枝子属等是山野常见灌木, 耐旱, 可作水土保持的被盖植物, 也可用于防护林的基层林, 在我国南方严重退化的坡地红壤上作为土壤改良和水土保持树种, 已取得良好效果。

(十五) 大戟目 (Euphorbiales)

常木本, 单叶, 有时为复叶; 花单性常较小, 常无花瓣, 雄蕊多数至 1 个, 花盘有或缺, 雌蕊心皮 2~5, 合生, 子房上位, 常 3 室, 每室胚珠 1~2, 种子有丰富的胚乳。本目包括黄杨科 (Buxaceae)、大戟科等 4 科。

大戟科 (Euphorbiaceae) ♂: * $K_{0-5} C_{0-5} A_{1-\infty}$; ♀: $K_{0-5} C_{0-5} \underline{G}_{(3;3;1-2)}$ ♂:

主要特征: 草本, 灌木或乔木, 多具乳汁; 多单叶, 少复叶, 多有托叶, 叶基常具腺体; 花单性多同株, 常为聚伞花序或杯状聚伞花序, 萼片常 5, 花瓣常缺; 雄蕊 1 至多数, 雌蕊心皮 3, 合生, 蒴果 3 室, 少浆果或核果; 种子有胚乳。

本科约 300 属, 8000 多种, 我国 66 属, 360 余种。世界性分布, 主产于热带, 我国主要分布于长江流域及以南各省区。

1) 油桐属 (*Vernicia*)

乔木, 含乳汁, 叶全缘或 3~7 裂, 叶柄顶端具 2 腺体; 圆锥花序, 雌雄同株, 核果, 种子油质。油桐 [*V. fordii* (Hemsl) Airy Shaw], 叶卵状或卵状心形, 花白色, 有黄红色条纹, 果皮光滑。分布于淮河流域以南, 其产量占全世界总产量的 70%, 是油漆和涂料工业的重要原料。

2) 蓖麻属 (*Ricinus*)

草本, 单叶, 掌状 5~11 裂; 花单性同株无花瓣; 蒴果被软刺。仅蓖麻 1 种, 种子有明显的种阜, 种皮光滑具斑纹。原产于非洲, 我国各地均有栽培。种子含油 69%~73%, 用于工业和医药, 叶可饲养蓖麻蚕 (图 12-57)。

3) 橡胶属 (*Hevea*)

高大乔木, 具乳汁。叶柄顶端有腺体, 花小单性同株。橡胶树 (*H. brasiliensis* Muell-Arg.), 为优良的橡胶植物 (图 12-58)。原产于巴西, 我国台湾、海南和云南有栽培。

4) 大戟属 (*Euphorbia*)

草质、木质或无叶的肉质多浆植物。花序以杯状花序聚为聚伞花序, 杯状花序之总苞合成杯状, 顶端 4~5 裂、具肥厚的腺体, 雌雄花均为单性、裸花, 雄花雄蕊 1, 雌花心皮 3, 上位子房、中轴胎座, 蒴果。泽漆 (*Euphorbia helioscopia* L.) (图 12-59) 等, 可供药用。

本科还有巴豆 (*Croton tiglium* L.) 等著名植物。

(十六) 无患子目 (Sapindales)

木本, 稀为草本。叶互生、对生或轮生, 复叶或单叶; 花两性、单性或杂性, 常辐

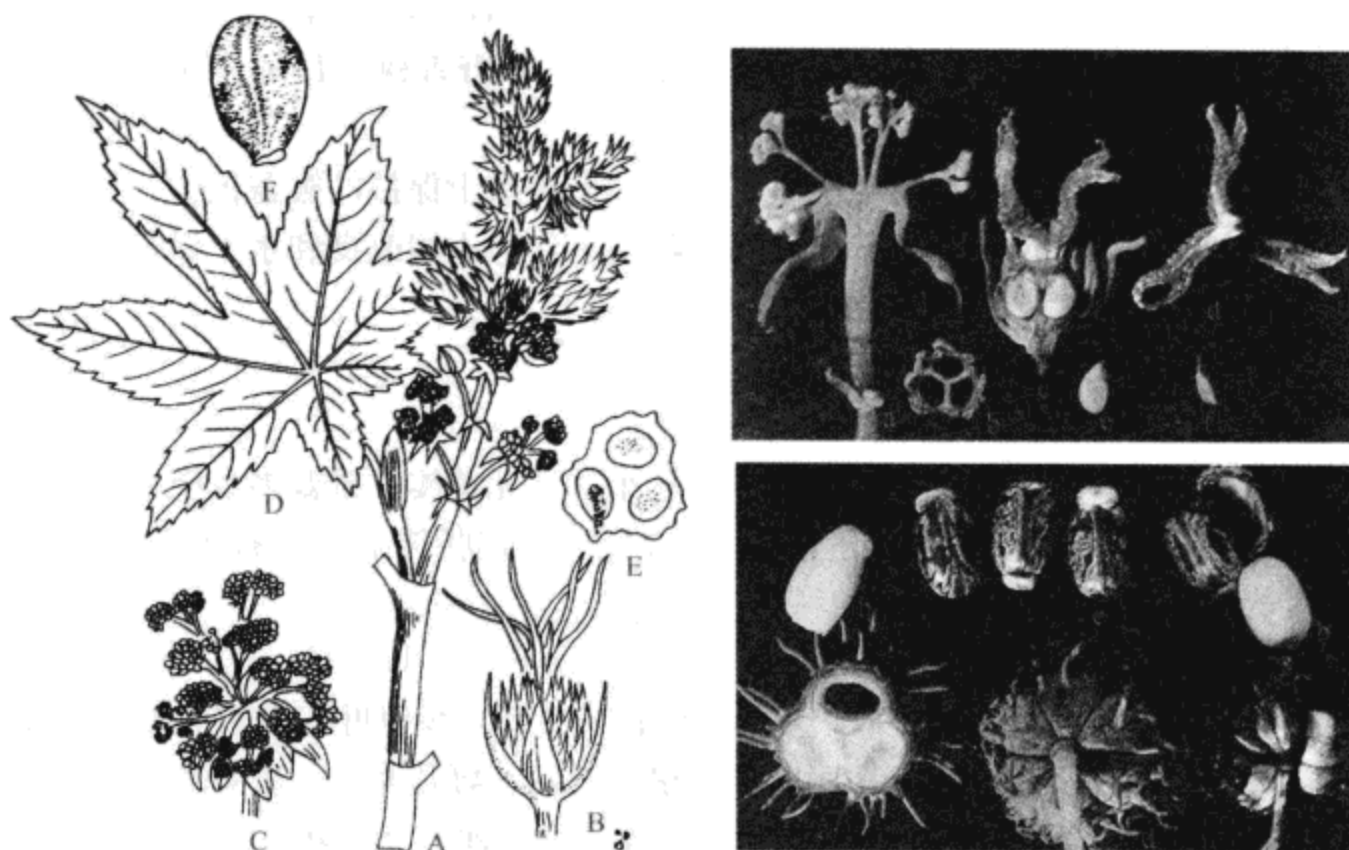


图 12-57 蓖麻

A. 花枝 B. 花萼和雌蕊 C. 雄蕊 D. 叶 E. 子房横切 F. 种子

蓖麻果实与种子图片 (a~c)

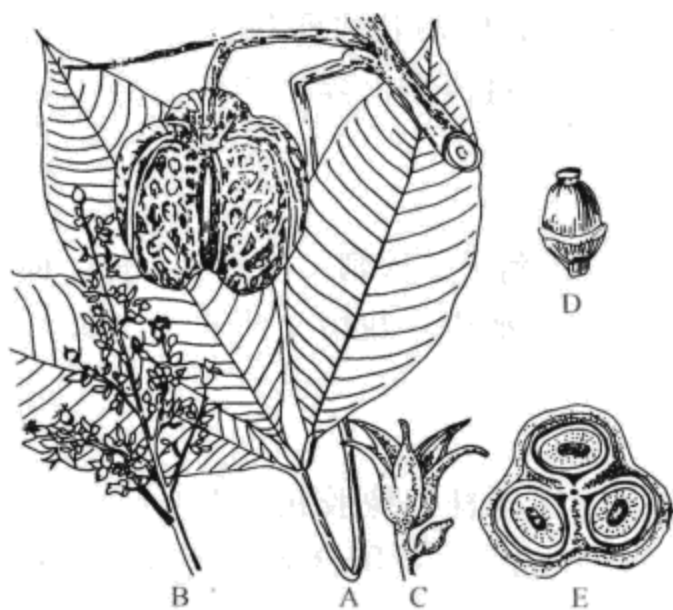


图 12-58 橡胶树

A. 具叶的果枝 B. 花序
C. 雄花 D. 雌蕊 E. 子房横切

射对称，少数为两侧对称，通常 4~5 基数；雄蕊常为 8 枚或 10 枚，2 轮，稀为 4~5 或更多；花盘常存在；雌蕊常由 2~5 枚心皮组成；子房上位，每室 1~2 个胚珠，稀多数。

本目包含省沽油科 (Staphyleaceae)、无患子科 (Sapindaceae)、七叶树科 (Hippocastanaceae)、槭树科 (Aceraceae)、橄榄科 (Burseraceae)、漆树科 (Anacardiaceae)、苦木科 (Simaroubaceae)、楝科 (Meliaceae)、芸香科 (Rutaceae)、蒺藜科 (Zygophyllaceae) 等 15 科，5400 多种。

I. 无患子科 (Sapindaceae) * $\uparrow \text{♂} K_{4\sim5}$ $C_{4\sim5} A_{4\sim5+4\sim5} \underline{G}_{(3;3)}$

主要特征：木本，常羽状复叶，互生，无托叶；花常单性，少杂性或两性，花瓣内

侧基部常有腺体或鳞片，花盘发达，位于雄蕊外方，心皮 3；果为蒴果、浆果、核果或翅果；种子常具假种皮，无胚乳。

本科约 150 属、2000 种，广布热带和亚热带。我国有 25 属，53 余种，主要分布于长江以南各省区。

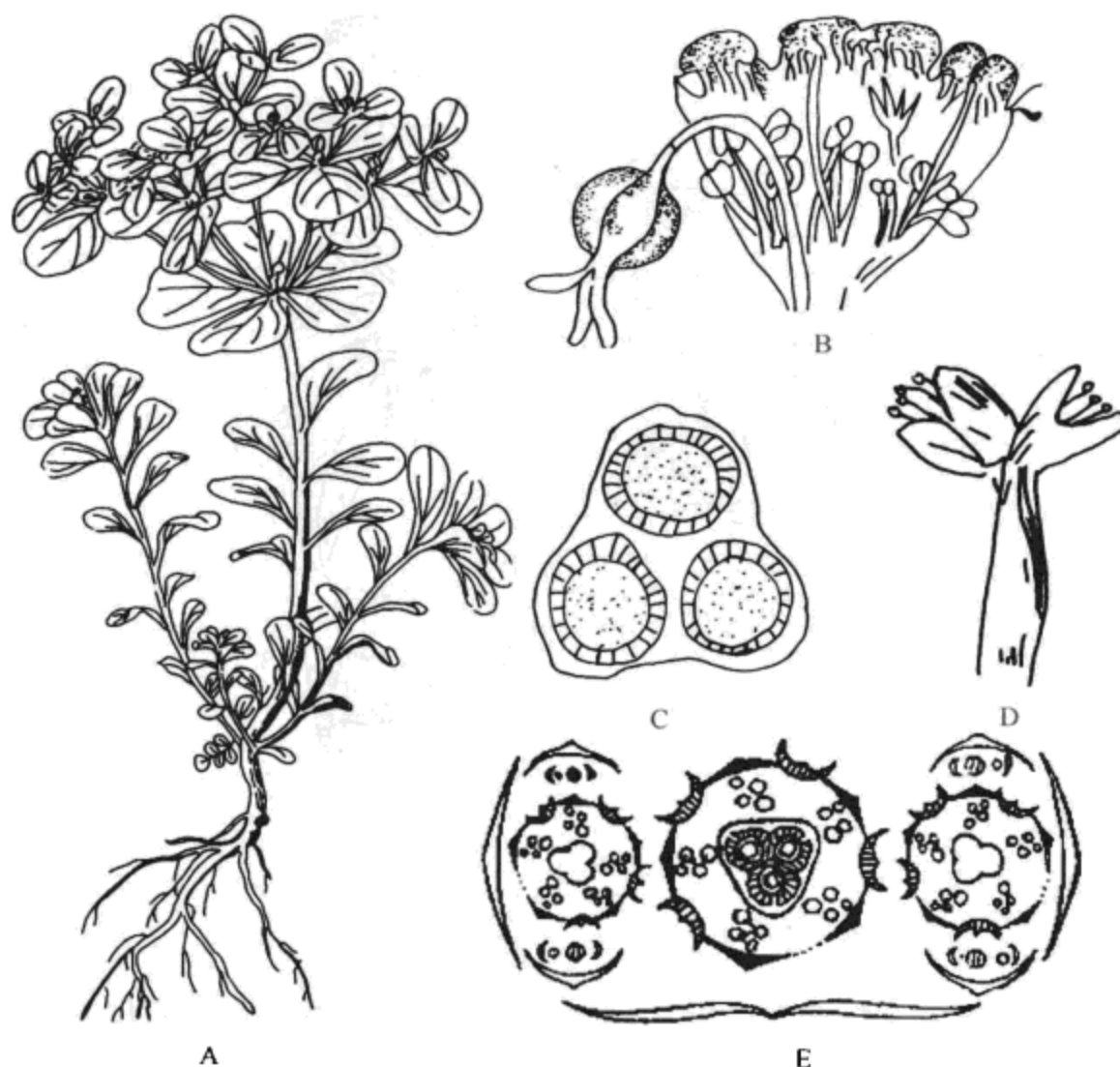


图 12-59 泽漆

A. 植株 B. 钟(杯)状花序 C. 子房横切 D. 雄花 E. 花图式

1) 荔枝属 (*Litchi*)

常绿乔木。花杂性，雌雄同株，辐射对称，顶生圆锥花序；萼片杯状，5浅裂，花瓣缺；花盘肉质，碟状；雄蕊6~8，花丝有毛；子房有短柄，果实为核果状，果皮有凸瘤；种子具肉质、多汁、白色的假种皮。本属共2种，分布于亚洲的热带和亚热带地区，我国仅有1种。荔枝，小叶薄革质，花小，绿白色或淡黄色；果球形或卵形，果皮暗红色。广植于我国东南部至西南部，为著名果树。假种皮供食用，根及果核供药用，治疝气、胃痛(图12-60)。

2) 龙眼属 (*Dimocarpus*)

常绿乔木。花杂性，辐射对称；花萼深5裂，花瓣5或无，花盘常被毛，雄蕊通常8枚；子房2~3裂，2~3室；果实为核果状，球形，果皮表面有扁平、不明显疣点；种子有肉质、多汁、白色的假种皮。本属约20种，分布于亚洲的热带和亚热带地区。我国有4种，分布于西南部至东部。龙眼，幼枝生锈色绒毛；小叶革质。花小，黄色；有花瓣。果球形，外皮土黄色。种子球形，黑褐色，光亮。我国东南部和西南部广泛栽培。为南方著名果树。假种皮供食用，并为滋补品；种子、根、叶、花均入药。

本科其他重要的种类还有：栲树 (*Koelreuteria paniculata* Laxm.)，落叶乔木，奇数羽状复叶，小叶纸质；圆锥花序，花杂性同株，花瓣淡黄色，花盘偏于一侧；蒴果



图 12-60 荔枝

A. 果枝 B. 花

囊状。我国南北各地多有分布，叶可提制栲胶，花可作黄色染料，又是北方常见的园林绿化树种。无患子 (*Sapindus mukorossi* Gaertn.)，落叶乔木，偶数羽状复叶；圆锥花序，核果，肉质，无假种皮，产于长江以南各省区。果皮含皂素，可代肥皂使用，种子榨油，为润滑油，根、果可入药。

II. 芸香科 (Rutaceae) * $\bar{\sigma}$ $K_{(4-5)} C_{4-5} A_{8-10} \underline{G}_{(4-5;4-5)}$

主要特征：多木本，茎常具刺，羽状复叶或单身复叶，互生，叶上常具透明腺点；萼片和花瓣常 4~5，花盘发达，位于雄蕊内侧，雄蕊常 2 轮，外轮对瓣生，子房常 4~5 室，花柱单一，常为柑果或浆果。

本科约 150 多属，1700 余种，分布于热带、亚热带。我国连同引进栽培的共 29 属，约 150 种，主要分布于南方各省。

1) 柑橘属 (*Citrus*)

常绿小乔木或灌木，常有枝刺。单身复叶，叶片革质；花常两性，萼片合生、杯状宿存，果时增大；雄蕊多数，生于花盘基部，花丝中部以下合生；柑果大。本属分布于亚洲的热带和亚热带地区。我国南方各省区均有栽培，其中不少种类为我国南方的重要果树。柑橘 (*C. reticulata* Blanco)，叶柄细长，翅不明显，果扁球形，果皮易剥离，为我国著名果品之一，果皮即中药陈皮。甜橙 [*C. sinensis* (L.) Osbesk.]，叶柄短，有狭翅；果实近球形，果皮难剥离，为我国著名果品之一。柚 [*C. maxima* (Burm.) Merr.]，叶柄有倒心形宽翅，果大，球形、扁球形、梨形，为亚热带主要果树之一。酸橙 (*C. aurantium* L.)，叶柄有狭长形或倒心形的翅，果球形橙黄色。果实可提取柠檬酸，入药有破气消积等功效 (图 12-61)。本种的变种代代花 (*C. aurantium* var. *amara* Engl.)，花作茶的香料。柠檬 (*C. limonia*)，果味酸，作饮料或蜜饯。

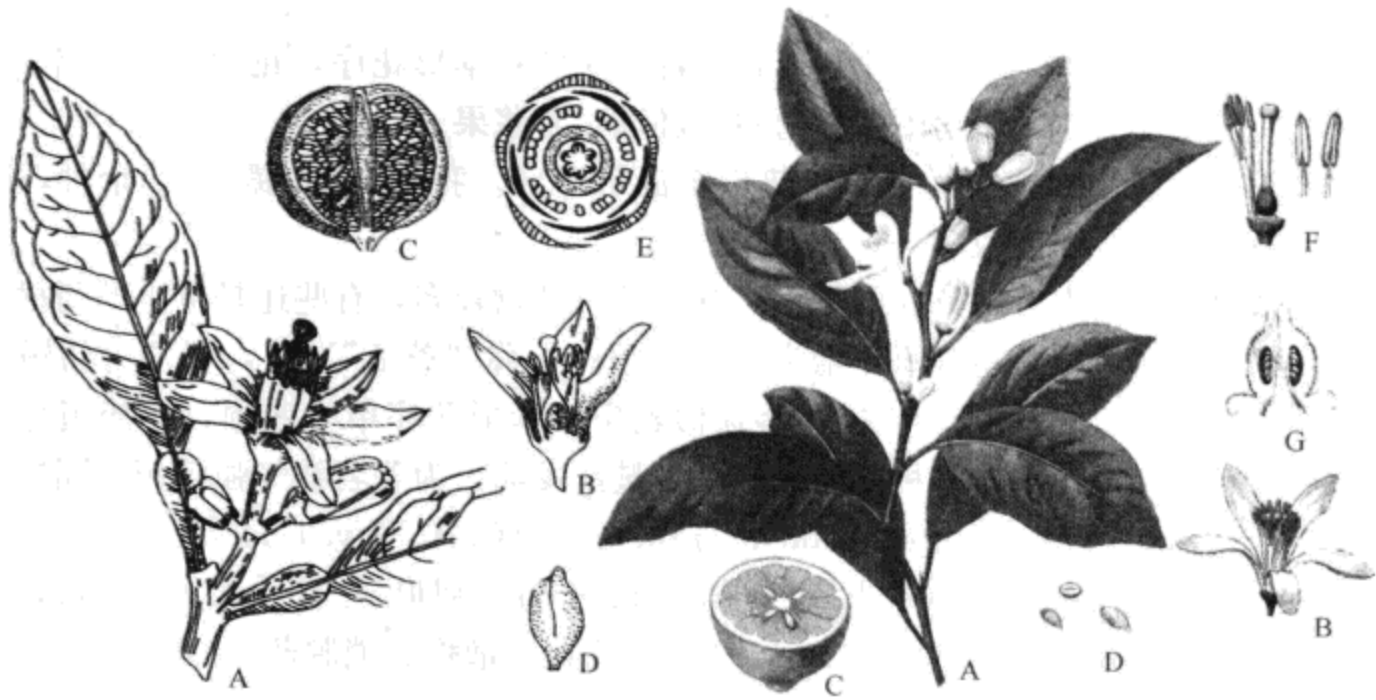


图 12-61 酸橙

A. 花枝 B. 花及其纵切 C. 果实的纵、横切 D. 种子 E. 花图式 F. 雌雄蕊 G. 子房纵切

2) 花椒属 (*Zanthoxylum*)

乔木或灌木，常有皮刺。奇数羽状复叶，互生；圆锥花序，花小，单性，稀两性；花瓣与萼片同数或无花瓣；分果数个，熟时外果皮革质，内果皮纸质；种子 1 粒，黑色，有光泽，胚乳肉质，含油丰富。本属分布于亚洲、非洲、大洋洲和美洲的热带和亚热带地区，我国以西南部和南部地区为多。花椒 (*Z. bungeanum* Maxim.)，茎干常具增大的皮刺，花单性，单被，花被花萼状；果球形，红色或紫红色，表面具瘤状腺体。除东北和新疆外，我国其他各地均有分布，野生或栽培。果实为调味品，并可提取芳香油；入药有散寒燥湿、杀虫之功效；种子可榨油。

芸香科是一个具有重要经济价值的科，除柑橘属和花椒属植物外，其他经济价值较大的植物还有金橘 [*Fortunella margarita* (Lour.) Swingle]，果较小，金黄色，可生食或制蜜饯。枸橘 [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.]，有棘刺，三出复叶，果球形，橙黄色，入药名“枳壳”；广泛栽种作绿篱。吴茱萸 [*Evodia rutaecarpa* (Juss.) Benth.]，无刺，奇数羽状复叶对生，小叶背面密被长柔毛，有腺点；果紫红色，药用；种子榨油；叶提芳香油或制黄色染料。黄皮 [*Clausena lansium* (Lour.) Skeels]，肉质浆果，近球形或长椭圆形，成熟时深黄色。为南方果树，果肉味酸甜可食，叶煎水可预防流行性感。九里香 (*Murraya exotica* L.)，花香，常作庭园观赏树种，也可药用。

(十七) 伞形目 (Apiales, Umbellales)

草本或木本。单叶或复叶，互生，稀对生或轮生，叶柄基部常膨大成鞘状；花两性，稀单性，辐射对称，排成伞形或复伞形花序，有时为头状花序；子房下位，通常具上位花盘。

本目包括五加科 (Araliaceae) 和伞形科 (Apiaceae, Umbelliferae)。

I. 五加科 (Araliaceae) * $\phi K_5 C_5 A_5 \overline{G}_{(5-2;2-5)}$

主要特征：多木本，叶常互生，叶柄基部扁鞘状；伞形花序，花两性，整齐，5基数；花萼筒与子房合生，子房下位，每室1胚珠；常浆果。

本科约80属，900多种，分布于热带至温带地区。我国有23属，170余种，除新疆外全国各地分布，西南较多。

本科植物在经济上有多方面的用途，其中药用植物较多，有些还是贵重的药材。如人参，多年生草本，根状茎（每年增生一节，中药上称“芦节”）短，下端为纺锤状肉质根，可分叉；掌状复叶，3~6枚在茎顶似轮生；伞形花序单生茎顶，花淡黄色；果实扁圆形，熟时红色。根含多种人参皂碱及少量挥发油，为著名补气强壮药。同属的大叶三七 [*Panax pseudo-ginseng* Wall. var. *japonicus* (C. A. Mey.) Hoo et Tseng]，根状茎肉质肥厚，呈竹鞭状；根状茎及肉质根入药。羽叶三七 [*P. pseudo-ginseng* Wall. var. *bi pinnatifidus* (Seem) Li]，块根为止血、散瘀、消肿药。

五加 (*Acanthopanax gracilistylus* Smith)，落叶灌木，掌状复叶，小叶常5片；果实近球形。产于长江流域及以南各省区。根皮含挥发油、维生素A、B及鞣质等，称“五加皮”，具有祛风化湿、健胃利尿之功效，也可制“五加皮”药酒。

本科经济植物还有通脱木 [*Tetrapanax papyriferus* (Hook.) K. Koch]，茎中充满白色的髓部，称“通草”，供药用，具除水肿下乳汁之功效。常春藤，常绿攀缘灌木，茎枝有气根。庭院栽培，藤、叶入药。

II. 伞形科 (Apiaceae, Umbelliferae) * $\phi K_{(5)-0} C_5 A_5 \overline{G}_{(2;2)}$

主要特征：芳香性草本，叶互生，常有鞘状叶柄；典型复伞形花序，花5基数，子房下位，2室；双悬果，常具5棱，每分果含1粒种子。

本科约300属，3000种，分布于北温带、亚热带或热带的高山上。我国约有90属，500多种，全国均有分布。

1) 胡萝卜属 (*Daucus*)

叶2~3回羽状全裂。总苞片叶状，羽状分裂，子房及果实有刺。本属有60种，我国有1种1变种。野胡萝卜 (*C. carota* L.)，根细小，为农田杂草，药用有驱虫、解毒、消肿之功效。变种胡萝卜 (*C. carota* L. var. *sativa* DC.)，具肥大肉质的圆锥根。为广泛栽培蔬菜，含胡萝卜素等，营养丰富；可药用（图12-62）。

2) 当归属 (*Angelica*)

茎常中空，三出复叶，果实卵形，背腹压扁，侧棱有翅。约70种，主产于北温带，我国有30余种。通常供药用的有白芷 [*A. dahurica* (Fisch. ex Hoffm.) Benth. et Hook. f.]，原产于东北，各地有栽培。当归 [*A. sinensis* (Oliv.) Diels.]，根供药用，为妇科要药，能补血活血，调经止痛，润肠通便。

3) 柴胡属 (*Bupleurum*)

