

第二章 植物体的形态结构和发育

主要教学内容：种子的组成部分和主要类型及萌发过程；根，茎，叶的形态结构，生长发育，生理功能；根瘤菌和菌根及其对植物根生理活动的意义；营养器官的变态；营养器官在结构上的相互联系。

重点和难点：种子的组成部分和主要类型、种子萌发的过程、各营养器官的结构和生长发育。

教学方式：课堂讲授 7 学时，实验 7 学时。教师多媒体讲授，动画来显示种子萌发的基本过程

第一节 种子的萌发和营养器官的发生

一、种子的结构

(一)一般种子的结构：胚、胚乳、子叶、种皮。

种子(seed)在大小、形状和颜色等方面，因植物的种类不同而有较大的差异。种子虽然在形状、大小和颜色各方面存有差异，但其基本结构是一致的。种子里面有胚，部分植物的种子还有胚乳，在种子的外面有种皮。

1、胚：构成种子最重要的部分，它是由胚芽、胚根、胚轴和子叶四部分所组成。种子萌发后，胚根、胚芽和胚轴分别形成植物体的根、茎、叶及其过渡区，因而胚是植物新个体的原始体。

2、胚乳：种子内贮藏营养物质的组织。种子萌发时，其营养物质被胚消化、吸收和利用。有些植物的胚乳在种子发育过程中，已被胚吸收、利用，所以这类种子在成熟后无胚乳。种子内贮藏的营养物质主要有淀粉、脂肪和蛋白质。根据贮藏物质的主要成分，作物的种子可分为淀粉类种子，如水稻、小麦、玉米和高粱等；脂肪类种子，如花生、油菜、芝麻和油茶等；蛋白质类种子，如大豆。

3、种皮：种子外面的保护层。种皮的厚薄、色泽和层数，因植物种类的不同而有差异。成熟的种子在种皮上通常可见种脐（是种子从果实上脱落后留下的痕迹）和种孔。

(二)种子的类型

1、单子叶有胚乳种子：如水稻、小麦、玉米、高粱、洋葱等植物的种子。

2、双子叶有胚乳种子：蓖麻、茄、辣椒、桑、柿等植物的种子。

3、单子叶无胚乳种子：慈姑的种子。

4、双子叶无胚乳种子：如花生、棉花、茶、豆类、瓜类及柑桔类的种子。

二、种子萌发、幼苗的形成和类型

(一)种子休眠和种子寿命

种子是有一定寿命的，超过了一定的期限，就会丧失它的活力，不再萌发。种子寿命的长短，因植物不同，差异很大。

(二)种子萌发的条件

种子萌发需要充足的水分、种子萌发需要足够的氧气、种子萌发需要适当的温度

(三)种子萌发成幼苗的过程

发育正常的种子，在适宜的条件下开始萌发。通常是胚根先突破种皮向下生长，形成主根。然后，胚芽突出种皮向上生长，伸出土面而形成茎和叶，逐渐形成幼苗。种子萌发过程中先形成根，是具有生物学意义的，因为根发育较早，可以使早期幼苗固定于土壤中，及时从土壤中吸取水分和养料，使幼小的植物能很快地独立生长。

(四)幼苗的类型

1、子叶出土的幼苗

种了萌发时，随着胚根突出种皮，下胚轴背地性迅速伸长，将子叶推出地面。幼苗在子

叶下的一部分主轴是由下胚轴伸长而成的；子叶以上和第一真叶之间的轴是由上胚轴形成的。子叶出土后通常变为绿色，可以暂时进行光合作用。以后胚芽发育形成地上的茎和真叶。子叶内营养物质耗尽即枯萎脱落。如大豆、油菜、瓜类等种子。

2、子叶留土的幼苗

种了萌发时，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，子叶留于土壤中。如豌豆、小麦、玉米的种子。花生种子的萌发，兼有子叶出土和子叶留土的特点。它的上胚轴和胚芽生长较快，同时下胚轴也相应生长。所以，播种较深时，则不见子叶出土；播种较浅时，则可见子叶露出土面

第二节 根

根是植物在长期适应陆生生活过程中发展起来的器官，其外形一般呈圆柱形，在土壤中生长愈向下愈细，并分枝形成复杂的根系。根的细胞中一般不含叶绿体，不分节与节间，不生叶、芽和花。

一、根的形态及其在土壤中的分布

(一)根的类型 主根，侧根，不定根。

1、主根 最初由种子的胚根直接发育而来的根称主根(main root)。

2、侧根 主根生长到一定长度，从其侧面生出许多支根，成为侧根(lateral root)，侧根又能生出新的次一级侧根，如此多次反复分枝，就形成根系。

3、定根 凡是直接或间接由胚根发育而成的主根及其各级侧根称为定根(normal root)，都有固定的生长部位。

4、不定根 有些植物的根的发生没有一定的位置，不是直接或间接来源于胚根，而是从茎、叶或其它部位生长出来的根，这样的根称为不定根(adventitious root)。如秋海棠、落地生根的叶或柳树的枝条插入土中后所生出的根，还有水稻、小麦等单子叶植物的种子萌发后，主根不久即枯萎，从茎的基部或节上长出的须根。

(二)根系

1、直根系：凡主根粗壮发达，主根和侧根有明显区别的根系称为直根系，如棉花、油菜等双子叶植物。

2、须根系：主根不发达或很早就停止生长，由茎基部产生的不定根组成的根系。如水稻、小麦、玉米等大多单子叶植物的根系。

(三)根在土壤中的分布

二、根的结构

(一)根尖的结构及其发展

从根的纵向看，根由根尖和次生根(老根)组成，根尖是指根的顶端到根毛处的一段，其上为次生根(老根)。根尖是根生命活动最活跃的部位，根的生长、组织的形成以及根分和物质的吸收主要由根尖来完成。根尖从顶端起可依次分为根冠、分生区、伸长区和成熟区四个部分。各区的生理机能不同，细胞的形态结构也不同，除根冠与分生区之间的界限较明显外，其它各区细胞分化是逐渐过渡的。并无严格界限。