草本，稀为半灌木或灌木。单叶全缘，叶脉平行或弧形；总苞叶状，双悬果卵状长圆形，两侧略扁平。全世界约100种，我国约40种。北柴胡 (*B. chinense* DC.)，叶倒披针形或剑形，中部以上常较宽，先端急尖。根为解热要药和镇痛剂。

本科经济植物众多，供药用的还有前胡 (*Peucedanum praeruptorum* Dunn.)、防风 [*Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.]、川芎 (*Ligusticum chuanxiong*



图 12-62 胡萝卜

a. 花枝 b. 肉质直根 c. 边花 d. 子房横切 e. 中部花 f. 子房纵切

Hort.) 等。蔬菜植物有积雪草 [*Centella asiatica* (L.) Urban]、旱芹 (*Apium graveolens* L.)、芫荽 (*Coriandrum sativum* L.)、茴香 (*Foeniculum vulgare* Mill.) 等多种。此外, 小窃衣 [*Torilis japonica* (Hout.) DC.] 等为园田杂草。

(十八) 杜鹃花目 (Ericales)

木本, 稀草本, 单叶, 无托叶; 花两性, 稀单性, 辐射对称或稍两侧对称, 常五基数; 花瓣基部合生, 偶分离; 雄蕊为花瓣的倍数, 偶同数而互生, 花药常有芒或距等附属物, 顶孔开裂, 常为四合花粉; 子房上位或下位, 中轴胎座, 胚珠多数, 有胚乳。

本目包括山柳科 (Ckethraceae)、杜鹃花科 (Ericaceae)、鹿蹄草科 (Pyrolaceae) 等 8 科。

杜鹃花科 (Ericaceae) * $\uparrow \text{♀} K_{(5-4)} C_{5-4, (5-4)} A_{5-4+5-4, 5-4} \underline{G}_{(2-5; 2-5)} \bar{G}$

主要特征: 常灌木, 单叶互生; 花两性, 花萼宿存, 花冠合生, 辐射对称或稍两侧对称; 雄蕊分离, 自腺性花盘发出, 常为花冠裂片的倍数, 花药孔裂, 顶端有附属物或距, 花粉常四分体; 子房上位, 中轴胎座, 胚珠多数; 多为蒴果或浆果。

本科约有 75 属 1350 余种, 广布全球, 主产于温带和亚寒带, 也产于热带高山。我国有 20 多属, 700 多种, 广布, 以西南地区最多。其中杜鹃花属的多种为著名观赏植物, 有些则为食用水果类植物或药用植物。

杜鹃属 (*Rhododendron*)

常绿或落叶灌木。花冠漏斗形、辐状、钟形或筒形, 常稍两侧对称; 雄蕊与花冠裂片同数或为其倍数; 子房上位, 蒴果室间开裂。该属约 800 种, 主产于北半球寒、温带

或热带高山地区；我国约 600 种，广布，以西南最多。本属植物大多有较高观赏价值，为我国闻名世界的三大名花之一（另两种为报春花和龙胆花）多数还处于野生状态。杜鹃（*R. simsii* Planch.），花鲜红或深红，为酸性土指示植物；早春开花，为优良观赏花木（图 12-63）。花、叶入药。满山红（*R. mariesii* Hemsl. et Wils.），花淡紫色。羊躑躅 [闹羊花，*R. molle* (Bl.) G. Don.]，花黄色；叶及花有毒，可入药做麻醉剂，也可做农药。

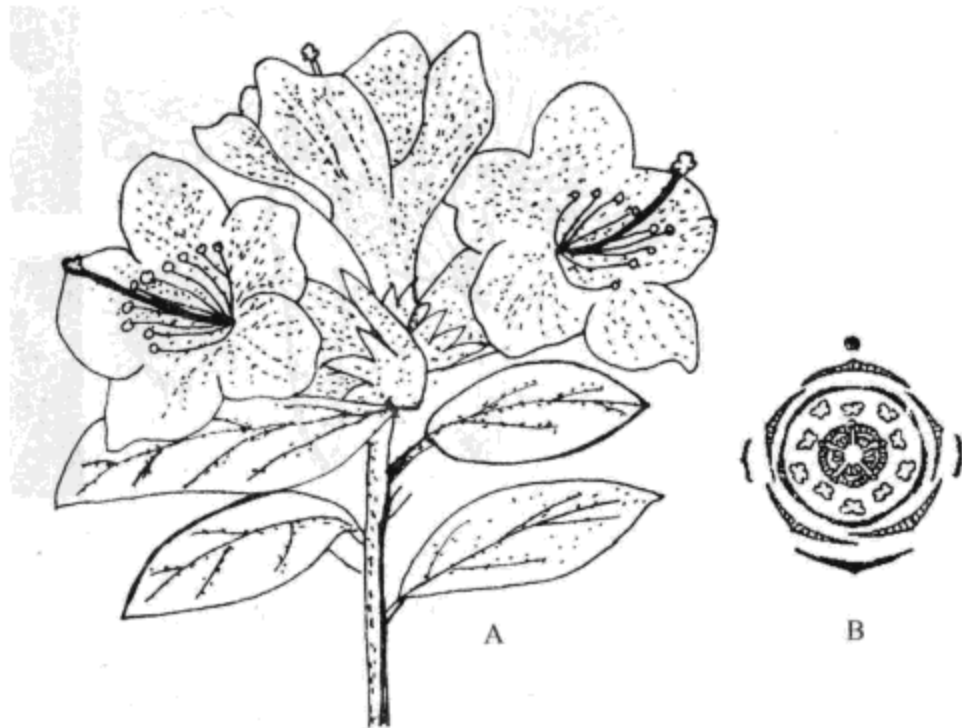


图 12-63 杜鹃
A. 花枝 B. 花图式

本科的马醉木（*Pieris polita* W. W. Sm. et J. E. Jeff.）和毛果南烛 [*Lyonia ovalifolia* var. *hebecarpa* (Franch. ex Forb. et Hemsl.) Chun.]，为江南山坡常见种，根、叶药用。观赏用的植物还有吊钟花（*Enkianthus quinqueflorus* Lour.），冬春之交开花，温室有栽培。轮生叶欧石楠（*Erica tetralix* L.），原产于西北欧，花红色极美观，栽培供观赏。鹿蹄草（*Pyrola calliantha* H. Andres），常绿草本，生林下，全草入药。水晶兰（*Monotropa uniflora* L.），腐生草本，全体白色，生于林下。

（十九）玄参目（Scrophulariales）

木本或草本，叶对生，轮生或互生，单叶或复叶；花辐射对称或两侧对称，常为唇形花冠；雄蕊 4 或 2，偶 5；子房上位，2 或 1 室，稀 5 室，胚珠 2 至多数（稀 1）；常蒴果，或为浆果、核果。

本目包括木犀科（Oleaceae）、玄参科（Scrophulariaceae）、苦苣苔科（Gesneriaceae）、爵床科（Acanthaceae）、紫葳科（Bignoniaceae）、胡麻科（Pedaliaceae）等 12 科。

I. 木犀科（Oleaceae）* ♂ $K_{(4)}$ 稀 $(3-10)$ $C_{(4)}$ 稀 $(5-9)$ A_2 稀 $3-5$ $\underline{G}_{(2;2)}$

主要特征：木本，叶常对生，无托叶；花两性、常合瓣、整齐、4 基数；冠生雄蕊 2；心皮 2，子房上位，2 室，每室 2 胚珠；常为核果、蒴果或翅果。

本科约 28 属, 400 种, 广布温带和热带地区。我国有 11 属, 150 种, 南北各省均有分布。本科植物具有很大的经济和应用价值, 有许多观赏、药用、油料植物和材用树种。

1) 木犀属 (*Osmanthus*)

常绿乔木或灌木, 单叶, 全缘或有锯齿; 花两性或单性, 簇生叶腋, 或呈顶生或腋生的总状花序; 核果, 内果皮坚硬, 种子常 1。本属 40 余种, 分布于亚洲东南部及北美洲。我国 27 种, 主产于长江以南各省区, 西南最多。中国是木犀属植物的分布中心, 该属有 85% 的种类分布在我国。2004 年, 向其柏教授获得国际木犀属品种登录权, 表明我国的木犀属研究已经处于世界领先地位。本属著名植物桂花 (*O. fragrans* Lour.), 灌木或乔木, 叶革质, 椭圆形至椭圆状披针形; 花极芳香, 簇生叶腋, 花梗纤细; 果椭圆形, 熟时紫黑色, 俗称桂子。原产于我国西南和中部, 现广泛栽种于长江流域及以南地区, 是我国特产的观赏花木和芳香树; 花可做食品香料 (图 12-64)。

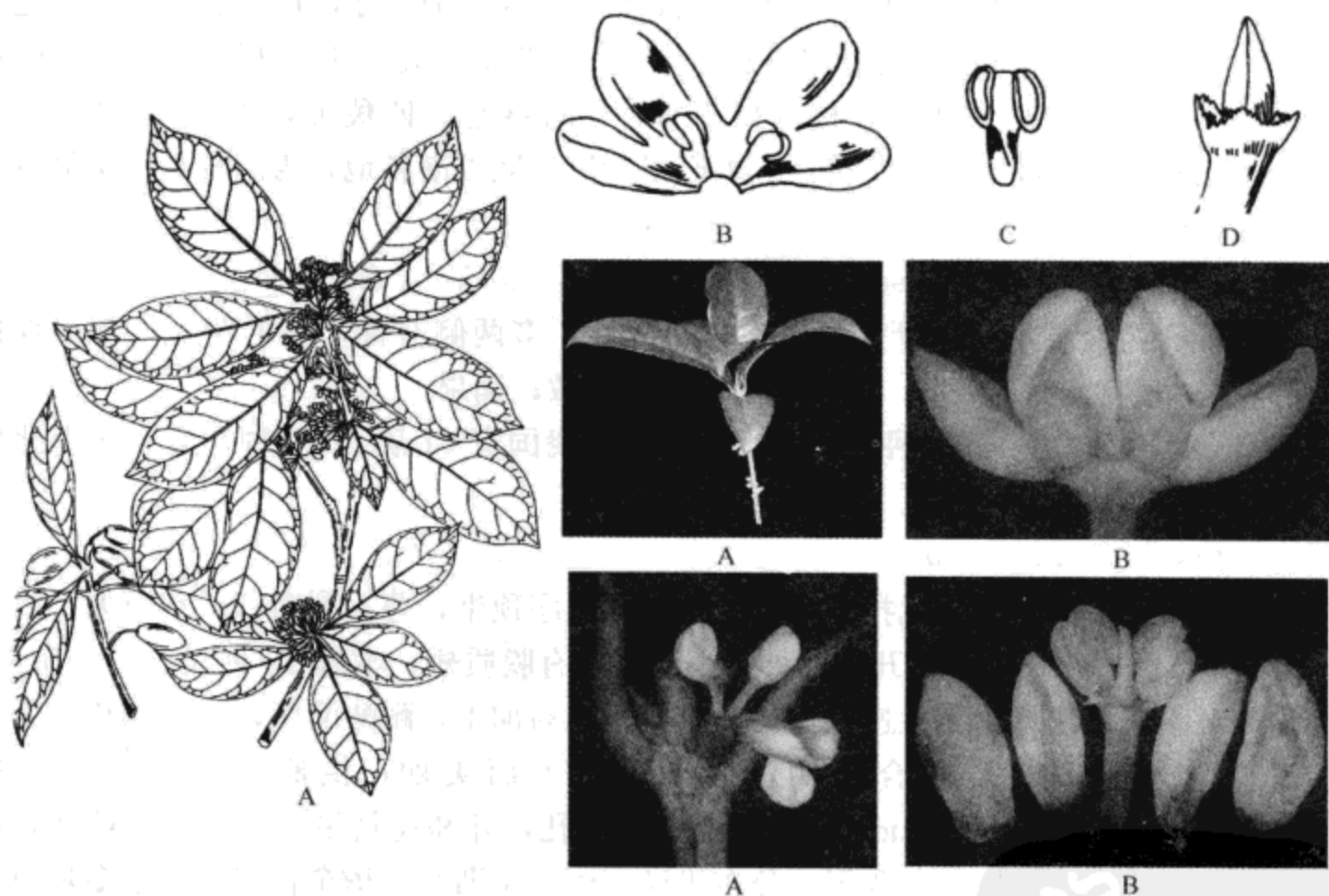


图 12-64 桂花

A. 具花枝条 B. 花解剖 C. 雄蕊 D. 雌蕊

2) 梣属 (白蜡树属) (*Fraxinus*)

落叶乔木, 奇数羽状复叶对生, 罕单叶; 花两性、杂性或单性, 小形, 多为圆锥花序; 花萼小, 4 裂或缺, 花冠 4 (稀 2~6), 离瓣, 罕基部结合或缺花冠; 雄蕊生于花冠裂片基部, 花丝外露或内藏; 翅果, 种子 1, 有胚乳。梣 (白蜡树) (*F. chinensis* Roxb.) 小叶 5~9 片, 无毛; 圆锥花序, 无花冠; 翅果倒披针形。我国特产, 分布几遍全国, 因枝叶繁茂、根系发达、速生耐湿, 是护堤、固沙及城市绿化的良好树种; 枝叶放养白蜡虫, 树皮作中药“秦皮”。

3) 女贞属 (*Ligustrum*)

灌木或乔木；花两性，白色，圆锥花序顶生；浆果，内果皮膜质，稀核果状，背室开裂；种子1~4枚，有胚乳。本属有45种，分布于亚洲东南部和欧洲。我国29种，主产于南部和西南部。多为绿化树，有些可放养白蜡虫；其根、树皮、叶、果供药用。女贞，常绿，全枝无毛。叶革质，无毛；果长圆形，微弯，熟时蓝果色。长江以南各省和甘肃南部栽培和野生，为常见庭院及行道观赏树种；果称“女贞子”，补肾养肝，明目；枝叶可放养白蜡虫。

4) 素馨属 (*Jasminum*)

直立或攀缘状灌木，三出复叶或羽状复叶，稀单叶；花两性，聚伞或伞房花序，稀单生；花萼钟形，顶端4~10裂，花冠高脚蝶状；雄蕊2，花丝极短，内藏；浆果，常2裂。本属300种，分布于东半球的温带至热带地区，我国46种，产于西南部至东部，多为观赏植物。茉莉花 [*J. sambac* (L.) Ait.]，常绿，单叶，背面脉腋有黄色簇毛；聚伞花序顶生，通常3朵，白色，芳香，花后常不结实。原产于印度，我国南方各地栽培供观赏。花极香，可提制香精或制作茉莉花茶；花、叶、根入药。迎春花 (*J. nudiflorum* Lindl.)，落叶，枝弯拱下垂，幼枝绿色，四棱形，无毛；三出复叶，对生，近无柄；花先叶开放，淡黄色。主产于黄河流域以南各地，为园林绿化常见观赏植物，叶和枝入药。

II. 玄参科 (Scrophulariaceae) \uparrow 稀 * $\text{K}_{4-5, (4-5)}$ $\text{C}_{(4-5)}$ $\text{A}_{4, \text{稀} 2, 5}$ $\text{G}_{(2, 2)}$

主要特征：常草本，单叶，常对生；花两性，多两侧对称，唇形花冠，常二强雄蕊；心皮2，子房上位，2室，中轴胎座，胚珠多数；蒴果。

本科220余属，约4500种，广布世界各地。我国有61属，680种，分布于南北各地，主产于西南。

1) 泡桐属 (*Paulownia*)

落叶乔木，叶具长柄，无托叶；圆锥状聚伞花序顶生，萼5裂宿存，花冠大，筒部长，微弯，5裂；蒴果，室背开裂；种子小而多，有膜质翅。本属12种，分布于东亚，我国均产。本属植物均为阳性速生树种，木材轻且易加工，耐酸耐腐，防湿隔热，为家具、航空模型、乐器及胶合板等的良材；花大而美丽，供庭院观赏。毛泡桐 [*P. tomentosa* (Thunb.) Steud.]，枝条有明显皮孔，叶和花具星状毛；萼浅钟状，花冠淡紫色，稍2唇形。原产于我国，分布于辽宁以南至湖北、华东各省，各地多栽植为行道树及庭院树 (图12-65)。

2) 地黄属 (*Rehmannia*)

草本，被黏毛，叶互生，缘具粗齿；萼钟形、5裂；花冠二唇形，芽时下唇包裹上唇；蒴果，藏于宿萼内。本属8种，我国全产。地黄 [*R. glutinosa* (Gaertn.) Libosch.]，多年生草本，全株有白长毛和腺毛。根状茎肉质、黄色；茎上常无叶，顶生总状花序；蒴果2裂，种子多数。本种分布于东北、西北、华北至华东，常见于路边荒地。含地黄素 (rehmannin)、甘露醇和葡萄糖；其根茎入药，可清热凉血，有补血、强壮作用。



图 12-65 毛泡桐

A. 叶 B. 花序 C. 展开的花冠(冠生雄蕊) D. 花萼和雌蕊 E. 果实
F. 种子 G. 毛蕊花属花图式 H. 婆婆纳属花图式

3) 玄参属 (*Scrophularia*)

草本，叶常有透明腺点；花冠球形或卵形，能育雄蕊 4，退化雄蕊 1，位于后方。本属约 120 种，主产于北温带，我国约 32 种。最著名的是玄参 (*S. ningpoensis* Hemsl.)，茎四棱形，顶生圆锥花序；花冠紫褐色，上唇明显长于下唇。主产于浙江，分布于陕西和河北以南各省区，我国广泛栽培，为著名药用植物。块根含生物碱、左旋天门冬等。

4) 婆婆纳属 (*Veronica*)

草本，叶多对生；顶生或腋生总状花序或穗状花序；花冠筒短，雄蕊 2，突出；蒴果，室背开裂。本属有 250 种，我国有约 53 种，分布南北各省。细叶婆婆纳 (*V. linariifolia* Pall. ex Link)，多年生草本，茎直立，方形。夏秋间开蓝紫色花，花柱宿存。我国南北各省普遍分布；全草药用。水苦葵 (*V. undulata* Wall.) 多年生水生或沼生草本，具根状茎，花序腋生。广泛分布全国各地，有虫瘿的全草可入药。

本科植物常含生物碱，多供药用。除上述种类外，毛地黄 (*Digitalis purpurea* L.) 和原产于欧洲、现广为栽培的毛花毛地黄 (*D. lanata* Ehrh) 的叶均含毛地黄素 (digitaline)，为强心要药；阴行草 (*Siphonostegia chinensis* Benth.)，全草含挥发油，清热利湿，凉血止血，祛瘀止痛。本科做观赏用的种类有原产于欧洲的金鱼草、原产于美洲的蒲包花 (*Calceolaria crenatiflora* Cav.)、爆仗竹 (*Russelia equisetiformis* Schlecht et Cham.) 等，均为庭院栽培。此外，原产于我国的美丽桐 [*Wightia speciosissima* (D. Don) Merr.]，可作为庭院观赏植物或行道树。

(二十) 茄目 (Solanales)

草本或木本，单叶，稀复叶，互生，稀对生；花两性，辐射对称，稀两侧对称，常由五基数4轮构成；花冠管状或漏斗状，裂片旋转或覆瓦状排列；花盘存在，雄蕊5，着生于花冠筒上；子房上位，胚珠多数或1~2枚。

本目包括茄科 (Solanaceae)、旋花科 (Convolvulaceae)、菟丝子科 (Cuscutaceae) 等8科。

茄科 (Solanaceae) * ♂ $K_{(5)} C_{(5)} A_5 \underline{G}_{(2+2)}$

主要特征：常草本，单叶互生，无托叶；花两性合瓣、整齐、五基数；花萼宿存、花后增大；雄蕊与花冠裂片互生，花药常孔裂；上位子房2室，胎座偏斜；胚珠多数，浆果或蒴果。

本科约80属，3000余种，广布于温带及热带地区，美洲热带种类最多。我国有24属，约115种。

1) 烟草属 (*Nicotiana*)

烟草，高大草本，全体被腺毛；圆锥状聚伞花序顶生。原产于南美，现全世界温带和热带广泛栽培。叶为卷烟和烟丝的原料；全株含尼古丁 (nicotine)，有剧毒，可做农药杀虫剂，可入药 (图 12-66)。



图 12-66 烟草

A. 叶及花枝 B. 花的纵切 C. 花萼及蒴果 D. 蒴果的解剖 E. 种子 F. 种子纵切示胚
G. 曼陀罗属花图式 H. 天仙子属花图式

2) 茄属 (*Solanum*)

草本、灌木或小乔木。单叶，偶复叶；花冠常钟状，花药侧面靠合，孔裂；浆果。全世界约2000种，我国39种。茄 (*S. melongena* L.)，全株被星状毛，叶卵形至矩圆状卵形，叶缘波状，花单生 (图 12-67)。本种为栽培种，花色、果形和颜色均有极大变异。浆果食用，根茎入药。马铃薯，又名洋芋、土豆，草本，奇数羽状复叶，小叶大小相似。原产于热带美洲，广为栽培，块茎供食用或提取淀粉。龙葵 (*S. nigrum* L.)，一年生草本，植株粗壮多分枝，花4~10朵组成短蝎尾状花序，生于节间，浆果黑色，

全世界广布，全草入药，可抗癌。



图 12-67 茄

A. 植株一部分 B. 花纵切 C. 展开的花冠与冠生雄蕊 D. 果实

3) 辣椒属 (*Capsicum*)

辣椒 (*C. annuum* L.), 花单生; 花萼杯状, 具不明显 5 齿; 果梗粗壮, 常俯垂; 浆果无汁, 有空腔, 果皮肉质, 味辣。原产于南美, 我国已有数百年栽培历史, 为重要的蔬菜和调味品。根据果实生长状态、形态和辣味的程度等, 可以划分为若干变种, 如供蔬菜食用的菜椒 [*C. annuum* L. var. *grossum* (L.) Sendt.], 供盆景观赏用的朝天椒 [*C. annuum* L. var. *conoides* (Mill.) Irish] 等。

4) 番茄属 (*Lycopersicon*)

番茄 (*L. esculentum* Mill.), 全株被黏质腺毛。叶为羽状复叶或羽状分裂。圆锥式聚伞花序节间生; 花药顶端渐狭长、聚成圆锥状, 纵裂; 浆果。原产于南美, 现世界广泛栽培, 果实为盛夏蔬菜和水果。

本科植物许多种类含生物碱及其他成分, 可供药用。除上述之外, 还有颠茄 (*Atropa belladonna* L.) 含阿托品 (atropine)、颠茄碱 (belladonin) 等, 叶为镇痛、镇痉药; 根治盗汗, 并有散瞳功效。酸浆 (*Physalis alkekengi* L.)、白英 (*Solanum lyratum* Thunb.) 也可供药用。此外, 还有许多观赏植物如夜香树 (*Cestrum nocturnum* L.)、碧冬茄 (*Petunia hybrida* Vilm.)、瓶子花 (*Cestrum fasciculatum* var. *newellii* Bailey) 等。

(二十一) 唇形目 (Lamiales)

草本或木本、茎常方形; 叶对生、互生或轮生; 花两性, 稀单性, 两侧对称, 二唇形或否; 雄蕊 4 或 2 或与花冠裂片同数; 子房常由 2 心皮组成, 深裂或否, 花柱顶生或生于子房底部; 核果, 或分成 4 个小坚果。

本目包括紫草科 (Boraginaceae), 马鞭草科 (Verbenaceae) 和唇形科 (Lamiaceae, Labiatae) 等 4 科。

唇形科 (Lamiaceae) $\uparrow \text{♀ } K_{(5)} C_{(4-5)} A_{4,2} \underline{G}_{(2+4)}$

主要特征: 草本, 植株常含芳香油, 方茎、叶对生, 无托叶; 轮伞花序, 唇形花冠, 花萼宿存; 二强雄蕊, 子房上位, 花柱基生, 小坚果 4 枚。

本科 220 属，3500 种是世界性的大科，近代分布中心为地中海和小亚细亚，是当地干旱地区植被的主要成分。我国约 98 属，800 种，分布广泛（图 12-68）。

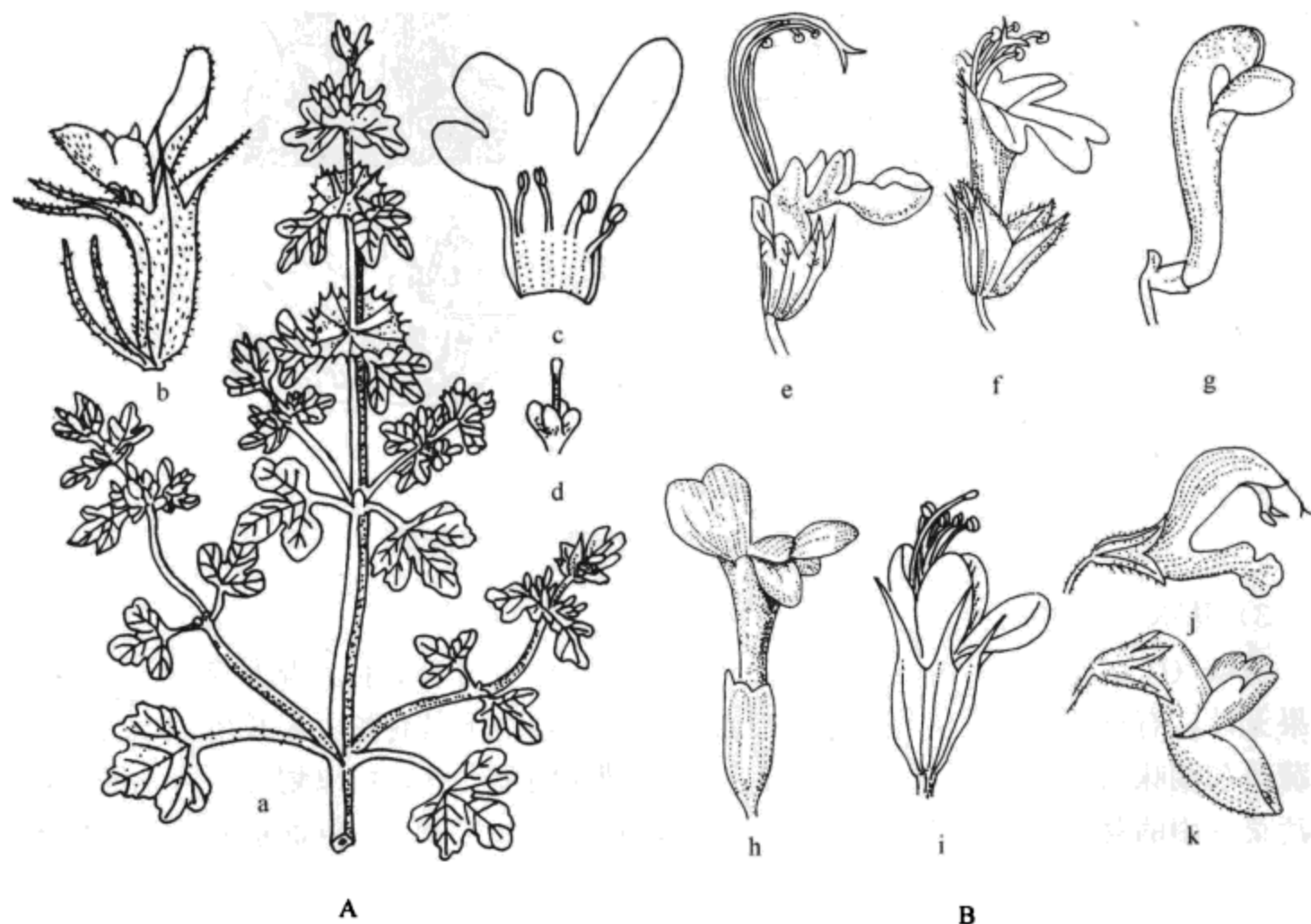


图 12-68 唇形科植物的茎、叶和花

A. 夏至草 (a. 花果枝 b. 花 c. 展开的花冠与冠生雄蕊 d. 雌蕊) B. 几种植物的华北类型 (e. 香科科属 f. 夏枯草属 g. 黄芩属 h. 薰衣草属 i. 薄荷属 j. 鼠尾草属 k. 香茶菜属)

1) 筋骨草属 (*Ajuga*)