1、根冠：位于根的顶端，由多层排列疏松的薄壁细胞组成。从外形上看，根冠象一帽状物套在分生区的外方，有保护幼嫩的分生区不受擦伤的作用。根冠外层细胞的外壁有粘液覆盖，使根尖易于在土壤颗粒间推进，减少阻力。此外，根冠还与根的向地性生长有关。根冠细胞中常含有淀粉体，且多集中分布在细胞下方。一些水生植物和对重力不敏感的攀援植物根冠细胞中往往没有淀粉体。因此多数人认为，细胞中淀粉体的分布可能与根的向地生长有一定的关系。淀粉体有平衡石的作用，它们把重力传至质膜，质膜是感受重力的敏感部位，进而引起一系列生化反应和向地性有关物质的产生和移动，最后导致根的向地性生长。

根冠表层细胞脱落后,由分生区细胞产生新的细胞补充,从而使根冠保持一定的形状和厚度。

2、分生区:分生区大部分被根冠包围,是根内产生新细胞、促进根尖生长的主要部位,也称生长点。分生区由一群排列紧密、细胞壁薄、细胞核相对较大,细胞质丰富、无明显液泡,且具分裂能力的分生组织组成。

分生区的前端由具有持续分裂能力的原分生组织组成,其排列和分裂活动具有分层特性。后面为初生分生组织。初生分生组织由原分生组织分裂而来,细胞分裂能力逐渐减弱,并进行初步分化,最外层的初生分生组织称为原表皮,中央部分是原形成层,两者之间为基本分生组织。上述三部分起源于原分生组织的不同层次。根分生区的原分生组织和初生分生组织位于根的顶端部位,因而又称为顶端分生组织。

在许多植物根尖分生组织中心,有一群分裂活动很弱的细胞群,它们合成核酸和蛋白质的速度缓慢,线粒体等细胞器较少,称为不活动中心。由于不活动中心的存在,人们认为,根尖顶端的原始分生组织的范围较大,其细胞分布于半圆形不活动中心边缘。不活动中心可能是合成激素的场所,也可能是贮备的分生组织。

3、伸长区:伸长区基本上由初生分生组织组成,但向着成熟区分裂活动愈来愈弱,分化程度则逐渐加深,细胞普遍伸长,出现明显液泡。在靠近成熟区的原形成层部位有筛管和导管出现。由于伸长区细胞迅速同时伸长,再加上分生区细胞的分裂、增大,致使根尖向土层深处生长,有利根的吸收作用。

4、成熟区(根毛区):成熟区位于伸长区上方,此区内部细胞已停止伸长,形成了各种成熟组织。成熟区表面密被根毛,因此该区又称根毛区。根毛的形成扩大了根的吸收面积,所以成熟区是根吸收能力最强的部位。

(二) 根的初生结构

1. 双子叶植物根的初生结构

根的初生结构就是成熟区的结构,它由初生分化组织分化而来,因而得名。根的初生结构由外至内明显地分为表皮、皮层和中柱三个部分。

1、表皮:表皮包围在成熟区的外方,常由一层细胞组成,细胞排列紧密,由原表皮发育而来,细胞的长轴与根的纵轴平行。表皮细胞的细胞壁不角化或仅有薄的角质膜,适于水和溶质通过,部分表皮细胞的细胞壁还向外突出形成根毛,以扩大根的吸收面积。对幼根来说,表皮的吸收作用显然比保护作用更重要,所以根的表皮是一种吸收组织。

2、皮层:皮层位于表皮与中柱之间,由多层体积较大的薄壁细胞组成,细胞排列疏松,有明显的细胞间隙。皮层最内一层排列紧密的细胞成为内皮层,在其细胞的径向壁和横壁上有一条木化和栓化的带状加厚区域,称为凯氏带。内皮层的这种特殊结构,阻断了皮层与中柱间通过胞间隙和细胞等质外体运输途径,进入中柱的溶质只能通过内皮层细胞的原生质体,从而使根对物质的吸收具有选择性。

3、中柱:中柱是指内皮层以内的中轴部分,由原形成层分化而来,中柱由中柱鞘、初生木质部、初生韧皮部和薄壁细胞组成,少数植物的根内还有髓。

(1) 中柱鞘:位于中柱最外层,通常由 1-2 层排列整齐的薄壁细胞组成,中柱鞘有潜在的分裂能力,可产生侧根、木栓形成层和维管形成层的一部分。

(2) 初生木质部:初生木质部位于根的中央,主要由导管和管胞组成,横切面上呈辐射状,有几个辐射角就称为几原型的木质部。初生木质部辐射角外侧的导管先分化成熟,主要由环纹、螺旋导管组成,称为原生木质部,内方较晚分化成熟的导管主要是梯纹、网纹和孔纹导管,称为后生木质部。初生木质部这种由外向内逐渐成熟的方式称为外始式。根出生木质部的这种发育方式,缩短了水分横向输导的距离,提高了输导效率。

(3) 初生韧皮部:初生韧皮部形成若干束分布于初生木质部辐射角之间,也有原生韧皮部和后生韧皮部之分。原生韧皮部在外,一般由筛管组成,常缺少伴胞;后生韧皮部位于内方,

主要由筛管和伴胞组成，只有少数植物有韧皮纤维存在。

(4) 薄壁细胞：薄壁细胞分布于初生韧皮部与初生木质部之间，在次生长开始时，其中一层由原形成层保留下来的薄壁细胞，将来发育成维管形成层的主要部分。少数植物中央有髓，也由薄壁细胞组成。

2、单子叶植物根的初生结构

由表皮、皮层和中柱三部分组成，但各部分结构均有其特点，特别是不产生形成层，没有次生长和次生结构。

(1) 表皮：表皮为最外层细胞，也有根毛形成。

(2) 皮层：位于表皮和中柱之间，靠近表皮几层为外皮层，细胞在发育后期常形成栓化的厚壁组织，在表皮、根毛枯萎后，代替表皮行使保护作用。外皮层以内为皮层薄壁细胞，数量较多，水稻的皮层薄壁细胞在后期形成许多辐射排列的腔隙，以适应水湿环境。

内皮层的绝大部分细胞径向壁、横壁和内切向壁五面增厚，只有外切向壁未加厚，在横切面上，增厚的部分呈马蹄形。但正对着初生木质部的内皮层细胞常停留在凯氏带阶段，称为通道细胞。

(3) 中柱：中柱也分为中柱鞘、初生木质部和初生韧皮部等几个部分。绝大多数单子叶植物根的束间薄壁组织不发育为形成层，不进行次生长，不产生次生结构。中柱中央为髓部。在根发育后期，髓、中柱鞘等组织常木化增厚，整个中柱既保持了输导功能，又有坚强的支持巩固作用。

(三)侧根的形成

植物在初生长过程中，能不断产生侧根，侧根起源于中柱鞘。当侧根开始发生时，一定部位的中柱鞘细胞恢复分裂能力，它们首先进行平周分裂，增加细胞层数，然后进行多方向分裂，形成侧根原基。侧根原基的顶端逐渐分化形成根冠和分生区，随着内部分生区细胞的不断分裂、生长和分化，最后侧根原基穿过母根的外皮层、表皮形成侧根。分生区后同样产生伸长区和成熟区，并分化出输导组织与母根的维管系统相连。

(四)根的次生长和次生结构

大多数双子叶植物的根在完成初生长形成初生结构后，开始出现次生分生组织——维管形成层和木栓形成层，进而产生次生组织，使根增粗。这种由次生分生组织进行的生长，称为次生长，所形成的结构称为次生结构。

1、维管形成层的产生和活动

根的次生长开始时，在成熟区初生韧皮部内侧与初生木质部内凹部分之间，由原形成层保留下来未分化的薄壁细胞恢复分裂能力形成维管形成层片层。随后，各段维管形成层逐渐两侧扩展，直到与中柱相接。此时，正对原生木质部外面的中柱鞘细胞也恢复分生能力，成为维管形成层的另一部分，并与先前产生的相衔接。至此，维管形成层成为一连续波浪状的形成层环。

维管形成层形成后，主要进行切向分裂，向内产生新细胞，分化后形成新的木质部，加在初生木质部的外方，称为次生木质部；向外分裂所产生的细胞形成新的韧皮部，加在初生韧皮部的内方，称为次生韧皮部。次生木质部和次生韧皮部的组成成分，基本上与初生木质部和初生韧皮部相同。在靠近初生韧皮部内侧的维管形成层发生较早，分裂活动也较快，结果使维管形成层由波浪状环逐渐发展成圆形的环。维管形成层除产生次生木质部和次生韧皮部外，在正对初生木质部辐射角处，由中柱鞘发生的维管形成层则分裂形成射线。射线由径向排列的薄壁细胞组成，是根内的横向运输系统。

2、木栓形成层的发生、活动及周皮的形成

随着次生组织的增加，中柱不断扩大，到一定的程度，势必引起中柱鞘以外的皮层、表皮等组织破裂。在这些外层组织破坏前，中柱鞘细胞恢复分裂能力，形成木栓形成层。木栓

形成层形成后，进行切向分裂，向外和向内各产生数层新细胞。外面的几层细胞发育成为木栓形成层；内层的细胞则形成栓内层，在加上木栓形成层本身，三者合称周皮。

三、根瘤和菌根

1、根瘤是根瘤细菌侵入豆科植物根部细胞而形成的瘤状共生结构。在这种共生关系中，豆科植物为根瘤提供有机物、矿物质和水，而根瘤菌则可将空气中的 N_2 转变为氨供豆科植物利用。

豆科根瘤的形成过程。

- ①幼苗期间分泌物吸引，分布在附近的根瘤菌，大量繁殖。
- ②根瘤菌产生分泌物，使根毛卷回，膨胀，并使部分壁细胞溶解，菌入侵根毛。
- ③在根毛中滋生，聚集成节。外被粘液和根毛细胞分泌的纤维素形成管状的入侵线。
- ④菌沿入侵线迅速繁殖，向内入侵，皮层细胞受刺激迅速分裂，使根部形成局部突起即根瘤。
- ⑤菌在根皮层薄壁细胞内逐渐破坏其核与质→拟菌体。

同时该区域周围分化出与根维管束相连的输导组织、外围薄壁组织鞘和内皮层。拟菌体通过输导组织吸收营养，同时固N。

2、菌根是高等植物根与某些真菌的共生体。菌根所表现的共生关系是真菌能增加根对水和无机盐的吸收和转化能力，而植物则把其制造的有机物提供给真菌。菌根有外生菌根、内生菌根和内外生菌根。

(1) 外生菌根：真菌的菌丝大部分生长在幼根的表面，形成菌根鞘，只有少数菌丝侵入表皮和皮层细胞的间隙中，但不侵入细胞中。

(2) 内生菌根：真菌的菌丝，通过表皮进入皮层的细胞腔内，菌丝在细胞内盘旋扭结。

(3) 内外生菌根：植物幼根的表面和生活细胞内均有真菌的菌丝如柳属、苹果等植物有这种菌根。

四、根的生理功能 吸收，支持，合成，贮藏。

五、根的变态

种子植物的根，因种类不同与受外界环境的影响，常产生很多变态，常见的变态根有下列几种。

1. 贮藏根：着生于地下，形体肥大，内含许多营养物质，有贮藏作用。

肉质直根主要由主根发育而成，一株植物上仅有一个肉质直根，其上部具有胚轴和节间很短的茎。呈圆球状的如茼蒿、珠子参，呈连珠状的如青牛胆，呈圆锥状的如胡萝卜、白芷、桔梗，肥大呈圆柱状的有萝卜、菘蓝、丹参；块根由侧根或不定根肥大而成，外形常不规则，在膨大部分上端没有茎和胚轴，如呈纺锤块状如甘薯、天门冬、何首乌、百部等，掌状块状的如手掌参。