花冠假单唇形，子房浅 4 裂或几裂至中部。小坚果倒卵形，有皱纹。紫背金盘 (*A. nipponensis* Makino)，一年生或二年生草本，茎常直立，从基部分枝，花时无基生叶，全体被疏柔毛。全草入药，清热解毒、凉血降压。

2) 藿香属 (*Agastache*)

草本，叶常卵形，萼具 15 脉，内无毛环；花冠上唇直立，2 裂，下唇 3 裂，开展，中裂片特大。9 种，我国仅藿香 [*A. rugosus* (Fisch. et Mey.) K. Wntze] 1 种，叶心状卵形至长圆状披针形，缘有粗齿。各地广泛栽培。茎叶含挥发油，主要成分为甲基胡椒酚、茴香醛等；全草入药，能健胃、化湿、止呕、清暑热等。

3) 夏枯草属 (*Prunella*)

花萼有极不相等的齿，2 唇，果期下唇向上唇斜伸；花冠上唇盔状；后两枚雄蕊短于前两枚雄蕊。夏枯草 (*P. vulgaris* L.)，全株具白色粗毛。轮伞花序呈紧密的顶生穗状花序。广布欧、亚和美等洲，我国南北均有分布。全草入药，清肝明目、消肿散结。

4) 益母草属 (*Leonurus*)

花萼漏斗状，5 脉，萼齿近等大，内无毛环或具斜向或近水平的毛环。益母草

[*L. artemisia* (Lour.) SY Hu], 叶两型, 基生叶心状卵形, 茎生叶数回羽裂; 花冠上层全缘、下唇3; 小坚果长圆状三棱形。分布全国各地。全草入药, 为妇科药, 能活血调经。小坚果称“茺蔚子”, 有利尿、明目作用。

唇形科植物几乎都含芳香油, 可提取香精, 如薄荷(图14-50)、留兰香(*M. spicata* L.)、罗勒(*Ocimum basilicum* L.)以及百里香属(*Thymus*)、薰衣草属(*Lavandula*)、迷迭香属(*Rosmarinus*)等。紫苏[*Perilla frutescens* (L.) Britton]的小坚果为著名的油料作物之一。药用种类众多, 有160余种, 常见的有裂叶荆芥[*Schizonepeta tenuifolia* (Benth.) Briq.]、活血丹[*Glechoma longituba* (Nakai) Kupr.]等。此外, 五彩苏[*Coleus scutellarioides* (L.) Benth.]、一串红(*Salvia splendens* Ker-Gawl.)常栽培供观赏。草石蚕(*Stachys sieboldii* Miq.)根状茎串珠状, 酱渍后食用。

(二十二) 菊目 (Asterales)

本目仅菊科 (Asteraceae, Compositae) 一科。

菊科 (Asteraceae) * $\uparrow \downarrow K_{0-\infty} C_{(5)} A_{(5)} \overline{G}_{(2+1,1)}$

主要特征: 常草本, 叶互生; 头状花序, 有总苞, 合瓣花冠 (舌状、筒状); 聚药雄蕊, 子房下位, 2心皮1室, 1胚珠, 连萼瘦果, 常有冠毛。

本科约1000属, 25 000~30 000种, 广布全世界, 主产于北温带, 热带较少; 我国约230属, 2300多种, 广布全国。本科植物为被子植物中最大的一科, 也是最为进化的科之一。经济价值较大, 有不少的油料作物、药用植物、蔬菜和观赏植物, 也有许多田间常见杂草。

根据头状花序花冠类型的不同、乳汁的有无, 菊科可分为管状花亚科和舌状花亚科。

I. 筒状花亚科 (Tubuliflorae)

植物体无乳汁。头状花序全为筒状花, 或边缘花假舌状、漏斗状, 而盘花为筒状花。

筒状花亚科包括菊科的绝大数种、属, 12族, 我国有11族。常见的属有:

1) 向日葵属 (*Helianthus*)

一年生或多年生草本, 体内有树脂道; 下部叶常对生, 上部叶互生; 头状花序单生或集成伞房状, 总苞片数轮, 外轮叶状, 缘花假舌状, 中性不孕; 盘花筒状, 两性能结实; 瘦果稍压扁。约100种, 主产于北美洲, 我国引种4~5种。向日葵种子含油50%, 可榨油食用, 种仁可生食或炒食, 有些品种可栽培供观赏(图12-69)。菊芋, 又名洋姜, 其块茎富含淀粉和菊糖, 常做蔬菜, 或酿酒, 或提取淀粉。

2) 菊属 (*Dendranthema*)

多年生草本, 有香气; 头状花序大, 单生枝顶或伞房状排列; 盘花筒状两性, 缘花假舌状雌性; 瘦果具多数纵肋, 无冠毛。本属约200种, 我国有50种。菊花[*D. morifolium* (Ramat.) Tzvel.], 为原产于我国的著名观赏植物, 栽培品种甚多, 花色、叶形变化很大, 有的全为舌状花, 分布全国。野菊(*D. indicum*)可药用, 能清热解毒、治感冒。

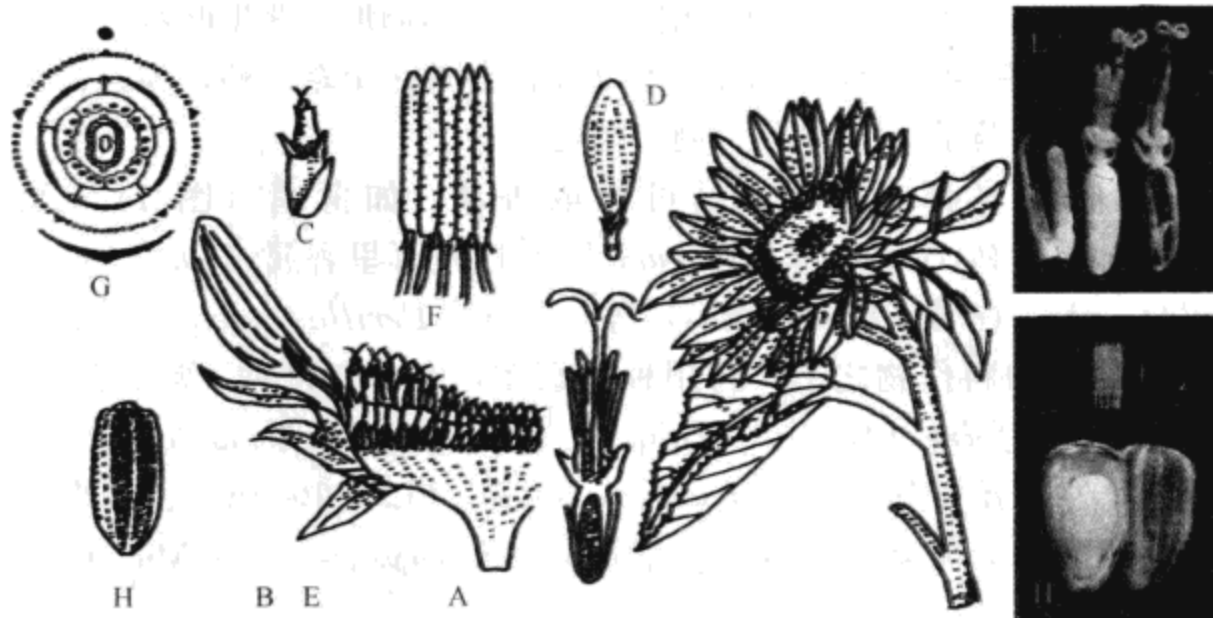


图 12-69 向日葵

A. 花序 B. 花序部分纵切 C. 管状花 D. 舌状花 E. 管状花的纵切 F. 聚药雄蕊
G. 管状花的花图式 H. 瘦果

3) 艾属 (*Artemisia*)

头状花序小，下垂，常集成圆锥状或总状；花全为筒状花；瘦果小，无冠毛。本属 400 种，主产于北半球温带，我国有 200 余种。黄花蒿 (*A. annua* L.)，又名青蒿，全株含青蒿素，抗疟疾首选药，还可以作嫁接菊花的砧木。艾蒿 (*A. argyi* Levl. et Vant.)，常见栽培，茎叶可提取芳香性艾油，全草药用。本属常见的植物还有：野艾蒿 (*A. lavandulaefolia* DC.)、茵陈蒿 (*A. capillaries* Thunb.)、牡蒿 (*A. japonica* Thunb.)、奇蒿 (*A. anomala* S. Moore) 等皆为常见杂草，可入药。

本亚科还有许多经济植物。药用植物有：雪莲花 (*Saussurea involucrata* Kar. et Kir.)，头状花序全为管状花，分布于新疆天山，国家三级保护植物。此外，可做药用的还有红花 (*Carthamus tinctorius* L.)、白术 (*Atractylodes macrocephala* Koidz.)、千里光 (*Senecio scandens* Buch Ham. ex D. Don)、东风菜 [*Doellingeria scaber* (Thunb.) Nees]、一枝黄花 (*Solidago decurens* Lour.)、牛蒡 (*Arctium lappa* L.) 等；除虫菊 (*Pyrethrum cinerarii folium* Trev.) 是著名的杀虫植物，头状花序中含除虫菊素和灰菊素等杀虫成分，为制作农业杀虫剂和蚊香的重要原料。大蓟 (*Cirsium japonicum* DC.) 分布全国，全草供药用或做饲料。常见的栽培观赏植物有：大丽花 (*Dahlia pinnata* Cav.)、百日菊 (*Zinnia elegans* Jacq.)、金盏菊 (*Calendula officinalis* L.)、雏菊 (*Bellis perennis* L.)、翠菊 (*Callistephus chinensis* Nees)、万寿菊 (*Tagetes erecta* L.)、孔雀草 (*T. patula* L.) 和瓜叶菊 (*Senecio cruentus* Dc.) 等。本亚科还有许多外来恶性杂草，诸如紫茎泽兰 (*Eupatorium adenophorum* Spreng.)、飞机草 (*E. odoratum* L.)、豚草、加拿大一枝黄花 (*Solidago canadensis* L.) (图 12-70)、微甘菊 (*Mikania micrantha* Kunth)、一年蓬 [*Erigeron annuus* (L.) Pers.]、加拿大飞蓬 (*E. canadensis* L.)、香丝草 [*Conyza bonariensis* (L.) Cronq.] 等。此外，泥胡菜 (*Hemistepta lyrata* Bunge.)、刺儿菜 [*Cirsium setosum* (Willd.) MB.] 和醴肠 (*Eclipta prostrata* L.) 等，都是常见的田间杂草，有的还是病虫害的中间寄主等。

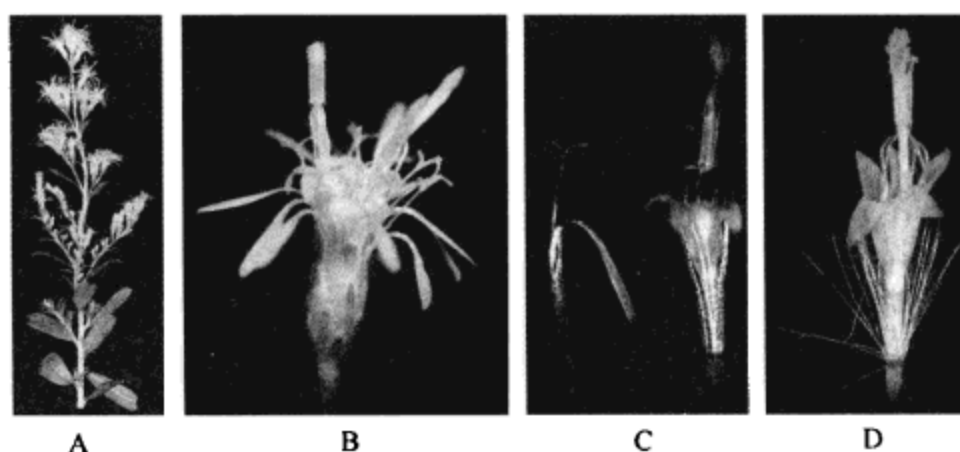


图 12-70 加拿大一枝黄花

A. 花枝 B. 头状花序 C. 假舌状花 (左) 与筒状花 D. 筒状花

II. 舌状花亚科 (Liguliflorae)

植物体常具乳汁，无香气。头状花序全为舌状花，花小两性。

本亚科仅莴苣族一族，34 属。

1) 莴苣属 (*Lactuca*)

一至多年生草本，叶全缘或羽状分裂；瘦果扁平，具长喙，冠毛多而细，基部连成环。该属有 70 余种，我国产 40 种。莴苣 (*L. sativa* L.)，原产地中海沿岸，现各地普遍栽培做蔬菜。品种较多，如莴笋 (*L. sativa* var. *angustata* Irish. ex Bremer)，茎发达可食用；生菜 (*L. sativa* var. *romana* Hort.)，叶狭长不卷心，以叶做蔬菜。

2) 蒲公英属 (*Taraxacum*)

多年生草本，叶基生成莲座状；头状花序单生花葶顶端，黄色；瘦果纺锤形，有棱，先端延长成喙，冠毛多。该属约 60 种，我国有 40 种。常见的如蒲公英 (*T. mongolicum* Hand. -Mazz.) (图 12-71)，为全国广布的杂草，是棉红蜘蛛、棉铃虫等的中间寄主，也可入药。



图 12-71 蒲公英头状花序和舌状花冠

本亚科大多为杂草，除上述外，还有苦苣菜 (*Sonchus oleraceus* L.)、黄鹌菜 [*Youngia japonica* (L.) DC.] 等。

(二十三) 其他重要的植物介绍

1) 莲 (*Nelumbo nucifera* Gaertn.)

莲科 (Nelumbonaceae) 水生草本植物。有乳汁，根状茎粗大；叶盾形，常高出水面；花大，单生，花柄高于叶柄；花被多数，螺旋状排列，雄蕊多数螺旋排列，早落；花药狭窄，药隔延伸，花粉3沟；心皮多数，花托海绵状，顶端开孔，聚合果，种皮海绵状。主产于亚洲和大洋洲，常栽培，根状茎食用，花供观赏 (图 12-72)。



图 12-72 莲

A. 叶 B. 花 C. 莲蓬 D. 种子 E. 雄蕊 F. 藕茎

2) 牡丹 (*Paeonia suffruticosa* Andr.)

芍药科 (Paeoniaceae) 落叶小灌木，叶为2回3出复叶至2回羽状复叶，花单朵顶生，大，直径10~20厘米，萼片5，绿色；花瓣5或重瓣，白色、淡红色至深红色；心皮5，密生柔毛；蓇葖果卵形或卵圆形，密生黄褐色毛，花期4月，果期6月。花供观赏，是著名的观赏植物。

3) 杜仲 (*Eucommia ulmoides* Oliv.)

为杜仲目 (Eucommiales) 单科、单属、单种植物。落叶乔木，单叶互生，无托叶；枝具片状髓心，叶和树皮折断后有白色胶丝；雌雄异株，无花被。雄花簇生，具柄，花丝极短；雌花具短柄，子房为两个心皮合生，1室，具2个倒生胚珠；坚果具翅，种子具胚乳 (图 12-73)。



图 12-73 杜仲

A. 花枝 B. 果枝 C. 雄花及苞片 D. 雌花及苞片 E. 种子

特产于我国中部及以南各省，树皮入药具补肝肾、强筋骨和降血压等作用，树皮中的硬橡胶为重要的工业原料。为国家二级重点保护植物。

4) 桑 (*Morus alba* L.)

荨麻目 (Urticales) 桑科 (Moraceae) 落叶乔木，具有乳汁；单叶互生，托叶早落；花单性异株，成柔荑花序；雄花萼片 4，雄蕊 4，中间具有退化雌蕊；雌花萼片 4，子房上位，由 2 个心皮合生形成，1 室 1 胚珠；瘦果包于肉质化的萼片内，形成聚花果，俗称桑葚 (图 12-74)。原产于我国，各地栽培。桑叶饲蚕，桑葚、根内皮 (称桑白皮)、桑叶和桑枝均药用，茎皮纤维可造纸，桑葚可食，木材坚硬，可作家具。

5) 珙桐 (*Davidia involucrata* Baill.)

珙桐科 (Davidiaceae)，落叶大乔木。叶互生、纸质、宽卵形，边缘有尖锯齿；花杂性，由多数雄花和一朵两性花组成顶生头状花序；花形似鸽子展翅，白色的苞片似鸽翅，暗红色的头状花序如鸽头，绿黄色的柱头像鸽喙，盛花时犹如满树群鸽栖息，被世界上誉称为“中国鸽子树”；核果肉质，椭圆形或矩状卵形，表面紫色，有黄褐色小斑点。珙桐是我国特有植物，为第三纪古热带植物区系的孑遗种，在研究古植物区系和系统发育等方面都有重要的科学价值，被列为国家一级重点保护植物。现世界广为引种栽培，为著名观赏植物 (图 12-75)。

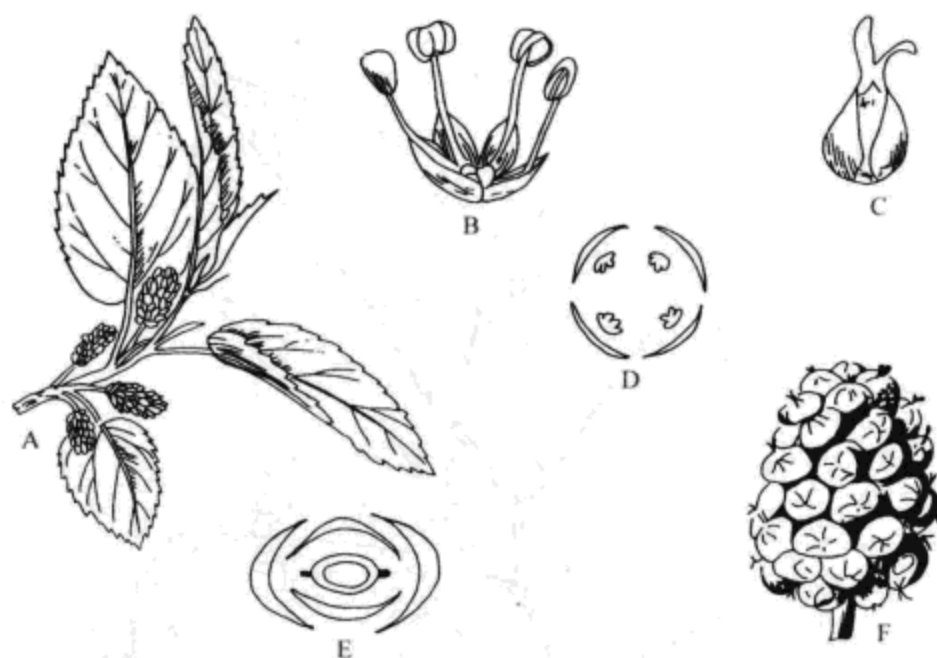


图 12-74 桑

A. 花枝 B. 雄花 C. 雌花 D. 雄花花图式 E. 雌花花图式 F. 聚花果 (桑葚)

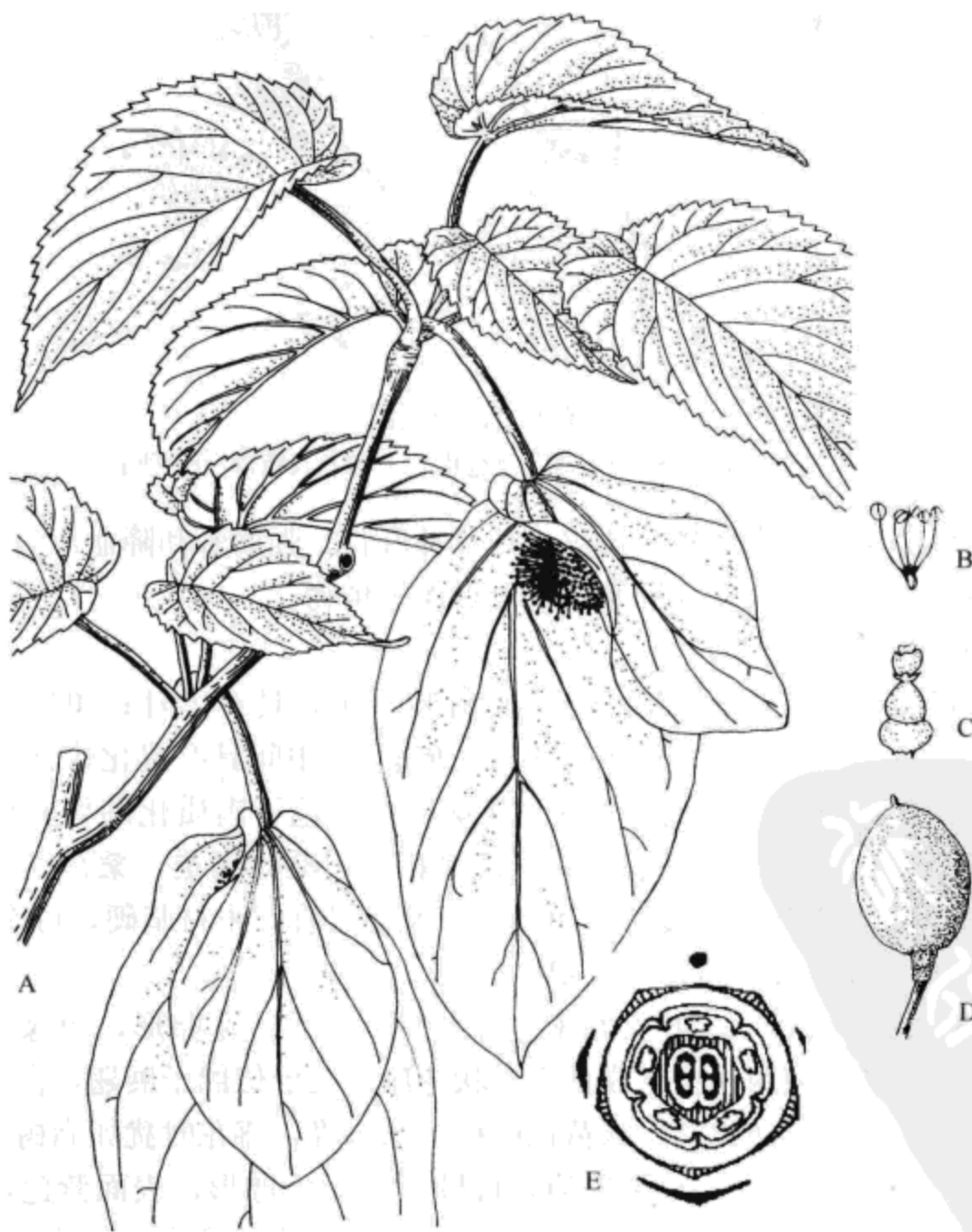


图 12-75 珙桐

A. 花枝 B. 雄花 C. 雌花 D. 果实 E. 花图式

6) 葡萄 (*Vitis vinifera* L.)

葡萄科 (Vitaceae), 落叶木质藤本, 具茎卷须, 茎皮呈片状剥落; 髓褐色。叶掌状缺裂, 基部心形, 花瓣合生成帽状, 花时脱落, 圆锥花序, 浆果。广为栽培, 果可生食, 或制葡萄干, 或酿酒, 根、藤可药用 (图 12-76)。

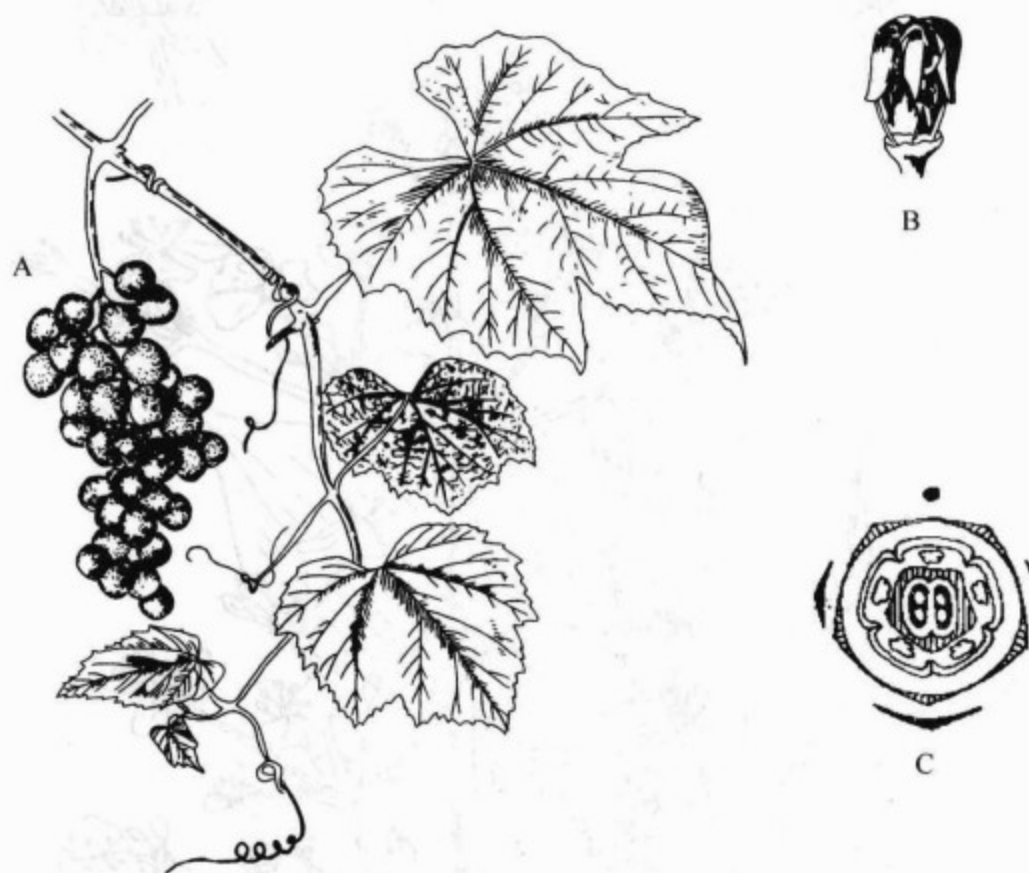


图 12-76 葡萄

A. 果枝 B. 花 C. 花图式

二、单子叶植物纲 (Monocotyledoneae)

(一) 泽泻目 (Alismatales)

水生或沼生草本植物。叶互生, 常密集于根状茎或匍匐茎的近顶端而呈基生状, 通常基部扩大和具鞘; 花序聚伞状伞形、总状或圆锥花序, 有时单生; 花整齐、3 基数 (少数), 两性或单性; 花被 6, 2 轮, 外轮花萼状, 内轮花瓣状; 雌蕊 3~20 离生 (或基部合生), 排成 1 轮或螺旋状排列。

本目包括花蔺科 (Butomaceae)、泽泻科 (Alismataceae) 等 3 科。

泽泻科 (Alismataceae) *♂, ♀, ♂ $P_{3+3} A_{\infty \sim 6} \underline{G}_{\infty \sim 6}$

主要特征: 水生或沼生草本, 叶有长柄, 基生, 具叶鞘; 花两性或单性, 花被显著, 有花萼与花冠之分, 花萼宿存; 心皮多数离生, 螺旋排列于凸起花托上; 聚合瘦果; 种子无胚乳。

泽泻 [*Alisma orientale* (Sam.) Juzepcz.], 多年生沼生草本, 叶长椭圆形至广卵形, 先端短尖, 基部楔形或心形; 花两性, 雄蕊 6。我国各地均有分布。球茎供药用, 有清热、利尿、渗湿之效; 茎叶可作饲料 (图 12-77)。慈姑, 多年生草本, 有纤维匍匐枝, 枝端膨大成球茎 (通称慈姑)。水上叶箭形, 具长柄, 沉水叶狭带形; 花单性, 总

状花序，下部为雌花，上部为雄花；雄蕊和心皮均多数。南方各省多栽培。球茎食用，或制淀粉，药用时为滋补强壮剂和止血药（图 12-78）。



图 12-77 泽泻

A. 植株 B. 花 C. 花图式 D. 果

（二）槟榔（棕榈）目（Arecales）

本目仅棕榈科（Arecaceae）一科，形态特征同科。

棕榈科（Arecaceae）♂：* $P_{3+3}A_{3+3}$ ；♀：* $P_{3+3}\underline{G}_{3,(3)}$ ；* ♀ $K_3C_3A_{3+3}\underline{G}_{3,(3)}$

主要特征：木本，树干不分枝，常具皮刺；叶常绿，大型，簇生茎顶，叶柄基部膨大成纤维状鞘；圆锥状肉穗花序，多分枝；佛焰苞 1 至数片；花小，淡绿色，两性或单性；浆果、核果或坚果；种子具丰富胚乳。

本科约 200 属，3000 余种，分布于热带和亚热带，以热带美洲和热带亚洲为分布中心。我国有 28 属（包括栽培），约 100 余种，主要分布于南部至东南部各省。本科多



图 12-78 慈姑

A. 球茎 B. 叶 C. 花枝 D. 花 E. 花图式 F. 果实

为重要纤维、油料、淀粉及观赏植物。

1) 棕榈属 (*Trachycarpus*)

常绿乔木，叶掌状分裂，裂片多数顶端浅2裂；花常单性，异株，多分枝的肉穗状或圆锥状花序，佛焰苞显著；果实肾形或球形。棕榈 [*T. fortunei* (Hook.) H. Wendl.]，分布于长江以南各省区，现广泛栽培供观赏。树干可作支柱和小器具原料，叶鞘纤维可制绳索、地毯、床垫，嫩叶可制扇、帽等，果实（棕榈子）及叶鞘纤维（陈棕）可供药用（图 12-79）。

2) 蒲葵属 (*Livistona*)

常绿乔木，叶柄长，边缘有刺；叶片掌状深裂至中部或不及中部，裂片条形，顶端渐尖并分裂为2小裂片；花小，两性，黄绿色；佛焰苞片多数而套着花柄，雄蕊6，花丝合生成一环；核果球形或卵状椭圆形。蒲葵 [*L. chinensis* (Jacq.) R. Br.]，产于我国南部。嫩叶制蒲扇，叶脉可制牙签，树形优美常栽培供观赏，种子入药。

3) 椰子属 (*Cocos*)

仅椰子 (*C. nucifera* L.) 1种，常绿乔木；叶羽状全裂或为羽状复叶，佛焰花序腋生，多分枝；雄花聚生于分枝上部，雌花散生于分枝下部，子房3室，每室成熟胚珠1个；坚果大型，种子1枚，胚乳内有1富含液汁的空腔。广布于热带海岸，我国台湾、海南及云南等地均产，为重要的木本油料、纤维植物和热带优美的观赏植物，椰子乳是可口的清凉饮料之一。

本科植物经济用途很多。西米棕 (*Metroxylon sagu* Bottb.) 的髓部可以取制“西米”淀粉，油棕 (*Elaeis guineensis*) 是重要的油料植物。王棕 [*Roystonea regia* (HRK) O. F. Cook.]，乔木，高10~20m，干常在中部膨大，产于热带古巴，果实是鸽子的饲料。鱼尾葵 (*Caryota ochlandra* Hance)，叶二回羽状全裂，顶端扇形，有不规则的缺齿，侧面菱形似鱼尾，分布于我国东南部至西南部；其茎含大量淀粉，可作槟

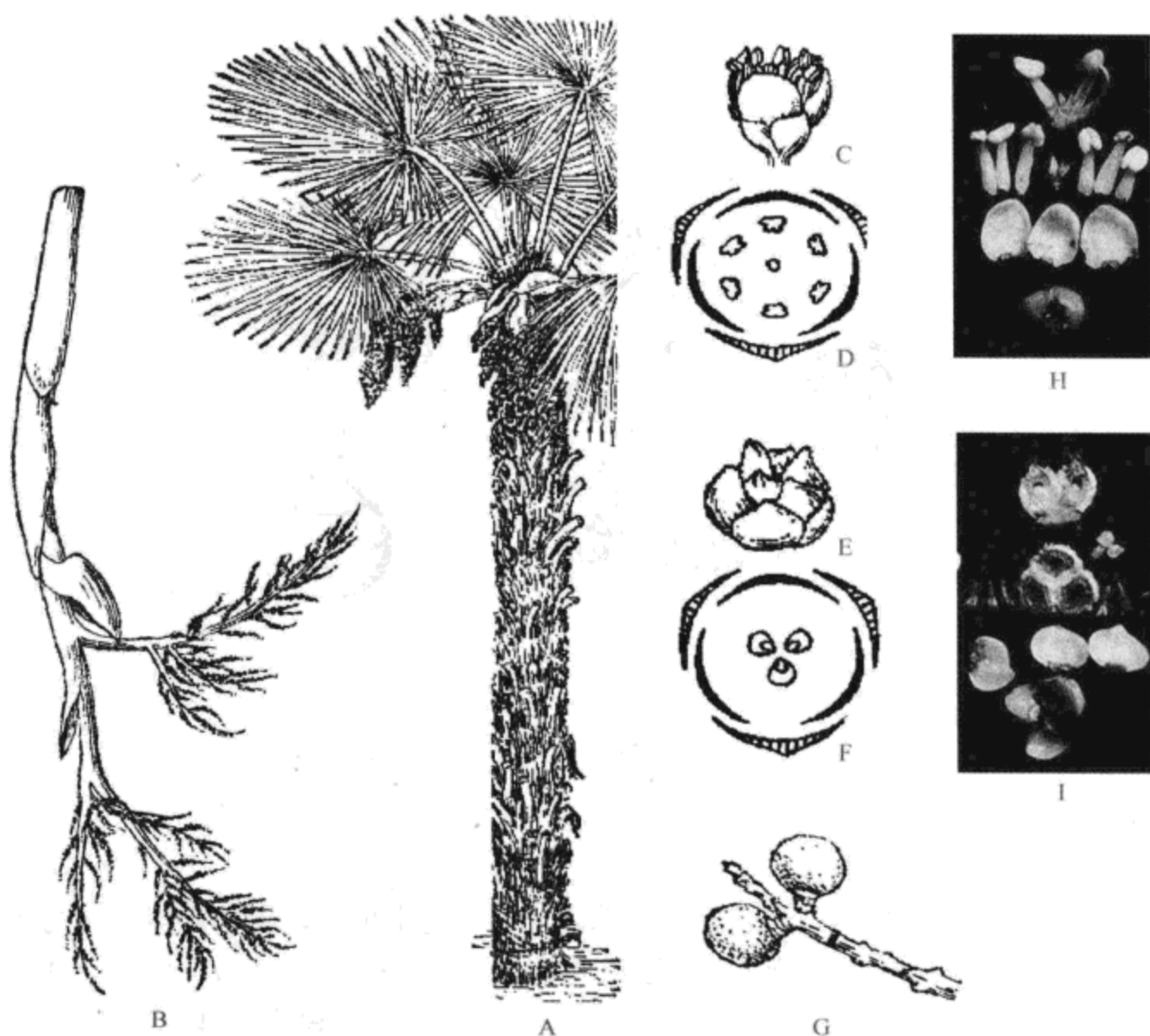


图 12-79 棕榈

A. 植株 B. 雄花序 C、D. 雄花及花图式 E、F. 雌花及花图式 G. 果实 H. 雄花解剖 I. 雌花解剖

椰粉的代用品，边材坚硬，可制手杖和筷子等。省藤 (*Calamus platyacanthoides* Merr.) 茎为编织藤器原料。槟榔 (*Areca cathecu* L.)，原产于马来西亚，我国广东和云南南部、台湾有栽培。种子含单宁和多种生物碱，入药；果实做嗜好品，常为口含嚼料。棕竹 [*Rhapis excelsa* (Thunb.) Henry]，落叶丛生灌木，原产于我国西南部，现多栽培供观赏。另有王棕、鱼尾葵和原产澳大利亚的假槟榔 [*Archontophoenix alexandrae* (F. Muell.) H. Wendl et Drude] 等常植为庭院树或行道树。

(三) 天南星目 (Arales)

草本，稀木质藤本。叶宽具柄；花小，花被常退化或缺或成鳞片；花密集成肉穗花序，并被一大型多色彩的佛焰苞所包围；子房上位，浆果或胞果。种子常具胚乳。

本目包括天南星科 (Areaceae) 和浮萍科 (Lemmaceae)。

天南星科 (Areaceae) ♂: * $P_{0.4-6} A_{6-少数}$; ♀: * $P_{0.4-6} \underline{G}_{(2-3)}$

主要特征：草本，叶常基生；花聚集成肉穗花序，花两性或单性，通常雄花位于花序上方，雌花位于花序下方，中部为中性花，花序下或外有佛焰苞；浆果。

本科约 115 属，2450 种。主要分布于热带、亚热带，我国 35 属，200 多种，主要

分布于南方。

天南星属 (*Arisaema*)

多年生草本，有块茎，叶常三裂；花单性，肉穗花序，佛焰苞宿存，雌雄同株或异株；浆果，种子有胚乳。本属约 150 多种，我国 80 种以上。一把伞南星 [*A. erubescens* (Wall.) Schott]，块茎药用，解毒消肿，祛风定惊，化痰散结 (图 12-80)。

此外，芋 [*Colocasia esculenta* (L.) Schott] 原产于南美，现广泛栽培，块茎食用。马蹄莲、龟背竹 (麒麟叶) [*Epipremnum pinnatum* (L.) Schott]、红掌 (天堂鸟，安祖花) (*Anthurium andraeanum* Lind.) 等是世界著名的观赏植物。

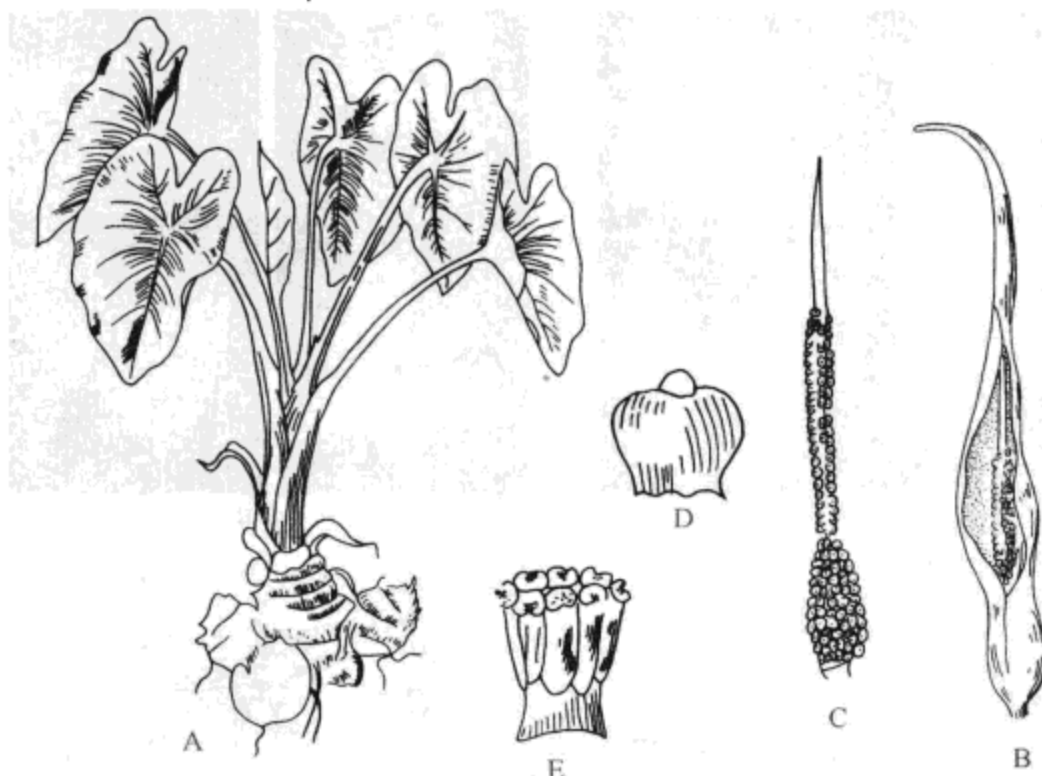


图 12-80 芋

A. 植株 B. 肉穗花序 C. 去佛焰苞的肉穗花序 D. 雌蕊 E. 雄蕊

(四) 百合目 (Liliales)

草本，少数为草质或木质藤本，或为木本，常具根状茎、鳞茎或球茎；单叶互生，很少对生或轮生，有时全为基生；花两性，较少单性，多为虫媒花，常 3 基数，花被花瓣状、常 2 轮，分离或下部联合成筒状；雄蕊通常与花被片同数，花粉粒双核，稀为 3 核，多具单沟；心皮 3，子房上位或下位，中轴胎座，胚珠每室少至多数；果实通常为蒴果，稀为浆果或核果；种子胚乳丰富。

本目包括雨久花科 (Pontederiaceae)、百合科 (Liliaceae)，鸢尾科 (Iridaceae)，百部科 (Stemonaceae)、薯蓣科 (Dioscoreaceae) 等 15 个科。

百合科 (Liliaceae) * ♀ $P_{3+3} A_{3+3} \underline{G}_{(3)}$

主要特征：多年生草本，具多种地下变态茎；单叶，花两性、整齐、3 基数，花被片 6 片，排列成两轮，雄蕊 6 枚，与之对生，子房上位，3 室；蒴果或浆果。

本科有 240 属，近 4000 种，广布全世界，但主要分布于温带和亚热带地区。我国有 60 属，600 余种，各省均有分布，以西南最盛。

1) 百合属 (*Lilium*)

具鳞茎，鳞瓣肉质多数，无鳞被，茎直立，常不分枝；花大，单生或成总状花序；花被漏斗状，雄蕊花药丁字形着生，中轴胎座，蒴果。该属约 80 种，产于北温带，我国有 60 多种。常见种卷丹 (*L. lancifolium* Thunb.)、百合 (*L. brownii* F. E. Brown ex Miellez) 及变种百合 (*L. brownii* var. *viridulum* Baker)，野生或栽培作观赏，鳞茎供食用或药用。此外，麝香百合 (*L. longiflorum* Thunb.)、王百合 (*L. regale* Wil.) 等皆为常见观赏植物 (图 12-81)。

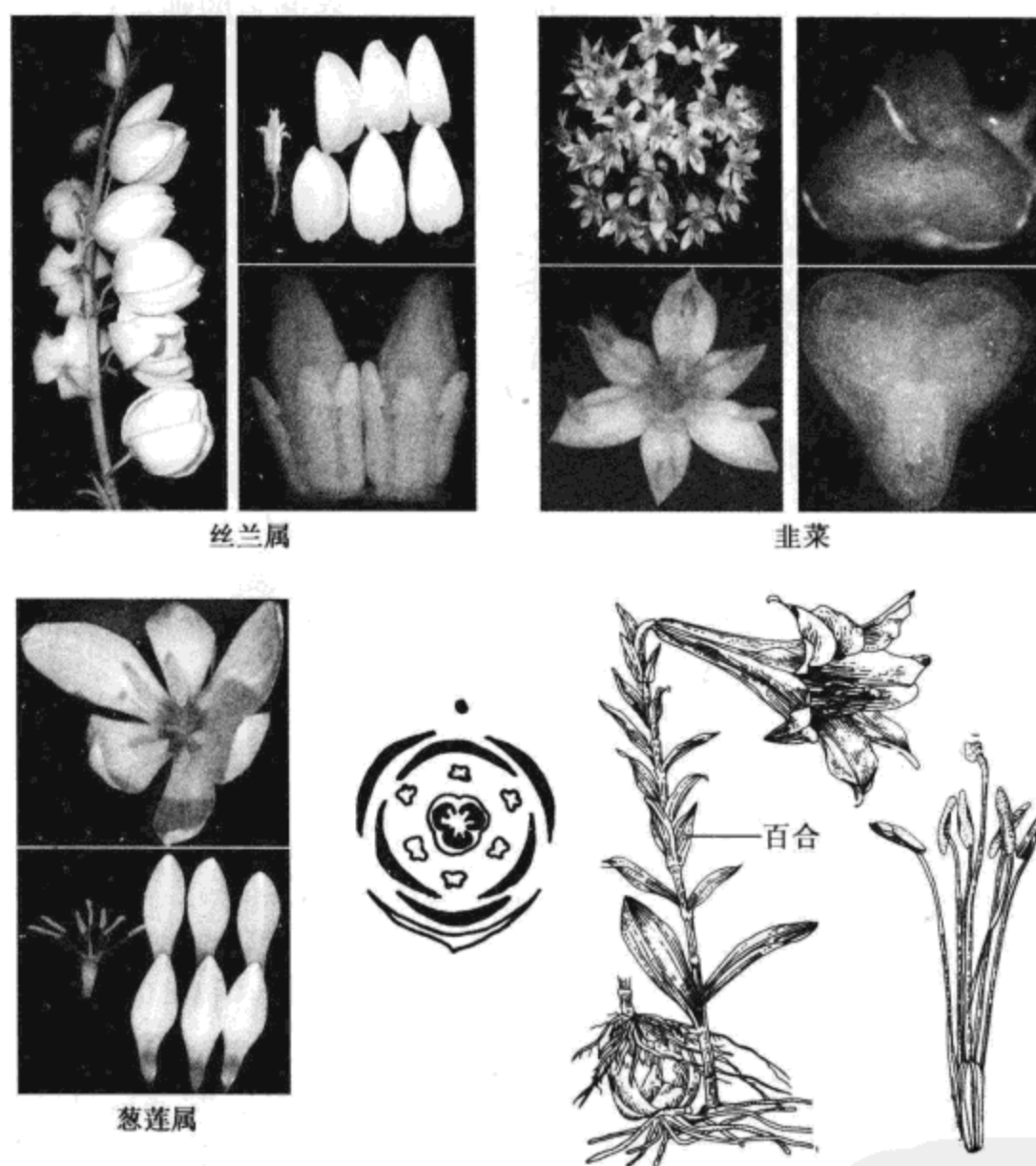


图 12-81 百合科植物的花序、花、雌蕊和子房

2) 贝母属 (*Fritillaria*)

鳞茎近球形，肉质，无鳞被；叶对生、轮生或散生，先端卷须状；花钟状下垂，单生或成总状花序；蒴果有宽翅。浙贝母 (*F. thunbergii* Miq.)，分布于江浙一带，常栽培作药用。川贝母 (*F. cirrhosa* D. Don) 分布于西南，鳞茎入药，能清热润肺、养阴生津、止咳化痰。

3) 葱属 (*Allium*)

多年生草本，有刺激性葱蒜味；鳞茎有鳞被。叶基生，伞形花序顶生，初为膜质总苞包被；花被分离或基部合生；子房上位，蒴果。该属约 300 种，主产于北温带，我国有 100 余种。有多种广为栽培的著名蔬菜，如洋葱 (图 12-82)、葱、蒜、韭菜等，其植

物体内含杀菌素等多种成分，为保健食品。

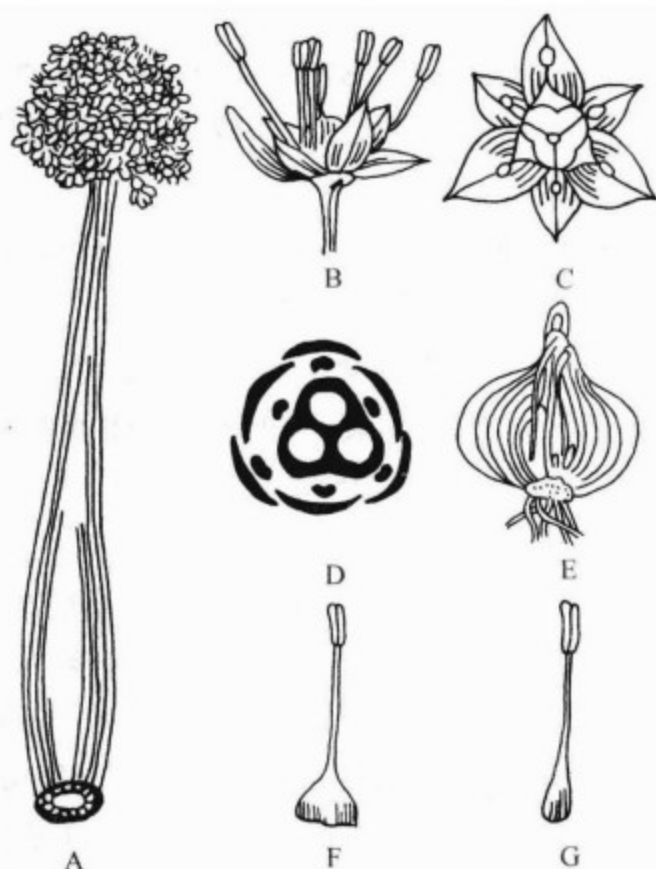


图 12-82 洋葱

A. 花序 B. 花侧面观 C. 花正面观 D. 花图式 E. 鳞茎 F. 内轮雄蕊 G. 外轮雄蕊

4) 萱草属 (*Hemerocallis*)

多年生草本，常具肉质块根，叶基生，带状；花葶单一，螺壳状聚伞花序，花大，漏斗状；雄蕊6，生花被筒喉部，花药背部着生；蒴果室背开裂。该属约16种，我国有8种。黄花菜 (*H. citrina* Baroni.)，花黄色芳香，较大，午后开放，次日午前凋萎。花蕾作蔬菜食用，也可观赏，根可入药。萱草 (*H. fulva* L.)，花橘红色，无香味。栽培的园艺品种多，根可入药，能清热利尿、凉血止血、解毒、疏肝、化痰、消肿。

5) 天门冬属 (*Asparagus*)

茎直立或蔓生，叶退化成干膜质，鳞片状，叶状枝线形或针形；花两性或单性；浆果。常见植物有天门冬，我国广布种，块根入药。石刁柏 (*A. officinalis* L.)，分布中亚和英国，现广为栽培作蔬菜，称“芦笋”。文竹 [*A. setaceus* (Kunth) Jessop.]，原产于非洲，常盆栽供观赏。

本科常见的药用植物还有黄精属 (*Polygonatum*) 玉竹 [*P. odoratum* (Mill.) Drue.] 和黄精 (*P. sibiricum* Delar. ex Redoute.)、重楼属 (Paris) 的华重楼 [*P. polyphylla* var. *chinensis* (Franch.) Hara.]、弱叶丝兰 (*Yucca flaccida* Haw.) (图 12-62)、麦冬 [*Ophiopogon japonicus* (L.) Ker Gawl.]、万年青 [*Rohdea japonica* (Thunb.) Roth.]、吉祥草 [*Reineckia carnea* (Andr.) Kunth.]、芦荟 [*Aloe vera* var. *chinensis* (Haw.) Berg.] 等；万年青和吉祥草、郁金香 (*Tulipa gesneriana* L.)、风信子 (*Hyacinthus orientalis* L.)、玉簪、吊兰 [*Chlorophytum comosum* (Thunb.) Jacq.]、蜘蛛抱蛋 (*Aspidistra elatior* Blume) 等常栽培观赏，或作地被植物。