2. 支柱根：自地上茎干基部长出而着生于地下，有支撑植物体直立的作用，如薏苡、玉米等。

3. 攀援根：发生于地上茎干上，并附着于其它基物上的一些不定根，根的先端常有吸盘以维持植物上升。

4. 气生根：自地上茎干上长出、或发自茎干基部而悬垂于空气之中，以吸收和贮存水分，多见热带植物。

5. 呼吸根：有些生长在湖沼或热带海滩地带的植物，如水松、红树等，由于植株的一部分被淤泥淹没，呼吸十分困难，因而有部分根垂直向上生长，暴露于空气中进行呼吸，称为呼吸根。

6. 水生根：根呈须状垂生于水中，纤细，柔软而内。

第三节 茎

一、茎的形态

(一)茎的外形

植物的茎常呈圆柱形，这种形状最适宜于茎的支持和输导功能。有些植物为三棱形、四棱形等，这对茎加强机械支持作用有适应意义。

茎的顶端着生有顶芽，旁侧着生有腋芽，茎上还着生有许多叶子，所以我们常把着生叶和芽的茎称为枝条。凡叶子着生之处为节，相邻两个节之间的一段为节间。木本植物的枝条，其叶片脱落后留下的疤痕，称为叶痕。叶痕中的点状突起是枝条与叶柄间的维管束脱离后留下的痕迹，称为叶迹。枝条的外表往往可以看见一些小形的皮孔，这是枝条与外界气体交换的通道。有的枝条上还有芽鳞痕存在，这是由于顶芽开放时，其芽鳞片脱落后，在枝条上留下的密集痕迹。在季节性明显的地区，往往可以根据枝条上芽鳞痕的数目，以判断其生长年龄和生长速度。

节间的长短与枝条延伸生长的强弱有关，节间伸长显著的枝条，称为长枝；节间短缩的叫短枝。许多果树，其长枝是营养枝，在长枝上生有许多短枝，花多生于短枝上，此时短枝也称为果枝。

(二)芽及其类型

芽是未发育的枝、花或花序的原始体。芽由生长锥、叶原基、幼叶等组成，按照芽的生长位置、性质、结构和生理状态将芽分为：

1、定芽和不定芽

生长在主干或侧枝顶端的为顶芽；生长在枝旁叶腋处称侧芽或腋芽，两者合称定芽。凡在老茎、根、叶等部位上形成的芽称为不定芽。

2、鳞芽、裸芽

有芽鳞片包被的芽称为鳞芽，如梅等的芽。

无芽鳞片包被，芽的外周为幼叶所包，称为裸芽。

3、叶芽、花芽和混合芽

叶芽是发育为叶或营养枝的芽。

花芽是发育为花或花序的芽。

混合芽是同时发育为枝、叶、花或花序的芽。

3、依芽的活动状态分

活动芽：正常发育且在生长季节活动的芽，即能在当年萌发或第二年春天萌发的芽。如一年生草本植物和一般木本植物的顶芽及距离顶芽较近的芽。

休眠芽：又称潜伏芽，即长期保持休眠状态而不萌发的芽。一般木本植物大部分靠下部的叶腋均不生长，呈休眠状态。另外，多年生植物的活动芽随季节交替地成为休眠芽，进入生长季节又再成为活动芽。

(三)茎的生长习性 直立茎，缠绕茎，攀援茎，匍匐茎。

(四)茎的分枝 单轴分枝，合轴分枝，假二叉分枝。

不同植物形成分枝的方式通常有单轴分枝、合轴分枝和假二叉分枝三种类型。

1、单轴分枝：主茎顶芽生长旺盛，形成直立粗壮主干，而侧枝的发育程度远不如主茎。

2、合轴分枝：顶芽生长一段时间后死亡或生长极慢，或分化为花芽，而靠近顶芽的一个腋芽迅速发展为新枝，代替主茎的位置。不久，这一新枝的顶芽又同样停止生长，再由其侧下的一个腋芽发育成枝条，如此重复进行。这样形成的主轴是一段很短的主茎与各级侧枝分段连接而成。

3、二叉分枝：顶端的分生组织平分成两半，各形成一个分枝，在一定的時候，又进行同样的分枝，以后不断重复进行，形成二叉分枝系统。多见于低等植物，是一种较为原始的分枝方式。

4、假二叉分枝：顶芽生长出一段主茎后，停止发育，或分化为花芽，而其下两侧对生侧芽

同时发育形成新枝，新枝的顶芽和侧芽生长活动与主茎相同，如此继续发育。假二叉分枝是合轴分枝的一种特殊形式，

(五)禾本科植物的分蘖

禾本科植物分枝方式特殊，在四、五叶期，茎基部节上的某些腋芽发育为新枝，同时在发生新枝的节上形成不定根。禾本科植物这种分枝方式称为分蘖

二、茎尖及其发展

(一)茎尖结构

茎尖由分生区，伸长区和成熟区三部分组成，茎尖分生组织也是不断地进行细胞分裂，但它们形成了比根尖复杂的结构。在生长锥的基部形成一些叶原基和腋芽原基。

1、分生区

茎尖生长锥的最顶端部分是原分生组织，之后是初生分生组织。细胞不断地分裂，分裂之后的细胞，一面生长分化，一面继续分裂形成原表皮、基本分生组织和原形成层。

2、伸长区

初生分生组织所产生的细胞，沿茎的纵轴方向，伸长。其长度要比根的伸区长，伸长区的细胞形态与分化是分生区与成熟区的过渡。

3、成熟区

分裂和细胞伸长都停止，细胞分化完成，具有各种成熟组织具备茎的初生结构。(二)叶和芽的起源——外起源

三、茎的结构

(一)双子叶植物茎的初生结构

茎尖成熟区横切面的结构就是茎的初生结构，它由初生分生组织衍化而来。茎的初生结构，从外向内分为表皮、皮层和中柱（维管柱）三部分。

1、表皮

表皮由一层原表皮发育而来的初生保护组织细胞构成，细胞呈砖形，长径与茎的长轴平行，外壁较厚，并角质化，表皮常有气孔和表皮毛，即能防止茎内水分过度散失和病虫侵入，又不影响通气透光。