(五) 鸭跖草目 (Commelinales)

草本，叶互生或基生，常具叶鞘；花两性，整齐或不整齐，3 基数；萼片 3，绿色或膜片状；花瓣 3，分离或基部联合；雄蕊 1~3 或 6；3 心皮，子房上位，3 室或 1 室；蒴果；种子有胚乳。

本目包括鸭跖草科 (Commelinaceae) 和黄眼草科 (Xyridaceae) 等 4 科。

鸭跖草科 (Commelinaceae) * $\uparrow \text{♂ } K_3 C_3 A_{3+3} \underline{G}_{(3)}$

主要特征：草本，叶鞘明显；花被有花萼和花冠之分，萼片宿存；雄蕊 6 枚，二型；子房上位；蒴果，种子有棱，胚乳丰富，种脐的背面或侧面具圆盘状胚盖。

本科约 50 属，700 余种，主要分布在热带，少数分布于亚热带和温带。我国有 15 属，51 种，各地均有分布。

鸭跖草 (*Commelina communis* L.)，茎多分支，下部匍匐状而节上常生根，叶互生，长圆状披针形至披针形，几无柄；聚伞状花序有花数朵，佛焰苞片有柄，心状卵形，边缘对合折叠，基部不相连；花蓝色，花瓣有爪；蒴果椭圆形。分布于云南、甘肃以东的南北各省区。全草供药用，有清热解毒、凉血、利尿之效。火柴头 (*C. benghalensis* L.) 叶卵状披针形，有地上、地下花，且均能结实，产生六种不同萌发特性和生态适应性的种子，是棉、玉米、果、蔬等田间极难防治的杂草之一 (图 12-83)。

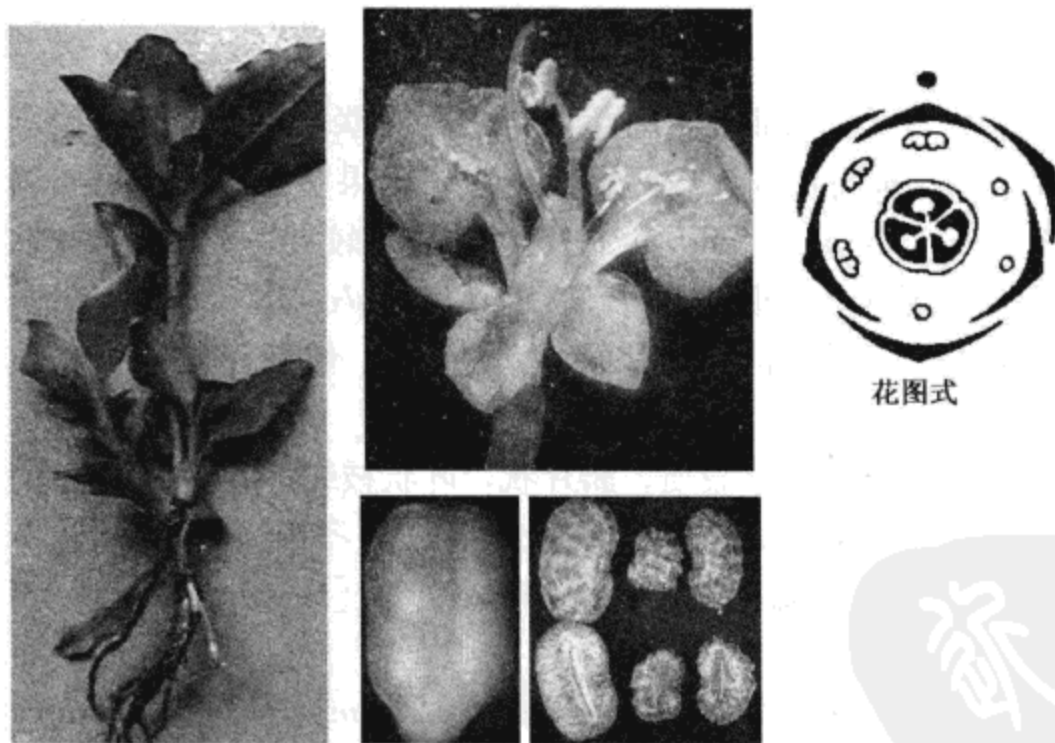


图 12-83 火柴头

紫竹梅 (*Setcreasea purpurea* Boom.)，又名紫鸭趾草、紫叶草；全株紫色，茎较粗壮；叶长圆形，边缘有长纤毛；花玫瑰紫色；其花叶皆美，为优良地被植物，也可盆栽作室内观叶植物。

(六) 莎草目 (Cperales)

草本，多具根状茎，单叶具叶鞘；花单生于颖状苞片内，由 1 至多数小花组成小穗，由小穗组成各式花序；花被鳞片状、刚毛状或缺如；子房上位，心皮 2~3，1 室，颖果或坚果等。

本目有莎草科 (Cperaceae) 和禾本科 (Gramineae, Poaceae) 2 科。

I. 莎草科 (Cperaceae) * $\text{P}_0\text{A}_{1-3}\underline{\text{G}}_{(2-3)}$; * P_0A_{1-3} * $\text{P}_0\text{G}_{(2-3)}$

主要特征：多年生或一年生草本，常有不同的变态茎；茎常三棱、实心，少数中空，无节；叶基生有时缺，常 3 列，有闭合的叶鞘；花小，两性或单性，生于鳞片腋内，与鳞片组成小花，2 至多朵小花和鳞片组成小穗，小穗可再组成多种花序，花序下具总苞；花被缺或为下位刚毛、丝毛或鳞片，雄蕊 1~3 枚，心皮 2~3，子房上位，1 室；柱头 2~3 枚；瘦果或坚果。

本科约 96 属，9300 多种，广布于全世界，以温带、寒带为多。我国 31 属，630 多种，全国各地皆有。

1) 蘆草属 (*Scirpus*)

茎三棱形，叶仅具叶鞘，小穗组成聚伞花序或头状花序；颖片多数螺旋排列。本属约 200 种，分布广；我国约 40 多种。蘆草 (*S. triqueter* L.)，除广东外，分布于全国各地。茎纤维可做编织原料或造纸。

2) 莎草属 (*Cyperus*)

秆散生或丛生，常棱柱状；花序下具叶状总苞，小穗常两侧压扁，不脱落。颖片 2 列，柱头 3，小坚果具 3 棱。

本属约 380 种，分布于温带和热带。我国约 30 种，分布全国，主产于东南部至西南部。油莎草 (*C. esculentus* L.)，多年生草本，根状茎细长，顶端膨大成块茎。原产于非洲和地中海，我国多数地区引种栽培。块茎含油 27% 以上。是良好的食用油和工业用油，其油饼可制糖、酿酒，茎叶做造纸原料或饲料。香附子，根状茎细长，具多数黑褐色块茎。干燥块茎含香附醇，可入药理气解郁，调经止痛 (图 12-84)。

3) 苔草属 (*Carex*)

茎三棱形，叶基生或秆生；小穗单一或成圆锥状复穗状花序。约 2000 种，广布全世界；我国约 400 种，各省均产，主要分布于北方。乌拉草 (*C. meyeriana* Kunth)，秆丛生，粗糙。小穗 2~3，雄小穗顶生，雌小穗位于雄小穗下方。分布于东北，为“东北三宝”之一。

本科其他重要的经济植物有：荸荠，秆圆柱形丛生，叶退化仅有膜质叶鞘；匍匐根状茎，顶端膨大成球茎，食用或药用 (图 12-85)。蒲草 [*Lepironia articulata* (Retz.) Domin.]，嫩叶作蔬菜，老叶编织席袋等。

II. 禾本科 (Gramineae, Poaceae) * $\text{P}_{2-3}\text{A}_{3,3+3}\underline{\text{G}}_{(2-3,1)}$

主要特征：草本或木本，地上茎称秆，秆圆柱形，中空，有节；单叶互生，2 列，叶鞘开裂，常有叶舌、叶耳；小花组成小穗，再由小穗组成多种花序；颖果。



图 12-84 香附子

A. 植株 B. 穗状花序 C. 小穗顶端的一部分，示鳞片内发育的两性花 D. 雌蕊 E. 果实

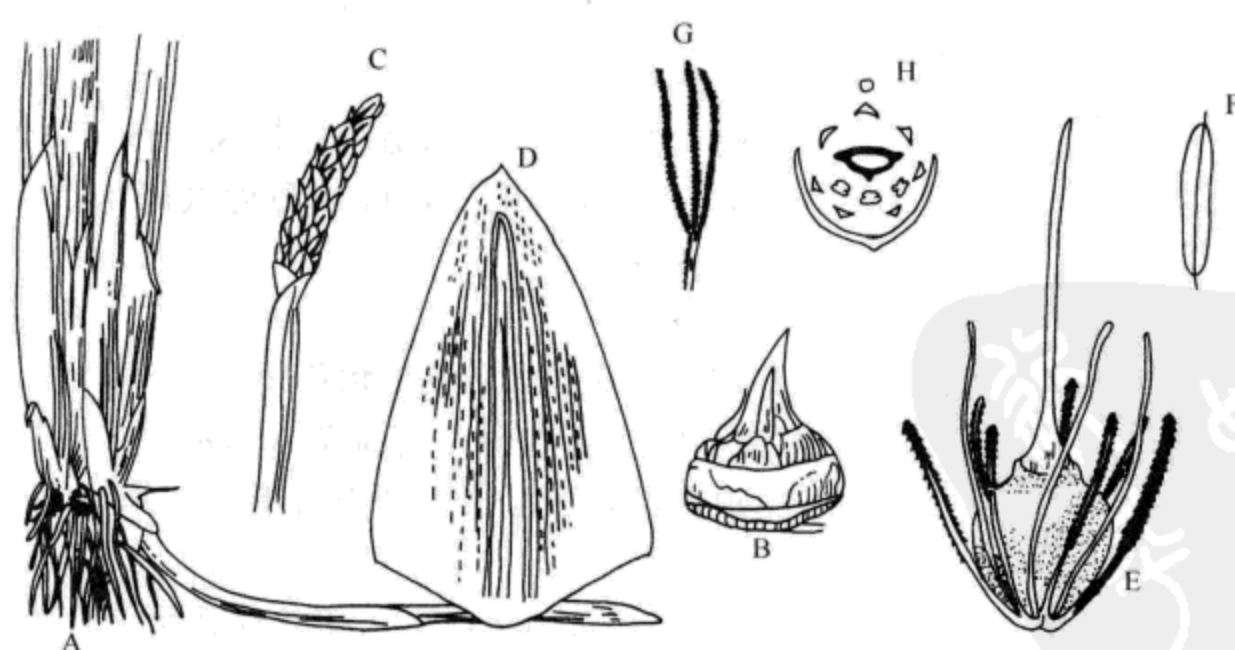


图 12-85 荸荠

A. 植株一部分 B. 球茎 C. 穗状花序 D. 颖片 E. 小坚果 F. 花药 G. 柱头 H. 花图式

禾本科是种子植物中的1个大科，约750属，1万余种。我国有225属，1200多种。可归隶于7个亚科，即竹亚科、稻亚科 (Orzoideae)、假淡竹叶亚科 (Centostecoideae)、芦竹亚科 (Arundinoideae)、早熟禾亚科 (Pooideae)、虎尾草亚科 (Chlorioideae) 和黍亚科 (Panicoideae)。通常采用我国耿以礼教授的系统，根据茎是否木质化将禾本科分为竹亚科和禾亚科。

本科植物与人类生活关系密切，是在农林生产上最重要的一个科。不仅有重要的粮食作物如稻、麦、玉米、高粱等，也有许多为糖用或蔬菜及牧草。同时许多还是建筑、造纸、酿造、家具及编织等行业的重要原料。本科植物常以根状茎蔓延繁殖，覆盖地面，具有绿化环境、保护堤岸和水土保持等重要的生态意义。此外许多为田间杂草。

竹亚科 (Bambusoideae)

主要特征：秆一般为木质，多为灌木或乔木状，秆的节间常中空；主秆叶（秆箨即笋壳）与普通叶明显不同；秆箨的叶片（箨片）通常缩小而无明显的中脉；普通叶片具短柄，且与叶鞘相连处成一关节，叶易自叶鞘脱落（图 12-86）。

本亚科（不包括我国不产的草本竹类）约有70余属，1000种左右，主要分布在除欧洲以外的热带和亚热带地区，在温带和寒温带中也有少量的分布。我国除引种栽培外，有37属500余种，主要分布在长江流域以南各省，少数种类还可向北延伸至秦岭、汉水及黄河流域各处。

1) 籼竹属 (*Bambusa*)

地下茎合轴，秆丛生，节间圆筒形，每节有少数分枝，小枝在某些种类可硬化为刺；主茎叶称箨叶，由箨片、箨鞘及箨耳组成；箨片直立，基部与箨鞘的顶端等宽，箨耳显著。全世界约100余种，我国约60多种。孝顺竹 [*B. multiplex* (Lour.) Raeusch]，枝条多数簇生于1节，叶常5~10生于1小枝上，分布于华南、西南各省，通常栽培供观赏。变种凤尾竹 [*B. multiplex* var. *nana* (Roxb.) Keng]，叶片通常10余枚生于小枝上，形似羽状复叶。分布于长江流域以南各省区，多栽培，供观赏。佛肚竹 (*B. ventricosa* McClure)，秆有异型，畸形秆节间瓶状。原广东特产，各地栽培或盆栽，供观赏。黄金间碧玉竹 [*B. vulgaris* cv. *vittata* (A. et C. Riviere) Chia.]，秆有黄绿相间的花条纹，色泽鲜亮，是世界著名的园林观赏树种。

2) 箬竹属 (*Indocalamus*)

灌木或小乔木；秆散生或丛生，直立，节不甚隆起，具一分枝，常与主秆同粗；叶片大型。全世界约含20种以上，均产于我国，主要分布于长江以南各省区。阔叶箬竹 [*I. latifolius* (Keng) McClure.]，秆高约1m，秆箨宿存。分布于华东、陕南汉江流域等地区。秆宜作毛笔秆或竹筷，叶宽大，可制防雨用品。

3) 刚竹属 (*Phyllostachys*)

秆散生，圆筒形，在分枝的一侧扁平或有沟槽，每节两分枝。本属50余种，均产于我国，主要分布在黄河流域以南。本属经济价值最大的竹类植物毛竹 [*P. edulis* (Carr.) H. de Lehaie]，高大乔木。新秆有毛茸与白粉，老秆无毛。分布于长江流域及以南各省区，以及河南、陕西，多见丘陵山地。毛竹笋芽供食用，秆为建筑用材、造纸和编织等的重要原料。该属栽培种龟甲竹 [*P. heterocycla* (Carr.) Mitford] 及绿槽毛竹 (*P. edulis* f. *viridisulcata*)、黄槽毛竹 (*P. edulis* f. *luteosulcata*) 为美丽的观赏竹种。同属的早竹 (*P. praecox* C. D. Chu et C. S. Chao)、乌哺鸡竹 (*P. vivax* McClure) 等均为华东地区常见的优良食用笋竹。

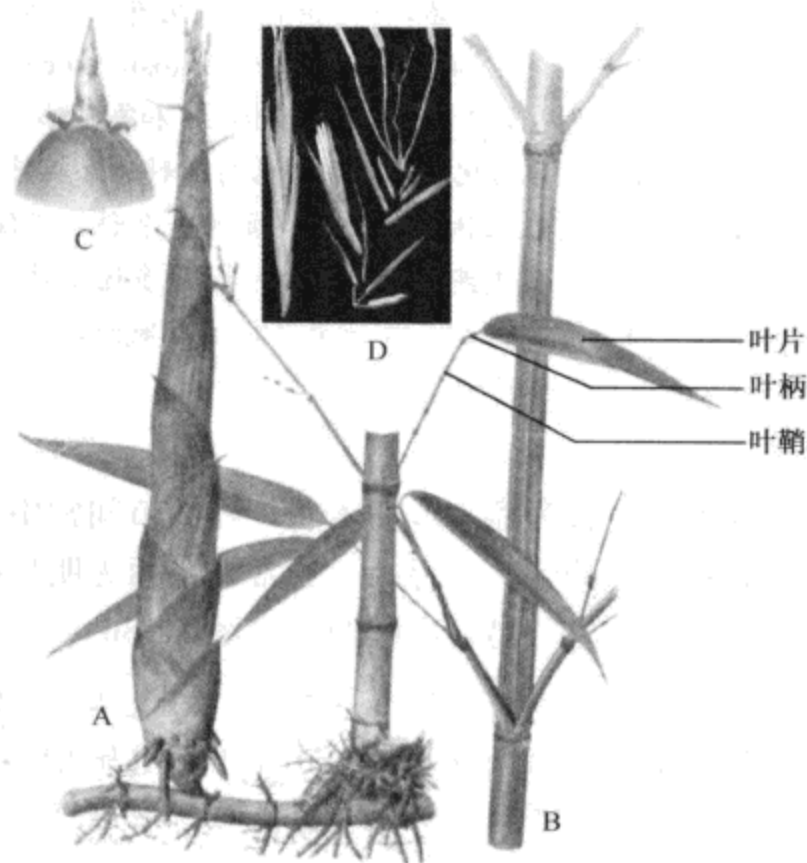


图 12-86 竹亚科

A. 笋芽 B. 枝条部分 C. 箨叶 D. 小穗及其结构

在亚洲暖温带与热带，竹类对于人类生活有着重要的意义。除上述的多种竹子外，重要的笋用竹类还有桂竹 (*P. bambusoides* Sieb. et Zucc.)、白哺鸡竹 (*P. dulcis* McClure)、淡竹 (*P. glauca* McClure)、绿竹 [*Dendrocalamopsis oldhami* (Munro) Keng]、麻竹 (*Dendrocalamus latifolius* Munro) 等；观赏用竹类有方竹 [*Chimonobambusa quadrangularis* (Fenzi) Mankino]、罗汉竹 (*Phyllostachys aurea* Carr. Ex A. et C. Riviere)、金镶玉竹 (*P. aureosulcata* f. *spectabilis*)、紫竹 [*P. nigra* (Lodd.) Munro]、凤尾竹 (*Bambusa multiplex* CV. Fernleaf)、菲白竹 (*Pleioblastus fortunei* Nakai) 和菲黄竹 (*Pleioblastus viridistratus* Makiono) 等。巨龙竹 (*Dendrocalamus sinicus* Chia et J. L. Sun) 是世界上最高大的竹种，高可达 30m，茎粗达 30cm。其秆通直，用途广；笋可食用。筴竹 (*Qiongzhuea tumidinoda* Hsueh et Yi) 节部极其膨大，极具工艺观赏价值，为国家三级重点保护植物。

禾亚科 (Agrostidoideae)

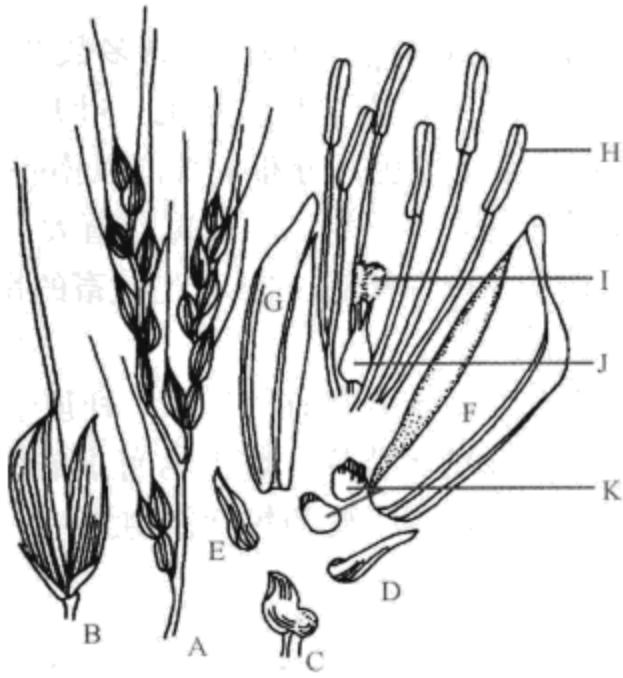
主要特征：多年生或一年生草本；秆通常草质，秆生叶即是普通叶，叶片大多为狭长披针形或线形，具中脉，通常无叶柄，叶片与叶柄之间无明显的关节，不易从鞘脱落；花具 2~3 枚浆片（或鳞片），雄蕊 3 或 6 枚。

亚科约 575 属，9500 多种，遍布于世界各地。我国 170 多属，约 700 余种。

4) 稻属 (*Oryza*)

水生或陆生，圆锥花序顶生，小穗两侧压扁，颖片退化成两半月形，着生小穗柄顶；小花 3，仅顶花结实，两朵退化，仅存外稃；结实小花外稃硬纸质；雄蕊 6 枚，颖果与稃片难以分离。该属约 25 种，分布于热带，我国产 4 种，引种栽培 2 种。其中广泛栽培于我国南方的稻 (*O. sativa* L.)，是我国栽培历史最悠久的作物之一，现全世界广为栽培，为最有价值的粮食作物 (图 12-87)。20 世纪 70 年代，我国科学家袁隆平创

造的杂交水稻得到成功普及，对于解决全球的温饱问题发挥了重要作用。



小穗各部分示意图

图 12-87 水稻

A. 花序部分 B. 小穗 C. 颖片 D, E. 两朵不孕小花外稃 F. 可孕花外稃
G. 可孕花内稃 H. 雄蕊 I, J. 雌蕊 K. 浆片

5) 小麦属 (*Triticum*)

陆生，一年或二年生草本，茎节间中空；复穗状花序直立，小穗由 3~5 朵小花组成，背腹压扁。小麦，叶有叶舌、叶耳，颖片 2 枚，内外稃等长，雄蕊 3 枚，是极重要的粮食作物之一（图 12-88）。

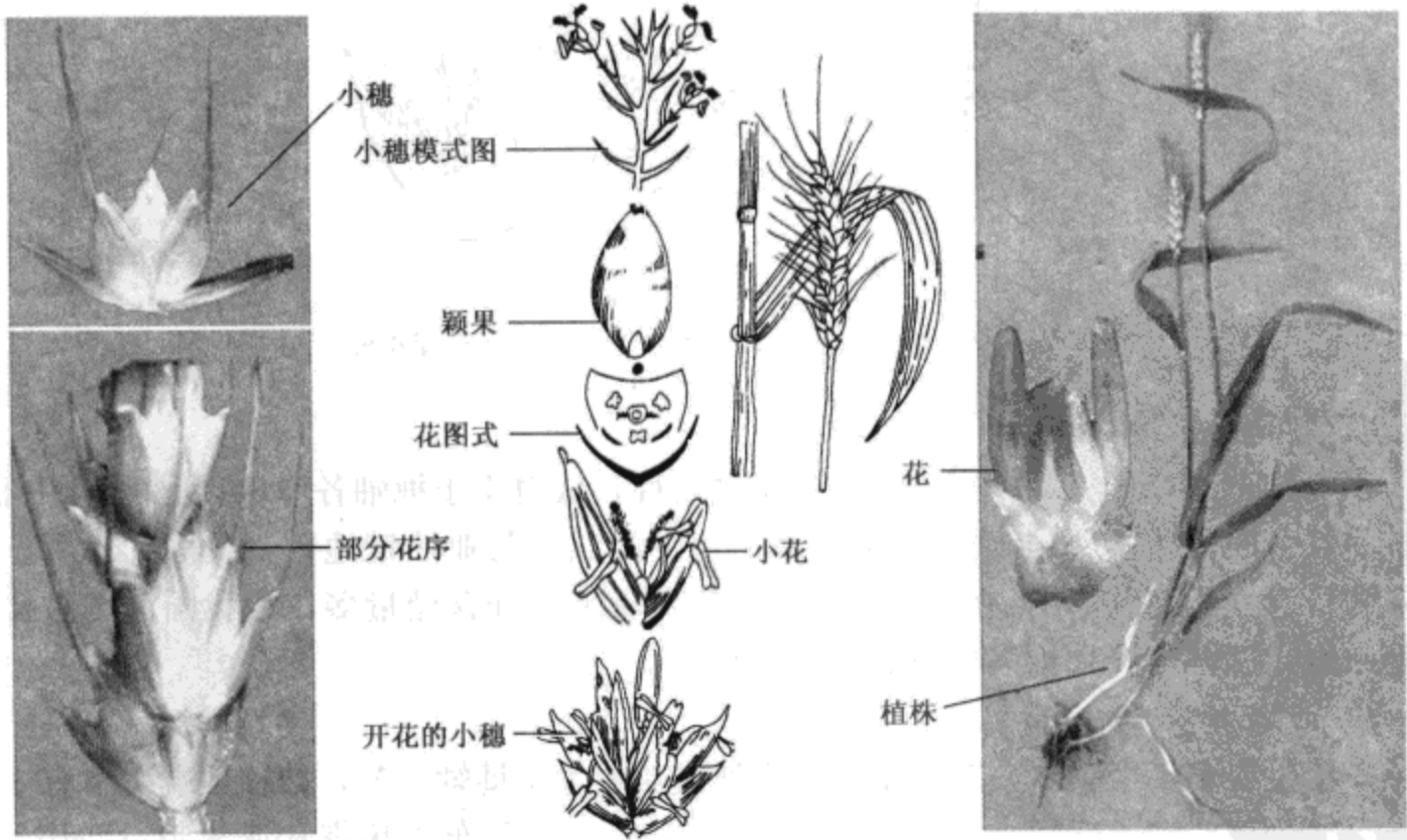


图 12-88 小麦

6) 芦竹属 (*Arundo*)

约含 10 种，分布于两半球热带、亚热带，少数广布于全球。芦竹 (*A. donax* L.)，多年生，具发达根状茎；秆粗大直立，直径坚韧，具多数节，常生分枝；叶鞘长于节间，无毛或颈部具长柔毛；叶舌截平，先端具短纤毛；叶片扁平，上面与边缘微粗糙，基部白色，抱茎；雄蕊 3，颖果细小黑色。分布于长江以南各省区，南方各地庭院有引种栽培。其秆可作管乐器中的簧片，茎纤维长，长宽比值大，纤维素含量高，是制优质纸浆和人造丝的原料。幼嫩枝的粗蛋白质达 12%，是牲畜的良好饲料。

7) 玉蜀黍属 (*Zea*)

一年生栽培植物，秆直立，基部节处常有气生根，秆顶生雄性圆锥花序；雌花序圆柱状叶腋内抽出，雌花序外包多数鞘状苞片；雌小穗密集成纵行排列于粗壮的穗轴上。该属仅玉米 1 种，全世界广泛栽培，为主要的粮食作物之一。变种和品种很多，我国南北均有栽培 (图 12-89)。



图 12-89 玉米

A. 植株 B. 颖果 C. 雌花序 D. 雌小穗 E. 雄小穗

8) 甘蔗属 (*Saccharum*)

多年生草本，秆粗壮；圆锥花序，小穗两性，成对生于穗轴各节，1 无柄，1 有柄，穗轴易逐节脱落。本属约 12 种，多分布于亚洲的热带与亚热带地区，我国约 5 种。甘蔗，为秆直立，高约 3m，在花序以下有白色丝状毛；秆含糖量多，为我国南方重要的制糖原料，蔗鞘与叶片均为牲畜的良好饲料。

9) 高粱属 (*Sorghum*)

一年生或多年生草本。圆锥花序，小穗成对着生于穗轴各节，穗轴顶端 1 节有 3 小穗；无柄小穗两性，有柄小穗雄性或中性。约 30 种，分布于热带和亚热带，我国约 5 种。高粱，为一年生栽培作物，秆实心，基部具支柱根，叶狭长披针形，小穗卵状椭圆形。我国广为栽培，为重要杂粮之一。谷粒供食用、制饴糖及酿酒，种子及根可入药。

禾本科具有十分丰富的植物资源, 常见的经济植物如雀麦 (*Bromus japonicus* Thunb.)、鹅观草 (*Roegneria kamoji* Ohwi)、苏丹草 [*Sorghum sudanense* (Piper) Stapf] 等是很好的牧草。药用植物有白茅 [*Imperata cylindrica* (L.) Beauv.] 的根茎入药, 为利尿剂、清凉剂。薏苡 (*Coix lacryma-jobi* L.) 的果实含淀粉、油脂, 可食用和入药, 有利尿和强壮作用 (图 12-90)。芦苇供造纸、制帘。香茅属 (*Cymbopogon*) 有些种类的茎、叶可提制芳香油或做饲料和造纸。高羊茅 (*Festuca arundinaceae*)、草地早熟禾 (*Poa pratensis* L.) 和狗牙根 [*Cynodon dactylon* (L.) Pers.] 等为园林绿化中常用的草坪植物。大米草 (*Spartina anglica* CE Hubb.) 于 1963 年引入江苏及浙江海滨, 现已归化。其根茎蔓延迅速, 是一种优良的海滨先锋植物, 可保滩护堤, 淤积造陆, 并可作饲料、肥料、燃料及造纸等原料。而同属的互花米草 (*S. alterniflora* Loisel.), 原产于美国东南部海岸, 于 1979 年引入我国后, 曾取得了一定的经济效益, 但目前已经成为比较典型的、影响当地渔业产量并威胁到红树林的外来入侵种。此外, 稗等是常见的田间杂草, 假高粱 [*Sorghum halepense* (L.) Pres.] 等是重要的外来恶性杂草, 必须严加控制。



图 12-90 薏苡

(七) 兰目 (Orchidales)

陆生、附生或腐生的草本。花常为两侧对称, 多为两性; 花被片 6, 2 轮; 雌蕊由 3 心皮组成, 子房扭转 180° 子房下位, 1 室或 3 室。种子微小, 极多, 具未分化的胚, 无胚乳或有少量胚乳。

本目包含兰科 (Orchidaceae)、水玉簪科 (Burmanniaceae) 等 4 科。

兰科 (Orchidaceae) $\uparrow \text{♀ } P_{3+3} A_{2-1} \overline{G}_{(3+1, \infty)}$

主要特征: 多年生草本, 须根肥壮, 常有根状茎或块茎, 陆生、附生或腐生, 稀为攀缘藤本; 单叶互生, 基部常具抱茎的叶鞘, 有时退化成鳞片状; 花两侧对称, 三基数; 花被 2 轮, 外 3 枚花萼状, 内 3 枚花瓣状, 中央近轴 1 枚花瓣特化为唇瓣; 雄蕊和雌蕊合生成合蕊柱, 花粉结合成花粉块, 子房下位, 侧膜胎座; 蒴果, 种子极多, 微小 (图 12-91)。

本科约 700 属 20 000 种, 广布于热带、亚热带和温带地区, 是被子植物的第二大科。我国有 166 属 1100 种, 主要分布于长江流域及以南地区。本科中有许多著名的观赏植物和名贵药材, 经济价值很高。

1) 兰属 (*Cymbidium*)

茎极短或变态为假鳞茎; 叶革质、带状, 近基生; 花大, 美丽又芳香; 蒴果椭圆形。全属约 60 种, 我国有 40 种, 分布在江南各省。本属有不少兰花名品, 常栽培供观赏。例如, 春兰 [*C. goeringii* (Rchb. f.) Rchb. f.], 花多单生, 早春开花; 蕙兰 (*C. faberi* Rolfe.), 总状花序, 春末夏初开花; 建兰 [*C. ensifolium* (L.) Sw.], 总状花序具花 3~7 朵, 秋季开花; 寒兰 (*C. kanran* Makino.), 秋末冬初开花。

2) 石斛属 (*Dendrobium*)

附生草本。茎黄绿色, 节间明显; 花大而艳丽, 侧萼片与蕊柱足合生成萼囊; 唇瓣

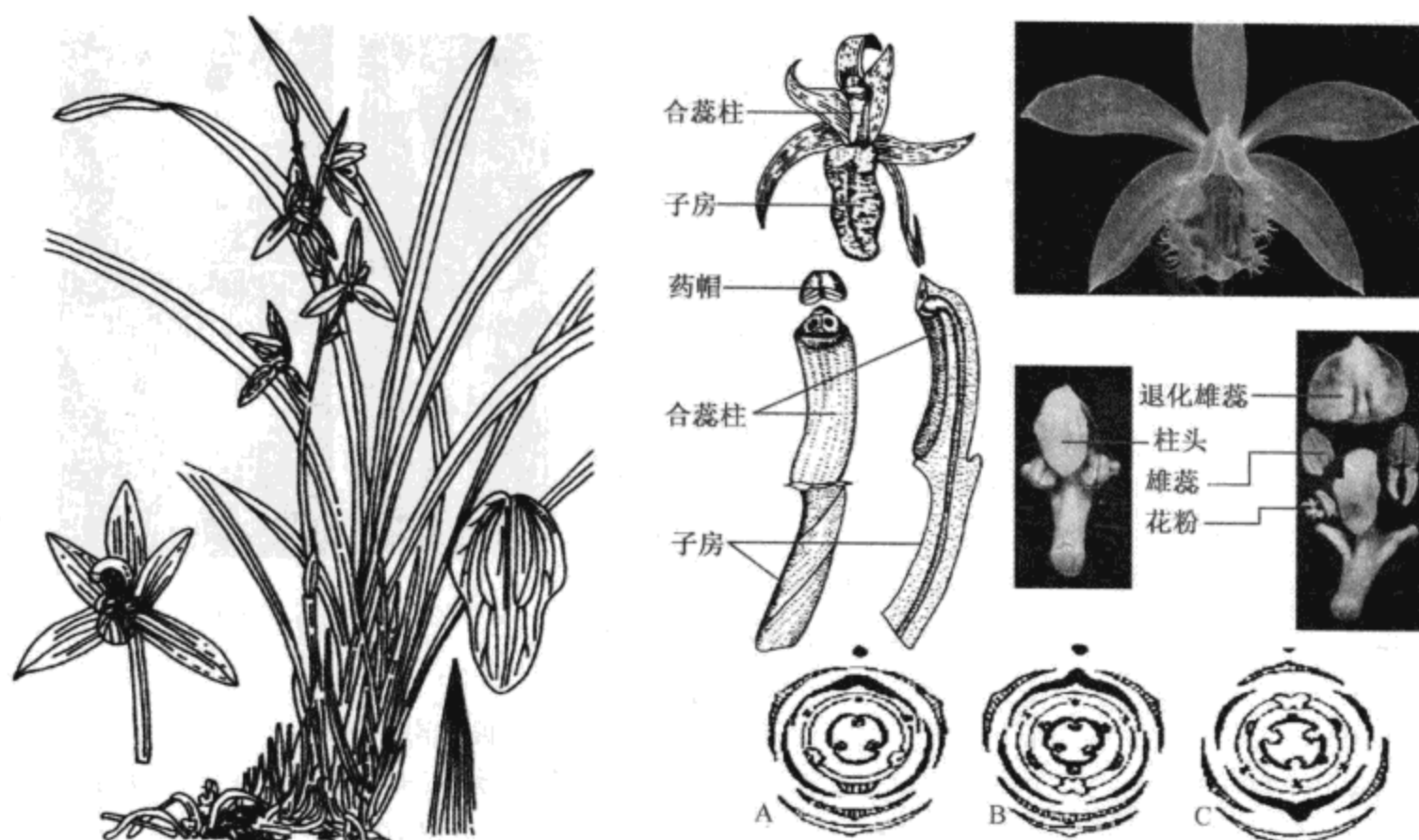


图 12-91 兰科花的构造与花图式

A、B、C 为不同类型的花图式 A. 2 个雄蕊 B. 仅 1 个雄蕊 (子房扭转前) C. 1 个雄蕊 (子房扭转后)

3 裂。约 1400 种，我国产 60 余种。钩状石斛 (*D. aduncum* Lindl.)，冬春开花，花色艳丽，常栽培供观赏，全草入药。铁皮石斛 (*D. candidum* Wall. ex Lindl.)、细茎石斛 [*D. moniliforme* (L.) Sw.] 等为名贵药材，也常栽培供观赏。

3) 白芨属 (*Bletilla*)

陆生草本。具扁平假鳞茎，上有环痕。叶薄纸质，集生茎基；花大，顶生总状花序；唇瓣 2 裂，无距。约 10 种，我国有 8 种。白芨 [*B. striata* (Thunb.) Reichb. f.] 为著名中草药，也常栽培供观赏。

本科资源植物丰富。药用植物除多种石斛属植物外，还有天麻 (*Gastrodia elata* Blume)、手参 [*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.] 等多种。观赏植物较多，蝴蝶兰 (*Phalaenopsis aphrodite* Rchb. f.)、大花杓兰 (*Cypripedium macranthum* Sw.)、波瓣兜兰 [*Paphiopedilum insigne* (Lindl.) Pfitz.] 等均为名贵的观赏兰花。

(八) 其他重要的单子叶植物

1) 香蕉 (*Musa paradisiaca* L. var. *sapientum* O. Ktze)

为芭蕉科 (Musaceae) 多年生草本植物，具地下茎，地上假茎直立由多层叶鞘包叠而成。叶大，矩圆形，侧脉平行；花序顶生，穗状花序，上部为雄花，下部为雌花，花唇形，3 基数，心皮 3，子房下位，中轴胎座；浆果具 3 棱，是著名水果之一 (图 12-92)。

2) 山药 (*Dioscorea opposita* Thunb.)

为薯蓣科 (Dioscoriaceae) 多年生草质藤本植物，可缠绕生长，具块茎或根状茎。单叶互生、网状脉；花单性整齐、3 基数；心皮 3，子房下位，果有 3 翅。我国大部分地区有栽培，块茎食用，入药作滋补强壮剂 (图 12-93)。



图 12-92 香蕉

A. 植株 B. 雄花 C. 花被一部分 D. 花图式



图 12-93 山药

A. 根和根茎 B. 花枝 C. 果枝 D. 雌花 E. 柱头 F. 雄花 G. 花药

3) 水仙 (*Narcissus tazeta* var. *chinensis* Roem)

为石蒜科 (Amaryllidaceae) 多年生草本。地下部分的鳞茎肥大似洋葱，基生叶与花葶同时抽出，花葶中空，花高脚碟状；花白色，有鲜黄色杯状副花冠（金盏银台）。因多为水养，且叶姿秀美，花香浓郁，亭亭玉立水中，故雅称“凌波仙子”。原产于我国浙江、福建，各地栽培作盆景，现已成为世界上有名的冬季室内和花园里陈设的花卉之一（图 12-94）。

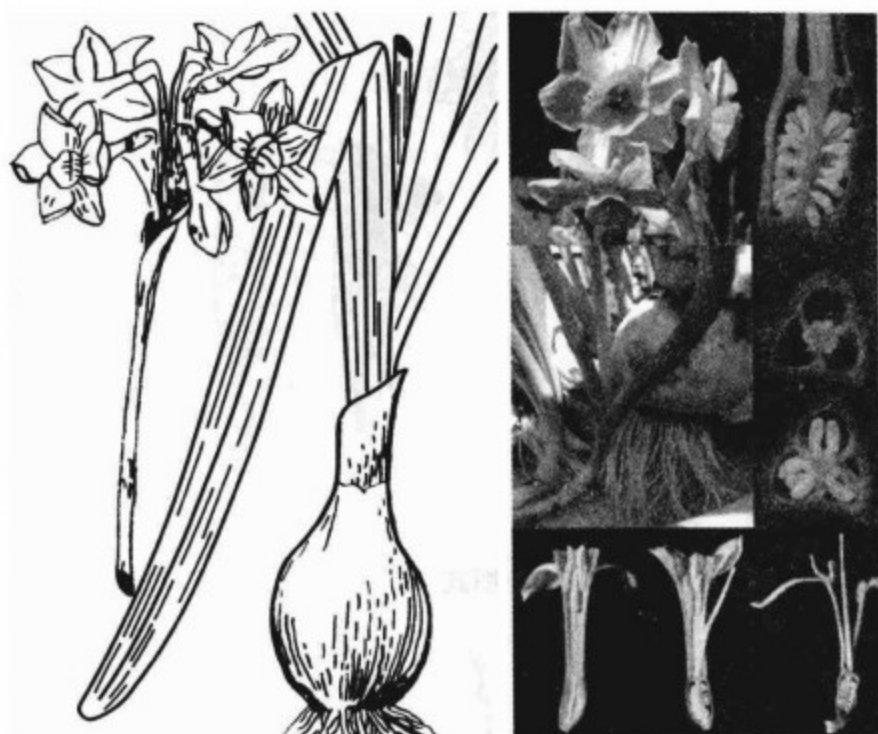


图 12-94 水仙



图 12-95 姜

4) 姜 (*Zingiber officinale* Rosc.)

姜科 (Zingiberaceae) 多年生宿根草本。根状茎肉质，肥厚，扁平，有芳香、辛辣味和短指状分枝；叶片披针形，基部狭窄，有抱茎的叶鞘，无柄；穗状花序由根状茎抽出；苞片淡绿色，花冠黄绿色，唇瓣长圆状倒卵形，呈淡紫色，有黄白色斑点，下部两侧各有小裂片；雄蕊 1 枚，子房下位，花柱丝状，淡紫色，柱头放射状；蒴果长圆形（图 12-95）。原产于太平洋群岛，我国中部、东南部至西南部各省区广为栽培。根状茎含辛辣和芳香成分，入药有发汗解表、温中止呕、解毒等功效，又可作蔬菜和调味用（图 12-95）。

第四节 被子植物的起源与分类系统

新的形态学（广义）性状的大量积累，特别是对花的形态发生的广泛研究，以及在此基础上的花发育进化遗传学的开展，为理解花的多样性分化的机理带来了希望。

利用 DNA 序列资料以及根据这些资料推导的被子植物各个大类群的系统发育树迅速增加，对于被子植物的起源、分化和现存各大类群之间的关系提出了许多新观点，也不断地对传统的观念提出挑战。结实器官化石不断地被发掘，为人们进一步地了解被子植物的历史、进化和关系提供了直接证据。自达尔文的《物种起源》一书出版之后，生

物学家才真正地走上进行自然分类的道路,在分类工作中人们试图去寻求“自然类群”和“共同祖先”,亦将重建生物分类群的系统发育作为研究的目标。

现存的被子植物若从早白垩纪大爆发时算起,已经演化了上亿年的历史,如果要追溯到它们的祖先类型起源,被子植物大约有两亿年左右的演化历史,经历了起源、分化、灭亡和发展的过程。对于约有两亿年左右演化历史的被子植物来说,不可能建立一个包括全部已绝灭的植物类群和现存植物类群在内的谱系发生系统,而只能对现存的植物类群进行系统排列,以反映它们之间或近、或远的亲缘关系。

一、被子植物的起源与进化

论及被子植物的起源要涉及三个问题:祖先、时间和地点。对于祖先,目前植物学家们取得比较一致的认识,即被子植物起源于已经绝灭的最古老的种子植物——种子蕨类。对于起源时间和起源地,由于化石等资料的不充分,仍然存在较大的分歧,现简略介绍如下:

(一) 起源的时间

被子植物起源的时代,过去认为是在距今 130 百万年前的下白垩纪。近半个世纪以来,有一些所谓在三叠纪、侏罗纪或早白垩纪最早期“发现被子植物”的报道,但这些“被子植物”尚没有确切的、可以被普遍接受的证据;我国学者孙革等于 1998 年在辽宁西部北票地区距今 145 百万年的侏罗纪地层中首次发现了迄今世界最早的被子植物——辽宁古果 (*Archaeofructus liaoningensis*) 等新的化石材料(图 12-96)这一研究成果得到了国际学术界的认可和重视。由此看来,被子植物的起源应早于白垩纪。

最原始的被子植物已经不复存在,被保存下来并且被发现的化石又很不完善,因此现有的有关被子植物起源的理论,只能是根据原始的种子植物化石以及现存的代表植物来进行比较与推测。

从被子植物花果化石的发现可以看出,在白垩纪 90~125 百万年(~135 百万年,孢粉化石),被子植物的现代类群的不同演化水平及不同传代线的代表几乎都出现了。但是,化石出现的时间同利用分子钟推算的时间 130~190 百万年(~260 百万年)前相距甚大。对于确定被子植物的起源时间来讲,化石也只能说是植物本身可保存部分和当时、当地所提供的化石形成条件的综合反映,它们远远不是,也不可能是类群或种的起源时间,我们还必须考虑到化石本身的演化历史。

我国被子植物系统学家路安民(2005)研究员认为,在研究被子植物系统发育过程中,应该把来自分子钟和化石的研究资料与植物类群的现代分布格局及其形成,与植物演化的地球历史、板块运动联系起来,进而推断出被子植物的起源时间。路安民等在对 56 个种子植物不同演化水平的重要科属的地理分布的研究基础上指出,被子植物的起



图 12-96 辽宁古果复原

源时间可能要追溯到早侏罗纪，甚至晚三叠纪。

（二）起源的路径

关于被子植物的起源地或起源中心问题，不同的学者存在着十分对立的观点。达尔文等最早曾提出被子植物的高纬度——北极或南极起源说，认为被子植物起源于高纬度地区，而后向低纬度地区发展的观点。但后来发现这些地区的被子植物化石时代较新，这种理论逐渐被抛弃。

自 20 世纪 50 年代以来，国际上多数植物学家或古植物学家一直认为被子植物起源地和起源中心是在低纬度的热带或亚热带，如巴西的热带高原、冈瓦纳东北部等，其理由主要是基于一些具较原始性状的现存被子植物（如木兰目等）现今绝大多数生长在这一地区。塔赫他间（Takhtajan）等（前苏联）、吴征镒等（中）、坎普等（美）等诸多学者的研究都相继得出类似的结论，认为热带是被子植物早期分化和可能的发源地。

然而近年来我国科学家孙革等在我国东北地区侏罗纪上部和白垩纪以及蒙古下白垩纪等发现了最早的被子植物“辽宁古果”化石，表明现今处于较高纬度的东亚地区可能是被子植物的起源地或起源中心之一。

由于化石植物的缺乏和对过去发生的地质和气候变化还不是十分清楚，关于被子植物的起源地仍处于推测阶段，确切回答被子植物的起源地点和路径仍有困难，有待进一步深入研究。

（三）可能的祖先

被子植物种系庞杂，形态变化较大，分布极广，难以用统一的标准将所有的被子植物归属成一类。因此对于被子植物的祖先存在不同的假说，主要有多元论、二元论和单元论三种起源学说。

1) 多元论

该学说认为：现存被子植物来自许多不相亲近的类群，彼此是平行发展的。威兰（G. R. Wieland）、胡先、米塞（Meeuse）和哈利叶（Hallier）等是多元论的代表，他们认为：被子植物不同类群由不同的祖先平行发展、进化而来。我国植物分类学家胡先骕于 1950 年发表了一个被子植物多元起源的系统，提出双子叶植物起源于多元的半被子植物，单子叶植物与双子叶植物毛茛目也无必然的联系。米塞则认为被子植物至少有 4 个不同的祖先，并把双子叶植物分为 3 个亚纲。

2) 二元论

该学说认为：蓇葖花序类的化石在侏罗纪地层已有所发现，在地史上并不比多心皮类出现得迟，二者不存在直接的联系，可能是平行发展，来自各自不同的祖先。无花瓣的蓇葖花序类来源于具有轴生胚珠的孢子穗类的远祖；多心皮类来自具有叶生胚珠的孢子叶类。拉姆（Lam）和恩格勒（Engler）均为二元论的著名代表。

3) 单元论

目前多数植物学家支持被子植物的单元起源学说。该学说的主要依据是：被子植物有许多独特和高度特化的性状，如导管、筛管和伴胞的存在；雌雄蕊在花轴上固定不变的排列位置；雄蕊的四个花粉囊和特有的药室内壁；雌蕊具有心皮和柱头；通过花粉管

完成双受精过程，并形成具有三倍体的胚乳。因此，认为被子植物只能起源于一个共同的祖先。哈钦松、塔赫他间、克郎奎斯特和 Judd 是单元论的主要代表。

我国系统分类学家吴征镒、路安民等 (1998, 2002, 2003, 2005) 完整地论述了被子植物的系统发育和演化，提出了被子植物的“多系、多期、多域”的新分类系统。他们将被子植物 (木兰亚门) 分为 8 纲、40 亚纲、202 目和 572 科，命名了 22 个新亚纲，对每个科所包含的属种数和地理分布作了说明。“多系、多期、多域”新系统得到广泛重视，也产生广泛影响。路安民 (2005) 认为，被子植物间存在着一组共同的性状，它们有着共同的祖先。被子植物是一个单元起源的类群。已有的被子植物分类系统建立的依据包括形态学、分子系统学、古植物学和植物地理学等的综合性状，反映了现存类群的亲缘关系，和可能追溯到的最近祖先。并且认为：现存的被子植物分类系统只是一个“亲缘”系统。

多种证据，尤其是分子证据显示：现存的被子植物可能来自一个前被子植物，或被子植物基本类群 (原始类群) —— ANITA 成员 (无油樟科 Amborellaceae、睡莲科 Nymphaeaceae、八角目 Illiciales、早落瓣科 Trimeniaceae、木兰藤科 Austrobaileyaceae)，ANITA 成员包含了大量的祖征，且共同衍征很少。这可能是被子植物在演化早期，沿着不同传代线分化和分道扬镳，形成今天的多系植物类群。1998 年“辽宁古果”的发现表明，被子植物的祖先类群极可能是早已灭绝的种子蕨类植物。

二、被子植物的系统演化与分类系统简介

(一) 被子植物系统演化的两大学派

在研究被子植物的系统发育中，由于化石证据的缺乏，人们自然地把重心放在被子植物的生殖器官——花的发生和演化，以寻求被子植物祖先的式样及其起源。例如，假花 (Pseudanthium) 学说、真花 (Euanthium) 学说，以及由它派生的真花孢子叶 (Euanthostrobilus) 学说、生殖叶 (Gonophyll) 学说 (R. Melville, 1962、1963)、生殖茎节 (Anthocorm) 学说 (A. D. J. Mecuse, 1972) 等。而其影响最广的是“假花”学说和“真花”学说 (图 12-97, 图 12-98)。

1. 假花学说

假花学说 (pseudanthium theory) 是奥地利植物学家韦特斯坦 (R. von Wettstein, 1907) 阐述恩格勒系统关于被子植物花构造演化而形成的学说。该学说认为被子植物是由裸子植物单性孢子叶球演化而来。裸子植物的麻黄类中的具有雌雄异花序的弯柄麻黄，被子植物每一个雄蕊与心皮，分别相当于 1 个极端退化的雄花与雌花。雄花的苞片变为花被，雌花的苞片变为子房壁。雄花的小苞片消失成为雄蕊，雌花的小苞片消失后只剩下胚珠着生在子房壁上。由于裸子植物中的麻黄类都是以单性花为主，所以推测原始的被子植物必然是单性花，即现存的具单性花的蕨类花序类植物 (如现存的木麻黄目 Casuarinales, 壳斗目 Fagales、杨梅目 Myricales 和胡桃目 Jugalandales) 为被子植物的原始类群。