2、皮层

皮层位于表皮和中柱之间，主要由薄壁细胞组成。但在表皮的内方，常有几层厚角组织的细胞，担负幼茎的支持作用，厚角组织中常含叶绿体，使幼茎呈绿色。

一些植物茎的皮层中，存在分泌结构（棉花、松等）和通气组织（水生植物）。水生植物的茎，缺乏机械组织，而且皮层细胞间隙发达，形成通气组织。

茎的皮层一般无内皮层分化，有些植物皮层的最内层细胞富含淀粉粒，称为淀粉鞘。

3、中柱（维管柱）

中柱是皮层以内的中轴部分，由维管束、髓射线和髓三部分组成。

(1) 维管束

来源于原形成层，呈束状，排成一圆环。由初生韧皮部、束内形成层和初生木质部组成。多数植物的韧皮部在外，木质部在内。初生韧皮部由筛管、伴胞、韧皮薄壁细胞和韧皮纤维组成，分为外方的原生韧皮部和内方的后生韧皮部。初生木质部位于维管束内侧，由导管、管胞、木薄壁细胞和木纤维组成，由内部的原生木质部和外方后生木质部二部分组成。其发育方式为内始式。束中形成层位于初生韧皮部与初生木质部之间由原形成层保留下来的一层分生组织组成，它是茎进行次生生长的基础。

(2) 髓：来源于基本分生组织，由薄壁细胞组成。髓位于幼茎中央，其细胞体积较大，常含淀粉粒，有时也含有晶体等物质。

(3) 髓射线：来源于基本分生组织，位于维管束之间，其细胞常径向伸长，连接皮层和髓，

具有横向运输作用。髓射线的部分细胞将来还可恢复分裂能力，构成束间形成层，参与次生结构的形成。

(二)双子叶植物茎的次生结构

双子叶植物的茎，在初生生长的基础上能进行次生长，形成次生结构，使茎增粗。茎的次生长也是维管形成层和木栓形成层活动的结果。

1、维管形成层的发生及活动

在原形成层分化为维管束时，在初生木质部和初生韧皮部之间，保留了一层具分生潜能的束中形成层，在次生长开始时，连接束中形成层的那部分髓射线细胞，恢复分裂能力，变为束间形成层，这样束间形成层和束中形成层连成一环，它们共同构成维管形成层。维管形成层由纺锤状原始细胞和射线原始细胞组成，前者细胞长而扁，两端尖斜；而后者细胞近乎等径，分布于纺锤状原始细胞之间。

维管形成层形成后，其纺锤状原始细胞随即进行平周分裂，向外形成的细胞发育成次生韧皮部，加添在初生韧皮部的内方，向内形成的细胞发育为次生木质部，加添在初生木质部的外方。与此同时，射线原始细胞也平轴分裂，向内产生木射线，向外产生韧皮射线。木射线和韧皮射线均由径向排列的薄壁细胞组成，是茎内进行横向运输的次生结构。维管形成层在不断产生次生结构的同时，也进行径向或横向分裂，增加原始细胞扩大本身周径以适应内方次生木质部分子的不断增加。次生木质部由导管、管胞、木薄壁细胞和木纤维组成，次生韧皮部由筛管，伴胞，韧皮薄壁组织；韧皮纤维。

维管形成层的活动受环境条件影响，在温带的春季，气候逐渐变暖，形成层的活动也随之增强，形成的导管、管胞口径大而壁薄，木材的颜色较浅，材质也较疏松，称为早材或春材。在夏末秋初，气候条件逐渐不适宜于树木生长，形成层活动减弱，形成的导管、管胞直径小而壁厚，木材较紧密且颜色较深，称为晚材或秋材。同一年的早材和晚材构成一个年轮，年轮一般一年一轮。因此，年轮的数目通常可作为推断材木年龄的参考。随着茎不断增粗，靠近中央部分的次生木质部导管被侵填体堵塞，失去输导功能，这部分木材形成较早，颜色也较深，成为心材；而靠近树皮的次生木质部，颜色较浅，导管有输导功能，称为边材。形成层每年都产生新的边材，同时原来边材的内侧部分则逐渐转变为心材。

2、木栓形成层及其活动

维管形成层的活动使茎不断增粗。双子叶植物茎适应内部细胞不断增多，由表皮或部分皮层细胞恢复分裂能力，形成了木栓形成层。木栓形成层形成后，向外分裂分化形成木栓层；向内分裂形成少量的栓内层，组成周皮，代替表皮的保护作用。

多数植物木栓层的活动有一定期限，当茎继续加粗时，原有的周皮破裂而失去作用，在其内方又产生新的木栓形成层，形成新的周皮。这样，木栓形成层的起生部位则依次内移，直至次生韧皮部。随着新周皮的形成，其外方的各种细胞由于水分和营养物的供应中断，就相继死亡形成树皮。

在形成周皮过程中，在原来气孔位置下面的木栓形成层不形成木栓细胞，而产生一团圆球形、排列疏松的薄壁细胞，称补充细胞。由于补充细胞增多，向外胀大突出，形成裂口，因而在枝条的表面形成许多皮孔，通过皮孔，茎内细胞可与外界进行气体交换。

3、周皮、皮孔与树皮

新形成的木栓层阻断了其外周组织与茎内组织之间的联系，使外周组织得不到水和养料而死亡，这些失去生命的组织包括多次的周皮，总称为树皮。

有时候树皮是指维管形成层以外的所有组织 → 历年的周皮 + 已死皮层下韧皮部。栓内层是木栓形成层向内所产生的薄壁细胞。栓内层常具有叶绿体。

在木栓层形成后，木栓层内方的细胞又如何和外界交接气体呢？这一矛盾，由新的通气结构——皮孔的产生得以解决，通常在树枝表面，肉眼所看到的一些裸色的圆形、椭圆形以

至长线形的斑点就是皮孔。

皮孔多半产生在气孔所在的部分，形成时先是气孔内方的薄壁细胞开始分裂，随后木栓形成层产生，木栓形成层在原气孔部位所产生的细胞，不形成木栓细胞，而是形成一群球形细胞，排列疏松，有比较发达的细胞间隙，叫补充细胞，结果将表皮和木栓层胀破，裂成唇状突起，显出圆形，椭圆形至线形的轮廓就是皮孔。