但是，现在大多数学者反对单性花原始的观点，并且 Engler 在 1964 年第 12 版的

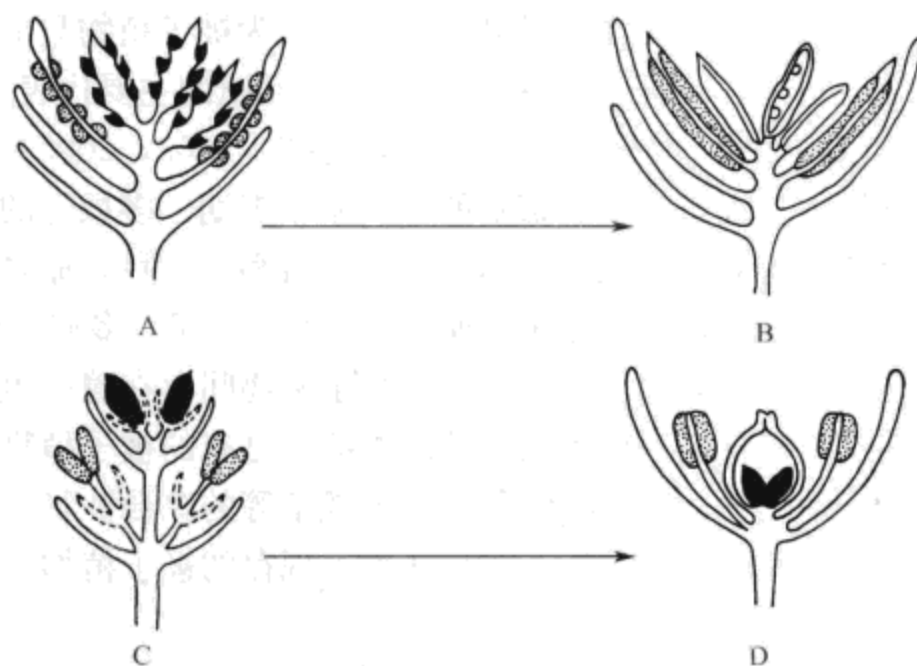


图 12-97 真花说与假花说示意图

A、B. 真花说 C、D. 假花说

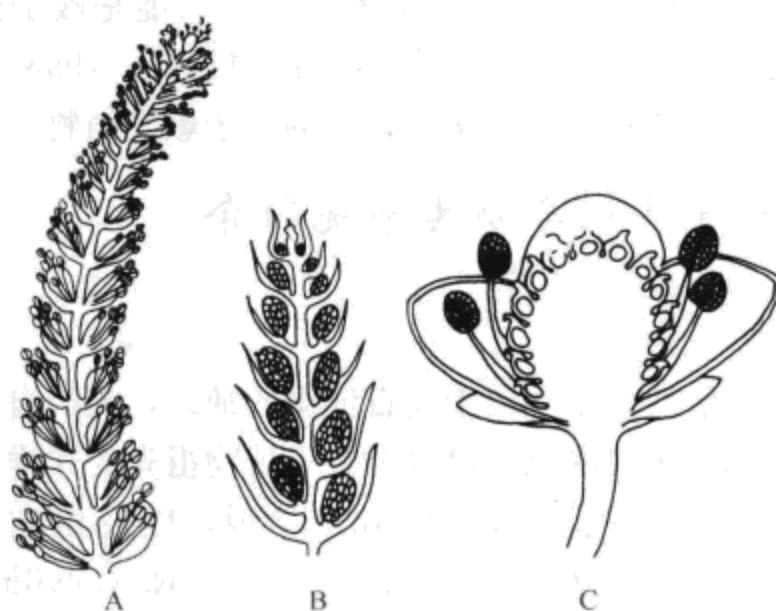


图 12-98 单性和两性孢子叶球

A. 雄孢子叶球 B. 雌孢子叶球 C. 两性孢子叶球 A, B. 为 Engler 认为花是单性孢子叶球演化而来的依据 C. 为 Bessey 认为花由两性孢子叶球演化而来的依据

《植物分科志要》中也改变了这一观点。

2. 真花学说

真花学说 (euanthium theory) 由 H. Hallier (1901) 以及 Arber 和 Parkin (1907) 提出。该学说认为, 被子植物的花是由已绝灭的原始裸子植物的两性孢子叶球 (两性花) 演化而来。本内苏铁目 (或种子蕨等) 的两性孢子叶球主轴的顶端演化为花托, 生于伸长主轴上的大孢子叶演化为雌蕊, 其下的小孢子叶演化为雄蕊, 下部的苞片演化为花被; 现生被子植物中具有两性、多离生心皮类的木兰目和毛茛目为原始类群, 而茱萸花序类植物是一个较为进化的类群。

真花学说假设被子植物的花是一个简单的孢子叶穗，花中的雄蕊和雌蕊相当于蕨类植物的异型孢子。从异型孢子的蕨类发展为裸子植物的大小孢子叶球。裸子植物的拟苏铁类植物具两性孢子叶球的特征，孢子叶球的各部分多为螺旋排列，下面有不育的叶片，叶片上方螺旋着生小孢子叶，在其内方着生大孢子叶，大孢子叶（心皮）边缘着生胚珠。

（二）被子植物的主要分类系统

1. 恩格勒系统

恩格勒系统是由德国植物学家 Adolf Engler 和 K. Prantl 于 1897 年在《自然植物分科志》(*Die natürlichen Pflanzenfamilien*) 中公布的，为植物分类学史上第一个比较完整的自然分类系统，后于 1964 年重新修订完善。该系统坚持假花学说和二元起源的观点，将双子叶植物分为古生花被亚纲和合瓣花亚纲，并认为被子植物花的演化是从无被花发展到有被花，从单被花到双被花，从离瓣花到合瓣花，花部是由少数到多数，从单性花到两性花，风媒花到虫媒花方向演化。因此，茱萸花序类植物是被子植物中最原始的类型。最初还认为，双子叶植物和单子叶植物是平行发展的两支，单子叶植物这一类群相对要比双子叶植物原始（图 12-99）。

恩格勒系统是被子植物分类学史上第一个比较完善的分类系统。该系统将植物界分为 17 门，其中被子植物独立成一个门，共包括 2 纲 62 目 343 科。目前中国科学院植物标本室、《中国树木分类学》和《中国高等植物图鉴》等均采用这一系统。

2. 哈钦松系统

哈钦松系统是由英国植物学家 J. Hutchinson 于 1926~1934 年在《有花植物科志》(*The Families of Flowering Plants*) 中发表的，1973 年重新修订。该系统是在 Bentham 和 Hooker 分类系统基础上发展起来的，坚持真花学说和单元论的观点，认为花的演化是由两性花到单性花，由虫媒花到风媒花，由双被花到单被花或无被花，由雄蕊多数和雌蕊的心皮多数分离向着雄蕊及雌蕊的心皮定数且联合的方向发展。因此，茱萸花序类植物较进化，而木兰目为较原始的类群。并认为单子叶植物起源于双子叶植物的毛茛目，将单子叶植物的发生列于双子叶植物之后（图 12-100）。

哈钦松系统较恩格勒系统有较大的进步，主要表现在把多心皮类作为演化的起点，在许多地方阐明了被子植物的演化关系，但其被子植物分为木本支和草本支的观点，目前已被认为是完全错误的。我国的《种子植物分类学》、《广州植物志》和《海南植物志》等均采用这一系统。

3. 塔赫他间系统

塔赫他间系统是由俄罗斯植物分类学家 Armen L. Takhtajan 于 1954 年在《被子植物起源》一书中发表的，1997 年新出版了《有花植物多样性和分类》(*Diversity and Classification of Flowering Plants*)，将被子植物分为 2 纲 17 亚纲 71 超目 232 目 591 科。该系统主张真花学说和单元起源的观点，认为两性花、双被花、虫媒花是原始的性状。草本植物是由木本植物演化而来；双子叶植物中木兰目最原始，单子叶植物中泽泻

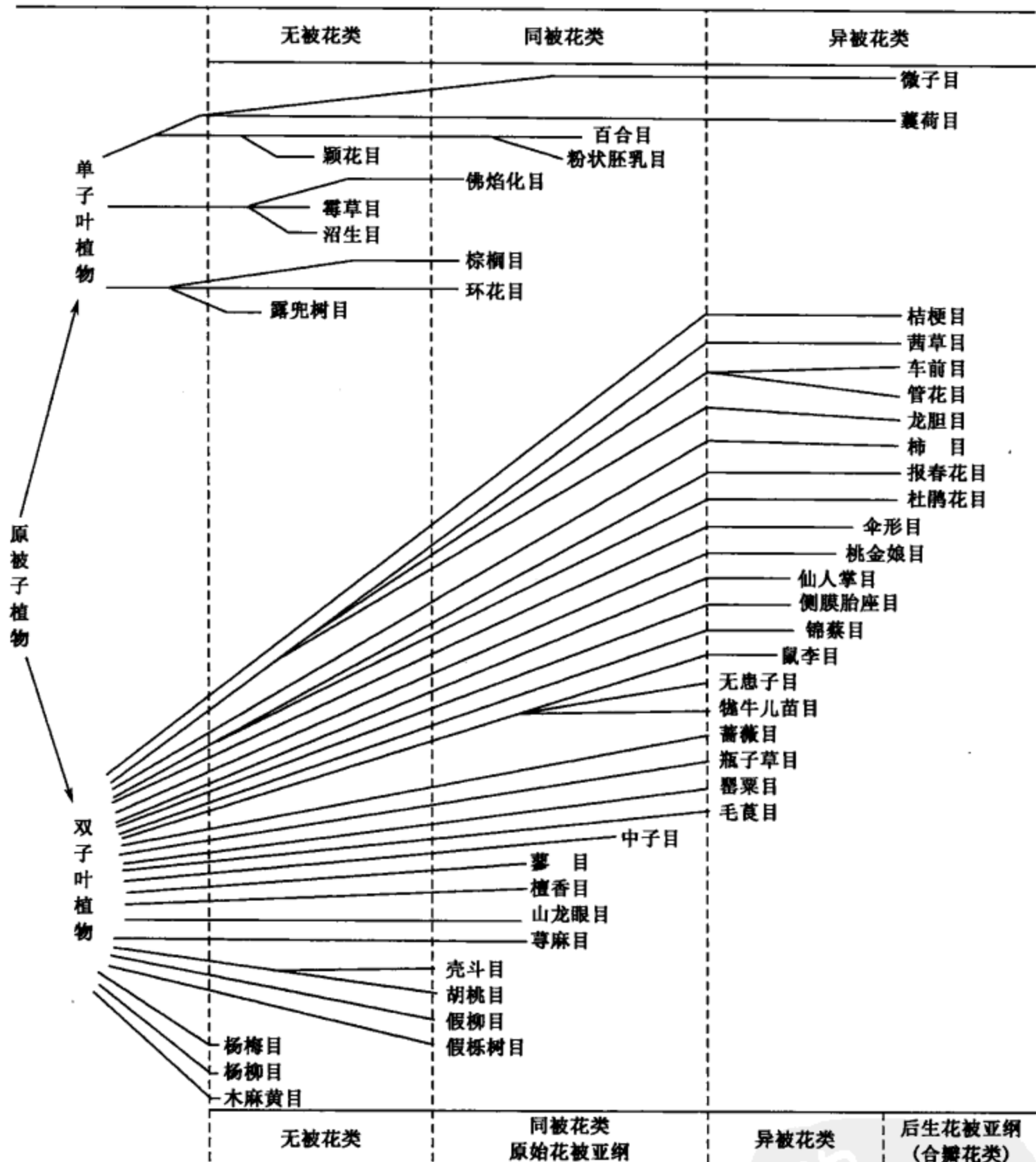


图 12-99 恩格勒被子植物分类系统图 (1897)

目最原始；泽泻目起源于双子叶植物的睡莲目。打破了传统的把双子叶植物纲分成离瓣花亚纲和合瓣花亚纲的概念，增加了亚纲的数目，调整了一些目、科，各目、科的安排更为合理。如果把连香树科独立为连香树目，把原属毛茛科的芍药属独立成芍药科等，都和当今植物解剖学、染色体分类学的发展相吻合，比以往的系统前进了一步。但该分类系统在分类等级上增设了“超目”，科的数量达到了 591 科，不利于教学中的应用（图 12-101）。

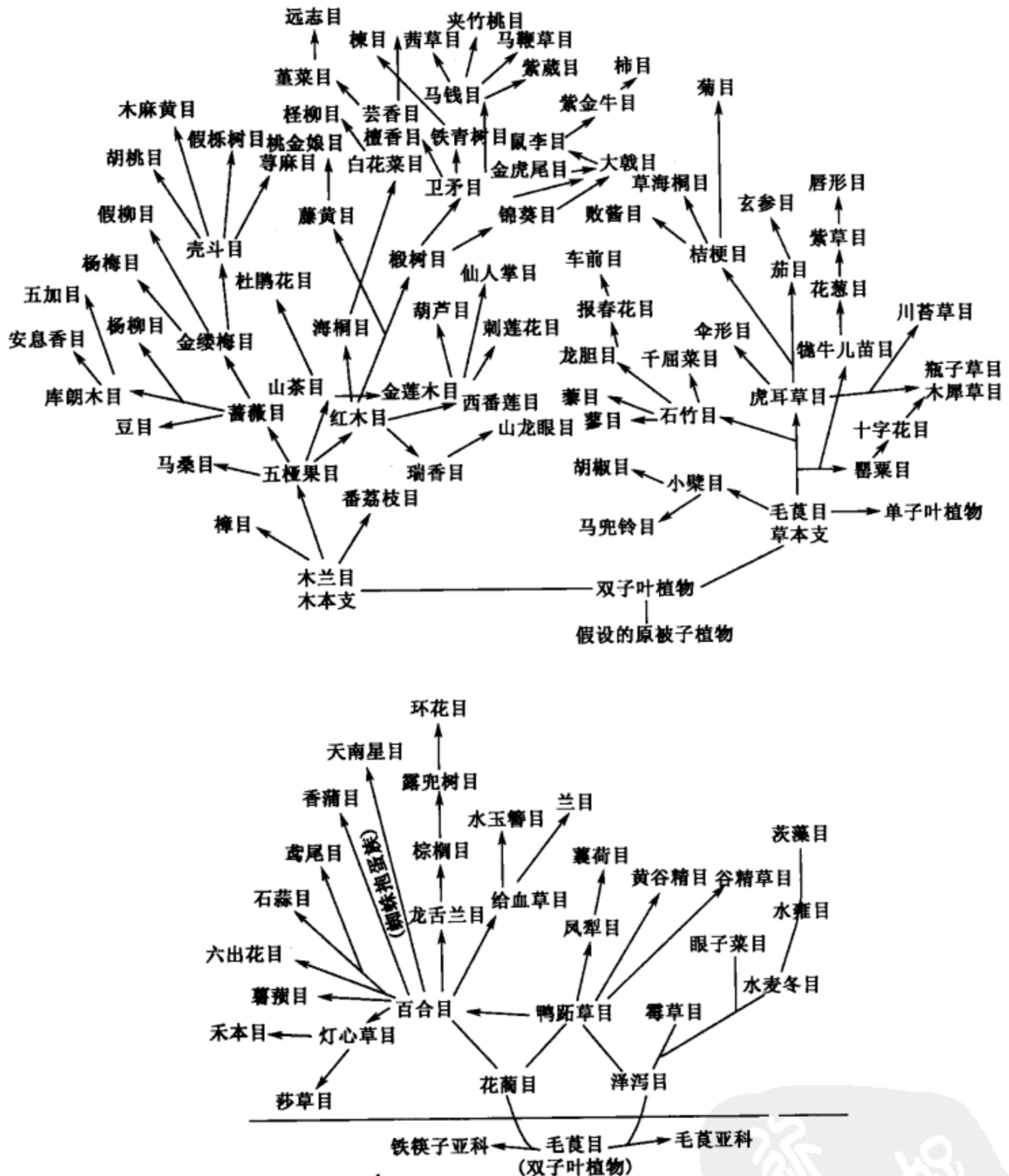


图 12-100 哈钦松被子植物分类系统图 (1973)

4. 克朗奎斯特系统

克朗奎斯特系统是由美国纽约植物园主任 Arthur Cronquist 于 1957 年在《双子叶植物目、科新系统纲要》一文中发表的, 于 1981 年《有花植物的综合分类系统》(*An Integrated System of Classification of Flowering Plants*) 和 1988 年《有花植物的进化和分类》(*The Evolution and Classification of Flowering Plants*) 进行了两次修订, 完善了他的系统体系。在他的系统中, 将被子植物分为 2 纲 11 亚纲 83 目 378 科。

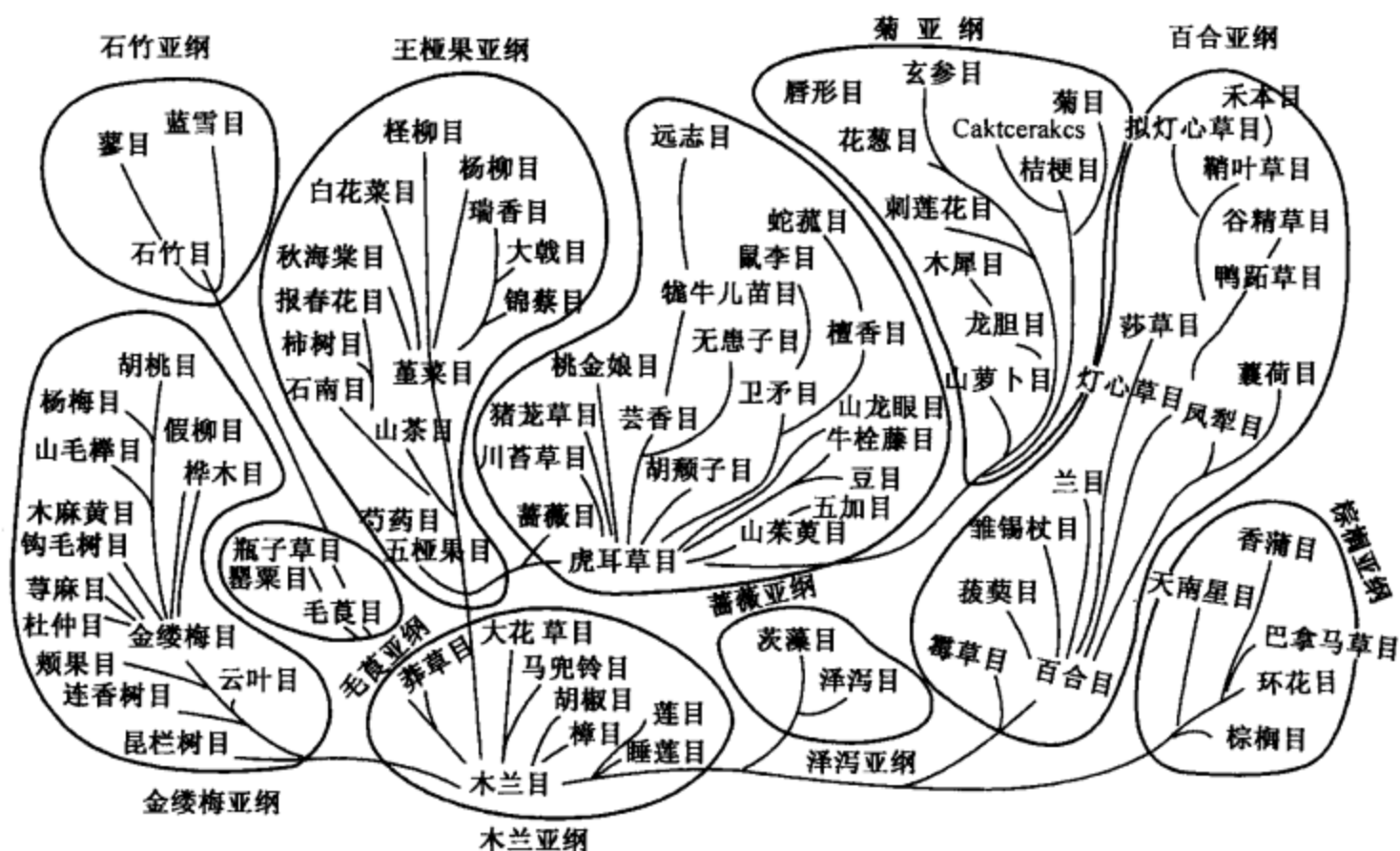


图 12-101 塔赫他间被子植物分类系统图 (1980)

该系统同样采用真花学说和单元起源的观点，认为有花植物起源于已经灭绝的种子蕨；木兰亚纲为被子植物的基础复合群，木兰目是最原始的代表；茱萸花序类植物起源于金缕梅目；单子叶植物来自于类似现代睡莲目的祖先；泽泻纲是百合亚纲进化线上近基部的 1 个侧枝；将被子植物分为木兰纲（双子叶植物）和百合纲（单子叶植物）。木兰纲包括 6 个亚纲，64 目，318 科；百合纲包括 5 亚纲，19 目，65 科；合计 11 亚纲，83 目，383 科。

克郎奎斯特接近于塔赫他间系统，但更为简化，取消了“超目”一级分类单位，科的数目有所压缩，范围比较适中，有利于教学（图 12-102）。目前该系统在全世界受到了普遍的重视，本教材的被子植物分科部分排序就是依据克郎奎斯特系统。

5. 胡先骕系统

我国著名植物分类学先驱胡先骕教授（1894~1968）在 1950 年发表了《被子植物的一个多元的新分类系统》。他认为，被子植物的发生是多元的，被子植物发生于遥远的中生代二叠纪、三叠纪之间；一方面上溯到亚苏铁之 *Williamsoniella* 与 *Wielandiella*，一方面与其他的一切裸子植物如苛得获（*Cordaite*）、银杏类、松杉类和苏铁类皆有渊源。并以为被子植物的茎叶花的演化基础在二叠纪初即已奠定。该系统认为：单子叶植物是独立发生的一支，沼生类、百合类和佛焰苞类来自多元祖先，如棕榈目与苏铁蕨有关；而双子叶植物中的木兰目、毛茛目、金缕梅目、羽状复叶类等均为古代原始类群。

6. 吴征镒分类系统

我国植物学家吴征镒等人在总结了比较形态学、化学分类学、古植物学、分支系统

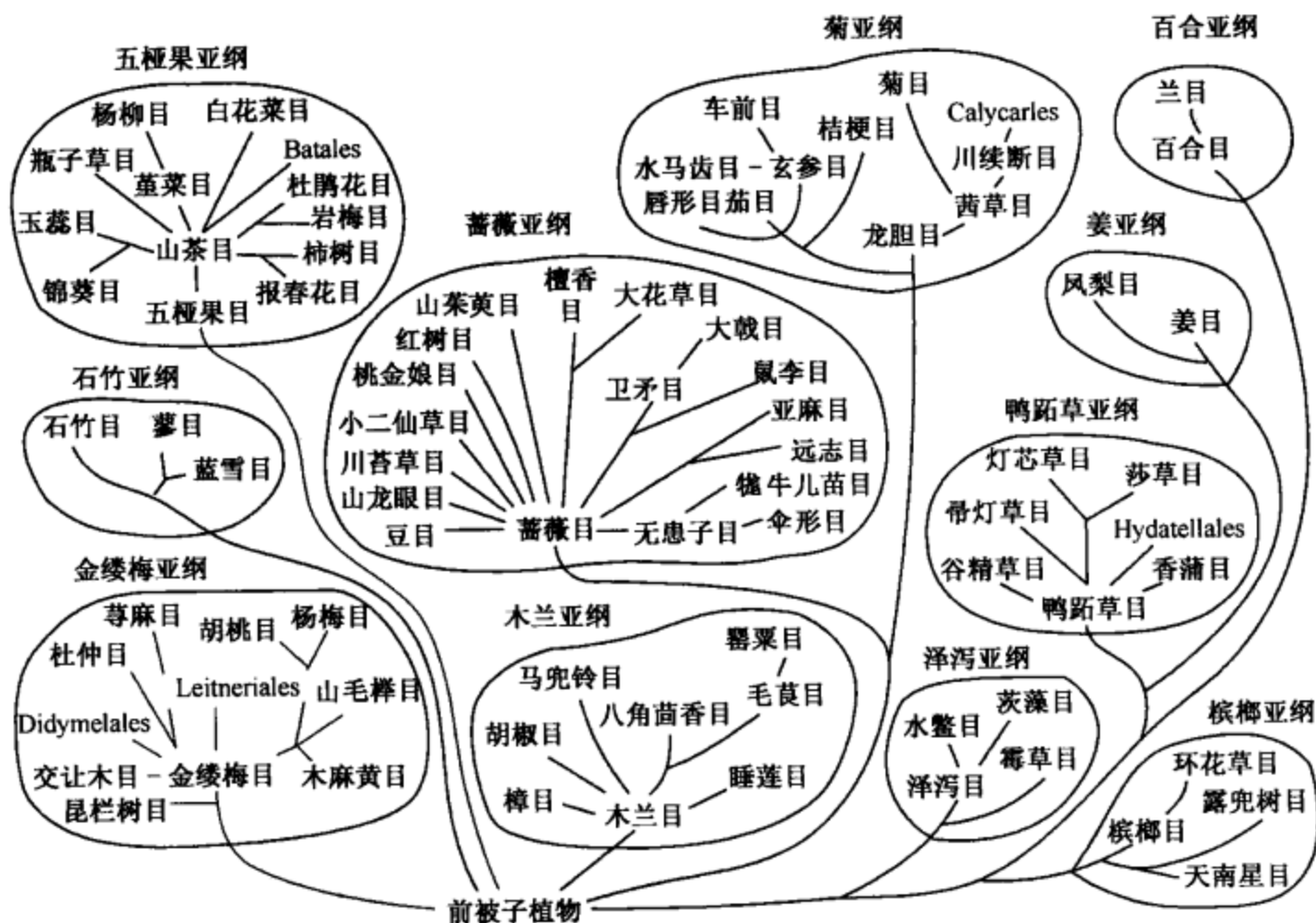


图 12-102 克郎奎斯特系统系统关系图 (1988)

学和分子系统学等的研究成果基础上，于 2002 年提出了被子植物的一个“多系、多期、多域八纲新分类系统”。该系统被学术界称为被子植物的多元分类系统。按照这个系统，在早白垩纪，被子植物通过 8 条主传代线进化至现今的被子植物 8 个纲，即：木兰纲 (Magnoliopida)、樟纲 (Lauropida)、胡椒纲 (Piperopida)、毛茛纲 (Ranunculopida)、金縷梅纲 (Hamamelidopida)、蔷薇纲 (Rosopida)、石竹纲 (Caryophyllopida) 和百合纲 (Liliopida)。“八纲系统”包含 40 亚纲、202 目、572 科，其中有 22 个新亚纲和 6 个新目为新命名。

7. APG 被子植物分类系统

APG 系统是由 29 位植物学家组成的被子植物系统发育小组 (The Angiosperm Phylogeny Group, APG) 于 1998 年出版了《被子植物 APG 分类法》，并提出该系统，后经 2003 年修订完善。该分类系统是现今分子系统学研究成果所然，也是全世界大部分著名植物分类学家智慧的结晶。

APG 系统提出了一个以“目”为单位的被子植物分类系统 (An ordinal classification for the families of flowering plants) [Annals of the Missouri Botanical Garden, 85 (4): 531~553, 1998]。该系统依据“单系原则”将全部被子植物个科目聚类成 3 大类、40 目、462 科。第一类为“木兰分支” (magnoliids)，包括樟目 (Laurales)、木兰目 (Magnoliales) 和胡椒目 (Piperales) 等；第二类为“单子叶植物分支” (monocots)，包括菖蒲目 (Acorales)、泽泻目 (Alismatales)、天门冬目 (Asparagales)、薯

蕨目 (Dioscoreales)、百合目 (Liliales)、露兜树目 (Pandanales) 和若干不确定的科, 另设鸭跖草分支 (commelinids) 包括棕榈目 (Arecales)、鸭跖草目 (Commelinales)、禾本目 (Poales)、姜目 (Zingiberales) 和金鱼藻目 (Ceratophyllales) 等; 第三类为“真双子叶植物分支” (eudicots), 真双子叶植物分支除了毛茛目 (Ranunculales)、山龙眼目 (Proteales) 和一些科外, 还包括“核心真双子叶植物分支” (core eudicots) (如石竹目 Caryophyllales, 檀香目 Santalales、虎耳草目 Saxifragales 和一些不确定的科)、“蔷薇分支” (rosids) (如牻牛儿苗目 Geraniales、桃金娘目 Myrtales 外, 包含 I 类真蔷薇分支和 II 类真蔷薇分支) 和“菊分支” (asterids) (除杜鹃花目 Ericales 及若干科外, 还有 I 类真菊分支和 II 类真菊分支)。APG II 被子植物分类系统 (2003) 基本分支特征如下:

被子植物 angiosperms :

木兰分支 magnoliids

单子叶植物分支 monocots

鸭跖草分支 commelinids

真双子叶植物分支 eudicots

核心真双子叶植物分支 core eudicots

蔷薇分支 rosids

I 类真蔷薇分支 eurosids I (包括卫矛目 Celastrales、葫芦目 Cucurbitales、豆目 Fabales、壳斗目 Fagales、金尾虎目 Malpighiales、酢浆草目 Oxalidales、蔷薇目 Rosales 等)

II 类真蔷薇分支 eurosids II (包括十字花目 Brassicales、锦葵目 Malvales、无患子目 Sapindales)

菊分支 asterids

I 类真菊分支 euasterids I (包括龙胆目 Gentianales、茄目 Solanales、唇形目 Lamiales) 和杜鹃花目 Ericales 及一些不确定的科

II 类真菊分支 euasterids II (包括伞形目 Apiales、冬青目 Aquifoliales、菊目 Asterales 等)

总结与复习

经典的植物分类, 是建立在对植物的形态特征的鉴别基础上的。花器官的特征和各组成部分的性状差异是物种鉴别的主要依据。

根据花瓣的数目以及离合程度可以分为舌状、筒状、漏斗状、钟状、轮状、十字型、蝶形等。

雄蕊的类型多种多样, 如单体雄蕊、二体雄蕊、多体雄蕊、二强雄蕊、四强雄蕊、聚药雄蕊和冠生雄蕊等。

雌蕊的类型也是多种多样, 如单雌蕊、复雌蕊和离生单雌蕊等。

无限花序的开花顺序由下向上, 或由边缘向中央, 可分为: 总状花序、穗状花序、肉穗花序、荻花序、伞房花序、伞形花序、头状花序、隐头花序, 以此作为单位还可构成复合的花序, 如复总状花序 (圆锥花序)、复穗状花序。有限花序开花顺序从上向下, 从内向外, 可分为单歧聚伞花序、二歧聚伞花序、多歧聚伞花序和轮伞花序。

被子植物亚门为双子叶植物和单子叶植物两个纲, 它们的主要形态特征比较如下表:

	双子叶植物纲	单子叶植物纲
子叶数目	2 片	1 片
根系	直根系	须根系
茎	茎内维管束环状排列,有形成层,次生组织发达	茎内维管束散生,无形成层,只有初生结构
叶脉	网状叶脉	平行叶脉或弧形叶脉
花基数	4 或 5	3

被子植物系统演化过程中,木兰科与毛茛科是双子叶植物中的原始类群。其原始性状主要为雄、雌蕊均为多数,离生,并作螺旋状排列。泽泻科和百合科是单子叶植物中较古老的类型。菊科是双子叶植物中最进化的一科,构成系统进化干的顶峰,具有多样的适应能力及进化性状,如头状花序是花序中进化的性状;花瓣联合、聚药雄蕊、子房下位,胚珠少数等都为进化的性状。兰科植物的花,形态结构高度特化是被子植物中适应于昆虫传粉的进化类群。禾本科的花高度简化,如花被退化、花粉松散、干燥光滑等性状适于风媒传粉,也是进化的类群。

对于经济价值高的植物所在科属要重点掌握其特征及识别要点。锦葵科中有重要的纤维作物,如棉花、洋麻等。单体雄蕊、花药 1 室及蒴果为该科的显著性状。豆科中有著名的油料作物和豆类杂粮,如大豆、花生、蚕豆、赤豆等。豆科植物的种类很多,根据花冠的形态、雄蕊的数目等再分为含羞草亚科、云实亚科和蝶形花亚科,应着重了解划分亚科的依据。十字花科是蔬菜类植物集中的科,并有重要的油料作物——油菜。蔷薇科中有许多果树和观赏植物。根据子房位置、胚珠数目、花托和果实的不同形态特征,可将其分为绣线菊亚科、蔷薇亚科、李亚科和苹果亚科四个亚科。唇形科中芳香植物和药用植物较多,它的最突出的性状是唇形花冠、子房深四裂、四个小坚果。百合科中蔬菜、药用、观赏植物资源丰富。它是单子叶植物的典型代表,要掌握它的典型性状。禾本科植物中,粮食作物种类特多。要着重掌握其花序、小穗和小花的结构特征,此外小穗在穗轴上的排列情况以及小穗两侧压扁或背腹压扁及小穗的脱落位置等性状,在禾本科分属分种中是重要的依据,也须加深理解。

在学习分类时,对于易于混淆的科、属可应用比较的方法,如蓼科与藜科、旋花科与茄科、莎草科与禾本科等主要特征的比较。

对于常见的经济植物,如桑、板栗、荞麦、茶、蓖麻、南瓜、胡萝卜、薄荷、慈姑、葱和常见的花卉等,要知道它们所属的科,并能按照该植物情况说出该科的特征。

学习被子植物分类系统时,应对于具代表性的恩格勒与哈钦松两个分类系统作一般的了解。它们的主要观点概括如下表:

恩格勒分类系统	哈钦松分类系统
假花说 蒴萼花序类植物(杨柳科,桦木科,胡桃科)等为原始类型,木兰科,毛茛科等为进化类型。单子叶植物排在双子叶植物前。	真花说 木兰目,毛茛目植物为原始类型,蒴萼花序类植物为进化类型。双子叶植物排在单子叶植物前。

练习与思考

1. 比较木兰纲与百合纲的主要区别。
2. 简述木兰科、毛茛科、蔷薇科、蝶形花科、杨柳科、十字花科、锦葵科、山茶科、芸香科、木樨科、葫芦科、茄科、唇形科、伞形科、菊科、泽泻科、莎草科、禾本科、百合科、兰科等科的主要识别特征,并列出常见代表植物。
3. 简述真花学说和假花学说的主要内容及其代表系统。

主要参考文献

- 艾铁民. 2004. 药用植物学. 北京: 北京大学医学出版社
- 曹慧娟. 1992. 植物学. 第二版. 北京: 中国林业出版社
- 陈俊愉, 程绪珂. 1989. 中国花经. 上海: 上海文化出版社
- 葛莘. 2004. 高级植物分子生物学. 北京: 科学出版社
- 胡适宜. 1982. 被子植物胚胎学. 北京: 高等教育出版社
- 李庆军, 许再富, 夏永梅, 张玲, 邓晓保, 高江云. 2001. 山姜属植物花柱卷曲性传粉机制的研究. 植物学报, 43 (4): 364-369
- 李雄彪. 1993. 植物细胞壁. 北京: 北京大学出版社
- 李扬汉. 1984. 植物学. 第二版. 上海: 上海科学技术出版社
- 李扬汉. 1985. 植物学. 第二版. 北京: 高等教育出版社
- 李正理, 张新英. 1983. 植物解剖学. 北京: 高等教育出版社
- 刘鼎新. 1997. 细胞生物学研究方法与技术. 北京: 北京医科大学/中国协和医科大学联合出版社
- 刘捷平. 1991. 植物形态解剖学. 北京: 北京师范大学出版社
- 刘穆. 2001. 种子植物形态解剖学导论. 北京: 科学出版社
- 陆时万, 徐祥生, 沈敏健. 2001. 植物学. 第二版. 北京: 高等教育出版社
- 阮成江, 钦佩, 韩睿明. 2004. 海滨锦葵的滞后自花授粉策略. 科学通报, 49 (24): 2620-2622
- 孙庆泉, 胡昌浩, 董树亭, 王空军. 2003. 我国不同年代玉米品种生育全程根系特性演化的研究. 作物学报, 5: 641-645
- 汤彦承, 路安民. 2003. 系统发育和被子植物“多系多期多域”系统——兼答傅德志的评论. 植物分类学报, 41 (2): 199-208
- 汤彦承, 路安民, 陈之端. 1999. 一个被子植物“目”的新分类系统简介. 植物分类学报, 37 (6): 608-621
- 王金发. 2003. 细胞生物学. 北京: 科学出版社
- 王金喜. 2004. 植物学. 北京: 科学出版社
- 王亚琴, 张康健, 黄江康. 2003. 植物衰老的分子基础与调控. 西北植物学报, 23 (1): 182-189
- 王中凤, 应铁进. 2004. 植物乙烯信号传导研究进展. 植物生理与分子生物学报, 30 (6): 601-608
- 王忠, 莫亿伟, 钱善勤, 顾蕴洁. 2003. 水稻根的负向光性及其影响因素. 中国科学 C 辑, 33 (1): 9-18
- 吴征镒, 路安民, 汤彦承, 陈之端, 李德珠. 2002. 被子植物的一个“多系多期多域”新分类系统总览. 植物分类学报, 40 (4): 289-322
- 吴征镒, 汤彦承, 路安民, 陈之端. 1998. 试论木兰植物门的一级分类——一个被子植物八纲系统的新方案. 植物分类学报, 36 (5): 385-402
- 肖德兴. 1994. 马尾松花粉中的淀粉粒和胼胝质. 实验生物学报, 27: 37-43
- 肖德兴, 陈祖铿. 1990. 黑松花粉个体发育的研究. 植物学报, 32: 847-851
- 徐汉卿. 1996. 植物学. 北京: 中国农业出版社
- 徐是雄. 1996. 植物细胞骨架. 北京: 科学出版社
- 薛绍白. 1998. 细胞生物学. 北京: 北京师范大学出版社
- 杨汉民. 1997. 细胞生物学实验. 北京: 高等教育出版社
- 杨世杰. 2002. 植物生物学. 北京: 科学出版社
- 杨永, 傅德志, 王祺. 2004. 被子植物花的起源: 假说和证据. 西北植物学报, 24 (12): 2366-2380
- 翟中和. 2000. 细胞生物学. 北京: 高等教育出版社
- 张大勇, 姜新华. 2001. 植物交配系统的进化, 资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 25: 130-143
- 张宪省, 贺学礼. 2003. 植物学. 北京: 中国农业出版社

- 郑光华. 2004. 种子生理研究. 北京: 科学出版社
- 植物学名词审定委员会. 1991. 植物学名词. 北京: 科学出版社
- 周云龙. 1999. 植物生物学. 北京: 高等教育出版社
- 邹建伟, 孙蒙祥, 杨弘运. 2004. 单胚 RT-PCR: 基因表达动态研究及应用技术探讨. 植物学报, 46 (5): 478-581
- Albani D, Robert LS, Donaldson PA, Altosaar I, Arnison PG, Fabijanski SF. 1990. Aracterization of a pollen-specific gene family from *Brassica napus* which is activated during early microspore development. Plant Mol Biol, 15: 605-622
- Bai X, Peirson BN, Dong F, Xue C, Makaroff CA. 1999. Isolation and characterization of SYN1, a RAD21-like gene essential for meiosis in *Arabidopsis*. Plant Cell, 11: 417-480
- Barrett SCH. 1993. The evolutionary biology of tristyl. In: Futuyma D, Antonovics J. Oxford surveys in evolutionary biology. Oxford: Oxford University Press. 283-326
- Carimi F, Zottini M, Formentin E, Terzi M, Lo Schiavo F. 2003. Cytokinins: new apoptotic inducers in plants. Planta, 216: 413-421
- Chen YC, McCormick S. 1996. Sidecar pollen, an *Arabidopsis thaliana* male gametophytic mutant with aberrant cell divisions during pollen development. Development, 122: 3243-3253
- Cronquist A. 1988. The evolution and classification of flowering plants. 2nd. New York: The New York Botanical Garden
- Dyachok JV, Wiweger M, Kenne L, Arnold SV. 2002. Endogenous nod factor like signal molecules promote early somatic embryo development in Norway spruce. Plant Physiol, 128 (2): 523-533
- Eady C, Lindsey K, Twell D. 1995. The significance of microspore division and division symmetry for vegetative cell specific transcription and generative cell differentiation. Plant Cell, 7: 65-74
- Gunawardena AHLAN, Deborah M, Michael BJ, Chris RH, David E. 2001. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize. Planta, 212: 205-214
- He C, Mascarenhas JP. 1999. MEI1, an *Arabidopsis* gene required for male meiosis: isolation and characterization. Sex Plant Report, 11: 199-207
- Hülkamp M. 1997. The *STUD* gene is required for male specific cytokinesis after telophase II of meiosis in *Arabidopsis thaliana*. Dev Biol, 187: 114-124
- Jones A. 2001. Programmed cell death in development and defense. Plant Physiol, 125: 94-97
- Kater MM, Franken J, Carney KJ, Colombo L, Angenent GC. 2001. Sex determination in the monoecious species cucumber is confined to specific floral whorls. Plant Cell, 13: 481-493
- Keegstra K, Kenneth WT, Bauer WD, Albersheim P. 1973. The Structure of plant cell walls: III. a model of the walls of suspension cultured sycamore cells based on the interconnections of the macromolecular components. Plant Physiol, 51: 188-197
- Kenneth WT, Keegstra K, Bauer WD, Albersheim P. 1973. The structure of plant cell walls: I. the macromolecular components of the walls of suspension-cultured sycamore cells with a detailed analysis of the pectic polysaccharides. Plant Physiol, 51: 158-173
- Ke-Wei Liu, Zhong-Jian Liu, Lai-Qiang Huang, Li-Qiang Li, Li-Jun Chen, Guang-Da. 2006. Tang pollination: self-fertilization strategy in an orchid. Nature, 441, 945-946
- Lamport DTA, Epstein L. 1983. A new model for the primary cell wall: a concatenated extensin-cellulose network. In: Randall DD, Blevins DG, Larson RL, Rapp BJ. Current topics in plant biochemistry and physiology. Columbia: University of Missouri, 73-83
- Li QJ, Xu ZF, Kress WJ, Xia YM, Zhang L, Deng XB, Gao JY, Bail ZL. 2002. Flexible style that encourages outcrossing. Nature, 410: 432
- Lloyd DG, Webb CJ. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms: I. Dichogamy. New Zeal J Bot, 24: 135-162
- Mascarenhas J P. 1990. Gene activity during pollen development. Ann Rev Plant Physiol, 41: 317-318

- Mena M, Ambrose BA, Meeley RB, Mena M, Ambrose BA, Meeley RB, SP Briggs, MF Yanofsky, RJ Schmidt. 1996. Diversification of C-function activity in maize flower development. *Science*, 274 (5292): 1537-1540
- Otegui M, Staehelin LA. 2000. Syncytial type cell plates: a novel kind of cell plate involved in endosperm cellularization of *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 12: 933-947
- Papini A, Mosti S, Brighigna L. 1999. Programmed cell death events during tapetum development of angiosperms. *Protoplasma*, 207: 213-221
- Pelaz S, Ditta GS, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF. 2000. B and C floral organ identity functions require SEPALLATAMADS-box genes. *Nature*, 405: 200-203
- Renner SS, Ricklefs RE. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *Am J Bot*, 82 (5): 596-606
- Roberts MR, Robson F, Foster GD, Draper J, Scott RJ. 1991. A *Brassica napus* mRNA expressed specifically in developing microspores. *Plant Mol Biol*, 17: 295-299
- Rodkiewicz B, Duda E. 1988. Aggregation of organelles in meiotic cells of higher plants. *Acta Soc Bot Pol*, 57: 637-654
- Shukla AK, Vijayaraghavan MR, Chaudhry B. 1998. Biology of pollen. New Delhi: APH Publishing Corporation
- Spielman ML. 1997. Tetraspore is required for male meiotic cytokinesis in *Arabidopsis thaliana*. *Development*, 124: 2645-2657
- Terasaka O, Niitsu T. 1987. Unequal cell division and chromatin differentiation in pollen grain cells. I. centrifugal, cold and caffeine treatments. *Bot Mag Tokyo*, 100: 205-216
- Theissen G, Becker A, Winter K-U, Münster T, Kirchner C, Saedler H. 2002. How the land plants learned their floral ABCs: the role of MADS box genes in the evolutionary origin of flowers. In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA. Developmental genetics and plant evolution. London: Taylor & Francis, 173-205
- Twell D. 1992. Use of a nuclear targeted β -glucuronidase fusion protein to demonstrate vegetative cell-specific gene expression in developing pollen. *Plant J*, 2: 887-892
- Wang YQ, Zhang DX, Renner SS, Chen ZY. 2004. A new self pollination mechanism. *Nature*, 431 (7004): 39-40
- Went J R, Cresti M. 1989. Cytoplasmic differentiation during tetrad formation and early microspore development in *Impatiens sultani*. *Protoplasma*, 148: 1-7
- Weterings K, Reijnen W, Aarssen RV, Kortstee A, Spijkers J, Herpen MV, Schranwen J, Wullems G. 1992. Characterization of a pollen specific cDNA clone from *Nicotiana tabacum* expressed during microgametogenesis and germination. *Plant Mol Biol*, 18: 1101-1111
- Yang M, Hu Y, Lodhi M, McCombie WR, Ma H. 1999. The *Arabidopsis* SKP1, LIKE gene is essential for male meiosis and may control homologue separation. *Proc Natl Acad Sci*, 96: 11416-11421
- Yang WC, Venkatesan S. 2000. Genetics of gametophyte biogenesis in *Arabidopsis*. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 53-57



附表 1 国外植物学发展大事记

年 代	代表人物	国 别	主 要 事 件
公元前 5000 年	古巴比伦人,亚述人	古巴比伦、 亚述	区分出枣椰的雌雄性别
公元前 2000 年	汉穆拉比人	汉 穆 拉 比 王朝	首次报道人工授粉
公元前	西奥弗拉斯脱	古希腊	《植物志》、《植物的历史和植物的本源》
公元前 1 世纪	P. 迪奥斯科里德斯	罗马	本草学著作《医药资料》
16 世纪	O. 布龙费尔斯	德国	描述 260 种植物,试图编写地方植物志
	H. T. 博克;L 福克斯		描述 500 种植物
	A. 切萨皮诺	意大利	出版《植物十六卷》(1583)
17 世纪	R. J. 卡梅拉里乌斯	德国	证明花药是植物的雄性器官,子房和花柱是植物的雌性器官(1694)
	G. 博安	瑞士	描述 6000 种植物;对植物进行从简到繁的排序;提出种属和同种异名概念,将相似的植物置于同一属并给以不同的“种加词”,成为最早的双名法
	J. P. de 图内福尔	法国	提出以名词做属名,将植物分为 22 纲和 122 组,描述了 698 个属
18 世纪	C. 林奈	瑞典	出版《自然系统》依据雄蕊的有无和数目,将植物分为不同的纲目属种;完善和推广了“双名法”(1735)
	J. G. 克尔罗伊特	德国	杂交(正交、反交与回交)试验与技术成熟
19 世纪	C. R. 达尔文	英国	出版《物种起源》,提出进化论观点(1859)
	E. 海德格尔	德国	将“生态学”概念引入自然科学中(1866)
	C. Г 纳瓦申	俄国	发现被子植物的双受精现象(1898)
	G. B. 阿米奇	意大利	观察到花粉管进入子房并到达胚珠的珠孔
	E. A. 施特拉斯布格师生	德国	确定花粉粒具有 2 核或 3 核结构;描述了胚囊发育与精卵结合过程(1879)
	W. 霍夫迈斯特	德国	发现藓类、蕨类植物精子器中的精子与颈卵器中卵融合的过程(1849)
	N. 普林斯海姆	德国	发现藻类植物的受精过程(1855)
	G. J. 孟德尔	奥地利	发现植物遗传的分离规律、自由组合规律(1866)
20 世纪	J. 华升、F. 克里克	美国、英国	发现 DNA 的双螺旋结构(1953)
	众多科学家	全世界	电子显微镜揭示细胞膜系统、非膜系统的组成结构和功能
	H. T. 奥德姆	美国	《系统生态学》(1983)

附表 2 中国植物学发展大事记

年 代	主 要 事 件	代表人物
7000 年前	采集、种植植物	两河流域先民
前 2196 年	著《山海经》18 卷,多有植物及其地理分布的描述	汉晋人?
夏(前 21-前 16 世纪)	著《夏时》描述了几十种植物在不同时期生长、繁殖或栽培	夏朝子民
商(前 16-前 11 世纪)	甲骨文记有禾、秫、黍、粟、桑、栗、杞、柏等	商朝子民
周(前 1796-前 771 年)	著《诗经》	周朝臣民
春秋战国(前 770-前 221)	著《神农本草经》,最古老的草药书	子仪?
汉初(前 3 世纪前后)	著《尔雅》之“释草”、“释木”专篇	秦汉时人或孔子门人?
魏	著《齐民要术》(533~544),提出豆、谷轮作	贾思勰
晋	著《南方草木状》,最古老的药典	嵇含
南朝(梁)	著《本草经集注》分植物为草木、果、菜、米实类	陶弘景
唐	著《新修本草》(《唐本草》)(657~659)	苏敬等
宋(960~1279)	著《洛阳牡丹记》(1031)	欧阳修
	著《荔枝谱》(1059)	蔡襄
	著《本草图经》(1061)记植物 400 余种,有图说	苏颂等
	著《橘录》(1178)	韩彦直
	著《金漳兰谱》(1233)	赵时庚
	著《菌谱》(1245)	陈仁玉
	著《花果卉木全芳备祖》(1256)	陈景沂
元	著《农书》(《王祯农书》1313 年前后)中的“百谷谱”,对谷属、蔬(luǒ)属、蔬属、果属、竹木、杂类等作物栽培进行了分论。	王祯
明	著《救荒本草》(1406)我国乃至世界最早研究野生食用植物的著作	朱橚
	著《群芳谱》(1621)	王象晋
	著《农政全书》(1628 年成书,1639 年刊出)	徐光启
	著《天工开物》(1637)	宋应星
	著《本草纲目》(1596)	李时珍
清	著《植物名实图考》(1846)	吴其濬
	编译《植物学》(1858)	李善兰
1898 年	译著《天演论》“物竞天择,适者生存”的生物进化思想,在中国思想界产生较大的影响	严复
1893 年	光绪十九年,湖北“自强学堂”设置植物学课程	光绪
1897 年	创立《农学报》(上海)	罗振玉
1926 年	蕨类植物的组织学研究	张景钺
1933 年	中国植物学会成立(南京)	钱崇澍
1944 年	成立植物研究所(北碚)	罗宗洛
近 50 多年来	选育水稻“三系”,培育出强优势杂交水稻(1973)	袁隆平
	《中国植物志》、《中国高等植物图鉴》、《中国经济植物志》、《中国真菌志》、《中国经济海藻志》、《中国黄海海藻志》等,各类地方志,植物学报、植物分类学报等刊物相继出版发行,各类植物研究所成立和开展工作	新中国的政府、机构和科学家们
	籼稻 9311 基因组等一大批科学研究计划实施	

附表 3 细胞发现和细胞学相关的大事记

年份	科学家名字(国家)	观察与发现内容
	惠根斯	惠根斯目镜
1600s	H. Janssen; Z. Janssen	首架复式显微镜
1665	R. Hook	细胞(实为细胞壁)
	A. Van Leewenhoek	原生动物、精细胞、红细胞
1671	M. Maipighi	植物体由许多细胞构成
1809	C. B. Mirbel	植物由具独立性的细胞(具膜的细胞)所组成
1824	H. Dutrocher	一切动植物的器官、组织都由不同形态的细胞组成
1831	R. Brown	兰科植物表皮细胞含有细胞核
1838	M. J. Schleiden	植物都是由细胞构成的;植物的胚由单个细胞发育而成
1839	T. Schwann	提出细胞学说
1840	J. E. Purkinje	动物细胞中有肉样物质
1841	R. Remark	发现鸡胚血细胞的直接分裂
1846	H. Von Mohl	植物细胞中有肉样物质
1846	J. E. Purkinje	将动植物细胞中的肉样物质命名为原生质
1848	W. Hofmeister	在鸭趾草花粉母细胞中看到核的消失和球状小体的出现
1855	R. Virchow	细胞来自于细胞,一个细胞分裂可产生新细胞
1861	M. Schultze; R. Virchow	有机体的组织单位是一团原生质;一切细胞来自细胞
1875	O. Hertwig	发现精卵细胞的核融合
1879	W. Flemming; E. Strasburger	在动植物细胞中发现了细胞的间接分裂
1879	W. Schleicher	发现染色小体与核分裂行为
1880	W. Flemming	称直接分裂为无丝分裂、间接分裂或核分裂为有丝分裂
1880	J. Von Hanstein	提出原生质体概念
1880	T. Boveri	发现细胞中心粒
1883	E. Van Beneder	发现动物细胞的减数分裂
1883	Van Beneden	再次发现中心粒
1883	W. Roux	染色体是遗传物质的携带者
1883	A. Weismann	提出种质学说
1885	C. Rabl	子细胞中的染色体与母细胞相同
1886	E. Strasburger	发现植物细胞的减数分裂
1888	H. W. G. Waldeyer-Harz	将染色小体命名为染色体
1889	C. Benda	发现线粒体
1892	O. Hertwig	细胞学诞生(Die Zelle Und Das Gewebe)
1896	E. B. Wilson	出版(The Cell in Development and Heredity)
1898	C. Golgi	发现高尔基体
1931	M. Knoll, E. Ruska	发明电子显微镜
1939	众多科学家	用电子显微镜观察了线粒体、高尔基体、细胞膜、核膜、核仁、内质网、核糖体、溶酶体核孔复合体及细胞骨架等
1953	Watson, Crick	发现 DNA 双螺旋结构,开辟了分子生物学研究的新纪元
1965	E. D. P. de Robertis	出版(Cell Biology)