(三)单子叶植物茎的结构

由表皮、机械组织、薄壁组织和维管束组成，维管束散生在薄壁组织和机械组织之中，因而茎没有皮层、髓和髓射线之分。

1、表皮：茎的最外层，由一种长细胞和二种短细胞和气孔器有规律的排列而成。长细胞的细胞壁厚角化且纵向壁常呈波状。短细胞位于二长细胞之间，分为栓化的栓细胞和硅化的硅细胞。气孔器与长细胞相间排列，由一对哑铃形的保卫细胞和一对长梭形的副卫细胞构成。机械组织禾本科植物表皮的内部有几层厚壁组织，它们连成一环，主要起支持作用。厚壁细胞的层数和细胞壁的厚度与茎的抗倒伏能力有关。

2、薄壁组织：分布于机械组织以内维管束之间的区域，由大型薄壁细胞组成。水稻、小麦等植物茎中央的薄壁组织解体，形成髓腔。水生禾本科植物的维管束之间的薄壁组织中还有裂生通气道。

3、维管束：禾本科植物的维管束中无形成层，为有限维管束，维管束外围均被厚壁组织组成的维管束鞘所包，内部由初生木质部和初生韧皮部组成。初生韧皮部位于外方，其原生韧皮部常被挤毁，保留下来的为后生韧皮部，由筛管和伴胞组成。初生木质部位于内侧，在横切面上呈“V”形，“V”形的基部为原生木质部，包括一至多个环纹或螺纹导管以及少量的木薄壁细胞。生长过程中，导管常被拉破，四周的薄壁细胞互相分离，形成一个大气隙。“V”形的两臂处各有一个大型的孔纹导管，导管之间是薄壁细胞和管胞共同组成后生木质部。

■ 单子叶植物茎的加粗

指玉米、甘蔗、高粱等的比较粗壮，因为在叶原基下面靠近茎轴外围的部位，有一些扁平的细胞，它们比较有规律地排列成行，具有分裂能力称为初生增厚分生组织，这种分生组织主要进行平周分裂，衍生许多薄壁组织以及贯穿于薄壁组织中的原形成层束使茎尖的直径增大，当茎轴增粗到一定阶段，节间完全伸长以后，通过这些薄壁组织细胞的增大和分裂，还可使茎轴发生有限的增粗，初生增厚分生组织活动的产物仍属初生性质的组织。它们的活动使得茎杆在靠近顶端分生组织不远处就出现明显的增粗。

(四)裸子植物茎的结构

与双子叶木本植物基本相似，但木质部和韧皮部的组成成分略有不同。

木质部：管胞、木薄壁细胞（无导管、木纤维）

韧皮部：筛胞、韧皮薄壁细胞（无伴胞、韧皮纤维）

四、茎的生理功能

输导，支持，贮藏。

五、茎的变态

茎的变态可分为地上茎的变态和地下茎的变态两大类。

（一）地上茎的变态

1、茎刺：一些植物如柑橘、山楂的部分地上茎变态成刺，具有保护作用。茎刺常位于叶腋，由腋芽发育而来。

2、茎卷须：南瓜、葡萄等植物的部分枝变为卷须，用于缠绕其他物体，使植物得以攀援生长，称为茎卷须。

3、肉质茎：一些植物适应干旱环境，叶常退化，而茎肥大多汁，呈绿色，不仅可贮藏水分和养料，还可进行光合作用。许多仙人掌科植物具有这种茎。

(二) 地下茎的变态

1、块茎：马铃薯块茎是由植物基部叶腋长出的匍状枝顶端经过增粗生长而成。块茎的顶端有一个顶芽，四周有很多芽眼，每个芽眼内有几个侧芽，在块茎生长初期，芽眼下方有鳞叶，长大后脱落。所以芽眼着生处为节，块茎实际上为节间缩短的变态茎。

2、球茎：球茎是短而肥大的地下茎。荸荠、慈姑的球茎由长入土中纤匍枝顶端发育而来。球茎有明显的节与节间，节上具褐色膜状鳞片叶和腋芽，其顶端有顶芽。

3、鳞茎：鳞茎是部分植物如洋葱的贮藏和繁殖器官。鳞茎的基部有一个节间缩短、呈扁平形态的鳞茎盘，其上部中央生有顶芽，四周有鳞叶重重包着，鳞叶的叶腋有腋芽，鳞茎盘下产生不定根。

4、根状茎：横向生长于土壤之中，外形与根有些相似，但有明显的节和节间，节上有退化的叶和腋芽，腋芽可长成地上枝，同时在节上产生不定根，如竹、莲等。

第四节 叶

叶是植物进行光合作用，制造养料，进行气体交换和水分蒸腾的重要器官。

一、叶的形态

(一)叶的组成

一个典型的叶主要由叶片、叶柄、托叶三部分组成。同时具备此三个部分的叶称为完全叶，缺乏其中任意一或二个组成的则称为不完全叶。

(二) 叶脉及脉序

贯穿在叶肉内的维管束称为叶脉；叶脉在叶片上的分布形式称脉序。

常见的脉序类型主要有：

1、网状脉序(netted venation)：主脉明显粗大，由主脉分出许多侧脉，侧脉再分细脉，彼此连接成网状，是双子叶植物叶脉的特征。网状脉序又因主脉分出侧脉的不同而有两种形式：

■ 羽状网脉：叶具有一条明显的主脉，两侧分出许多大小几乎相等并作羽状排列的侧脉，侧脉再细分出细脉交织成网状，如桂花、枇杷等。

■ 掌状网脉：叶的主脉数条，由叶基辐射状发出伸向叶缘，并由侧脉及细脉交织成网状，如南瓜、蓖麻等。

2、平行脉序(parallel venation)：叶脉平行或近于平行排列，是多数单子叶植物叶脉的特征。

常见的平行脉可分为四种形式：

■ .直出平行脉(straight parallel venation)各叶脉从叶基互相平行发出，直达叶端，如淡竹叶、麦冬等。

■ .羽状平行脉(pinnately parallel venation)中央主脉明显，侧脉垂直于主脉，彼此平行，直达叶缘，如芭蕉等。

■ .辐射脉(radiate venation)各叶脉均从基部辐射状伸出，如棕榈、蒲葵等。

■ .弧形脉(arc venation)叶脉从叶基伸向叶端，中部弯曲形成弧形，如玉簪、铃兰等。

3、二叉脉序(dichotomous venation)

每条叶脉均呈多级二叉状分枝，是比较原始的脉序，常见于蕨类植物，裸子植物中的银杏亦具有这种脉序。

(三)单叶和复叶

■ 单叶：单叶是一个叶柄上只生一个叶片的叶。

■ 复叶：复叶是在叶柄上着生两个以上完全独立的小叶（片）的叶

(四)叶序

叶在茎或枝条上排列的方式叫叶序。

二、叶的发育

1、叶原基的发生

叶由叶原基发育形成。叶原基发生于茎尖生长锥的侧面，一般由表面的几层细胞分裂形成最初的突起，接着向长、宽、厚三个方向生长。但厚度生长开始与停止均较早，使叶原基早期即成为扁平形。以后基部继续增宽，有些植物（如禾本科）其基部可以包围整个生长锥。从突起到厚度生长停止，整体仍由分生组织组成，外形上尚未有叶片、叶柄、托叶的分化时均可称为叶原基。

2、叶的发生与叶片的发育

叶原基形成后，接着下部发育为托叶，上部发育为叶片与叶柄。叶片由叶原基上部经顶端生长、边缘生长和居间生长形成。叶原基上部的细胞分裂逐渐限于顶端，通过顶端生长使这部分伸长。不久，在其两侧的细胞开始分裂，进行边缘生长，形成具有背腹性的扁平锥形的叶片；如果是复叶，则通过边缘生长形成多数小叶片。边缘生长进行一段时间后，顶端生长停止。当幼叶逐渐由芽内伸出、展开时，边缘生长停止，整个叶片进行近似平均的表面生长，又称为居间生长。居间生长伴随着内部组织的分化成熟，和叶柄、托叶的形成而成为成熟叶。

三、叶的结构

(一)被子植物叶的一般结构 表皮，叶肉，叶脉。

1、表皮

表皮是叶的保护组织，它由表皮细胞，气孔器，排水器，表皮毛，腺鳞等组成。

2、叶肉（mesophyll）

叶片进行光合作用的主要部分，其细胞中含大量的叶绿体，主要功能是光合作用，制造有机物。叶肉细胞间有明显的胞间隙。

背腹型叶的叶肉细胞有栅栏组织和海绵组织的分化，一般上部为栅栏组织，下部为海绵组织。

等面叶无栅栏组织和海绵组织的分化。

(1) 栅栏组织（palisade tissue）：近上表皮一侧的叶肉细胞呈长柱状，并与上表皮垂直相交，类似栅栏状，细胞内叶绿体相对小而多。

(2) 海绵组织（spongy tissue）：在背腹型叶中，海绵组织位于栅栏组织与下表皮之间，其细胞形态、大小不相同，细胞内叶绿体相对较少而大，细胞间隙大，通气能力强。

3、叶脉

叶脉主要由木质部和韧皮部等组成。来自叶柄中的维管组织等直接发育成主脉。主脉上的各级分枝称侧脉。叶脉分布在叶肉组织中，呈网状，起支持和输导作用。中脉和大的侧脉常由维管束和机械组织组成，其中木质部在向茎面，韧皮部在背茎面。粗大的中脉中，在木质部和韧皮部之间还可有形成层存在，不过形成层活动时间很短，只产生极少量的次生组织。在叶脉的周围是厚壁组织，或在叶脉的上下方形成机械组织。叶脉越细，结构越简单，首先形成层和机械组织减少，以至完全消失；其次木质部和韧皮部的组成分子逐渐减少，到了末梢，木质部中仅有几个螺纹管胞，韧皮部中则只有几个狭短的筛管分子和增大的伴胞。

(二)禾本科植物叶的结构

1.叶的形态

单叶，它分为叶鞘和叶片两部分，叶鞘狭长而抱茎，起保护、输导和支持的作用。叶片呈条形或狭带形，上有纵列平行脉序。叶片与叶鞘连接处的外侧叫叶颈，是一个不同色泽的环，水稻的叶颈为淡青黄色，叫做叶环（栽培学上叫叶枕）。在叶片与叶鞘相接处的腹面，有膜状的突出物，叫做叶舌，它可防止水分、昆虫和病菌孢子落入叶鞘内。叶舌两旁的耳状突出物叫叶耳。

叶耳、叶舌的有无、大小及形状常作为识别禾本科植物的依据。

2、叶片的解剖结构

包括表皮、叶肉、和叶脉三个基本部分，但与一般双子植物叶相比，各部分都具有特殊性

1、表皮：结构比较复杂，除表皮细胞和气孔之外，在上表皮还分布有泡状细胞。

(1) 表皮细胞：表皮细胞包括一种长细胞和二种短细胞，其结构与排列上基本与基茎的表皮细胞相似，长细胞是纵行排列，其长径与叶片的纵轴方向平行，细胞的外壁不仅角化，而且高度硅化，形成一些硅质和栓质的乳突，长细胞也可和气孔器交互组成纵列，分布在叶脉相间处，短细胞中的栓细胞和硅细胞有规则地纵向相隔排列，它们分布于叶脉的上方，

许多禾本科植物表皮中的硅细胞常向外突出，如齿或成为刚毛使表皮坚硬而粗糙，加强了抵抗病虫害侵袭能力。

(2) 泡状细胞又称运动细胞，是一些大型的薄壁细胞，其长轴与叶脉平行，分布可两个叶脉之间的上表皮中，在叶片横切面每组泡状细胞的排列，常似展开的折扇形，中间的细胞最大，两旁的较小。它们的细胞中都有大的液泡，不含或少含叶绿体。当叶片蒸腾失水过多时泡状细胞萎蔫，于是叶片内卷。当细胞吸水时，叶片又平展，此细胞与叶片运动有关，所以叫运动细胞。

(3) 气孔器：

禾本科植物的气孔器除了由两个长哑铃形的保卫细胞组成之外，在保卫细胞的外侧还有一对近似菱形有保卫细胞。保卫细胞的形状狭长，两端膨大，壁中部胞壁特别增厚。当保卫细胞吸水时，壁有的两端膨在，于是气孔开放，缺水时两端萎蔫，气孔闭合。

(2) 叶肉：没有栅栏组织和海绵组织的分化，为等面叶。

(3) 叶脉：其内的维管束为有限外韧维管束，但其维管束鞘有两种类型。玉米、甘蔗、高粱等的维管束鞘是单层薄壁细胞构成，它的细胞较大，排列整齐，含叶绿体，在显微结构上，这些叶绿体比叶肉细胞所含的为大，没有或仅有少量基粒，但其积累淀粉的能力却超过叶肉细胞中的叶绿体。玉米等植物叶片维管束鞘与外侧紧密毗连的一圈叶肉细胞组成"花环形"(Kranz-type)结构,它是四碳植物的特征，小麦、水稻等植物的叶片中，没有这种"花环"结构，且维管束鞘细胞中的叶绿体也很少，这是三碳植物的特征。

四、落叶和离层

1. 离区 (abscission zone)：木本落叶植物在落叶之前，靠近叶柄基部分裂出数层较为扁小的薄壁细胞，它们横隔于叶柄基部，称为离区。

2. 离层 (abscission layer)：在离区形成后，在其范围内，一部分薄壁细胞的胞间层发生粘液化而分解或初生壁解体，形成离层。

3. 保护层 (protective layer)：离层形成后，叶受重力或外力作用时，叶便从离层处脱落，在离层的下方发育出木栓细胞，逐渐覆盖整个断痕，并与茎部的木栓层相连。这个由木栓细胞所形成的覆盖层称为保护层。

五、叶的生理功能：主要是光合作用，蒸腾作用，其次具有吸收、分泌和繁殖能力。

六、叶的变态

1、苞片(bract)

生于花或花序下面的变态叶称苞片。其中生在花序外围或下面的苞片称总苞片(involucre)；花序中每朵小花花柄上或花萼下的苞片称小苞片(bractlet)。

2、鳞叶(scale leaf)

特化或退化成鳞片状的叶称鳞叶。鳞叶有肉质和膜质两类。肉质鳞叶肥厚，能贮藏营养物质，如百合、贝母、洋葱等鳞茎上的肥厚鳞叶；膜质鳞叶菲薄，常干脆而不呈绿色，如麻黄的叶、洋葱鳞茎外层包被以及慈菇、荸荠球茎上的鳞叶等。此外，木本植物的冬芽(鳞芽)外亦具褐色膜质鳞片叶，起保护作用。

3、叶刺(leaf thorn)

叶片或托叶变态成刺状，起保护作用或适应干旱环境，如小檗、仙人掌类植物的刺是叶退化而成；刺槐、酸枣的刺是由托叶变态而成；红花、狗骨上的刺是由叶尖、叶缘变成的。根据刺的来源和生长位置的不同，可区别叶刺和茎刺。至于月季、玫瑰等茎上的许多刺，则是由茎的表皮向外突起所形成，其位置不固定，常易剥落，称为皮刺(aculeus)。

4、叶卷须(leaf tendril)

叶全部或部分变成卷须，借以攀援它物。如豌豆的卷须是由羽状复叶上部的小叶变成；菝葜的卷须是由托叶变成。根据卷须的来源和生长位置也可与茎卷须区别。

5、捕虫叶(insect-catching leaf)

捕虫植物的叶常变态成盘状、瓶状或囊状以利捕食昆虫，称捕虫叶。

第五节 营养器官间的相互关系

一、根、茎、叶之间维管组织的联系

1、茎与枝、叶之间维管组织的联系

茎与枝和叶相通过枝迹、叶迹相互联系。

枝迹(branch trace): 是由茎的维管柱产生的分枝进入枝前这一分枝维管束。

枝隙(branch gap): 为枝迹上方填充的薄壁细胞处。

叶迹(leaf trace): 是由茎的维管柱产生的分枝进入叶前这一分枝维管束。

叶隙(leaf gap): 为叶迹上方填充的薄壁细胞处。

2、茎与根之间维管组织的联系
植物体是有机整体，其根和茎是紧密连在一起的轴状系统，在初生构造的情况下，二者的表皮、皮层和中柱都是相互贯通的。但根、茎的初生木质部和初生韧皮部的排列和初生木质部的成熟方式上均有不同，所以在根、茎交界处，维管组织必须不间断从一种形式转变为另一种形式才能使水从根运到茎。发生转变的过渡区一般在下胚轴。

植物的种类不同，根、茎间维管组织转变的方式也不尽相同。现以四原型根转变为四个外韧维管束的茎为例，简述其过程：维管组织在过渡区开始发生转变时，根中的初生木质部分为二叉，并向左右两侧转向 180°，继而移向初生韧皮部内方，每一分叉与相邻初生木质部的另一分叉汇合成束，最后与韧皮部内侧相接，从而形成四个外韧并生维管束，初生木质部的成熟方式也由外始式变为内始式。至于根、茎的次生结构，因它们的次生韧皮部和次生木质部排列一致，所以没有发生转位的必要。

二、营养器官之间主要生理功能的相互联系

1、植物体内水分的吸收、输导和蒸腾

2、植物体内有机营养物质的制造、运输、利用和贮藏

3、营养器官在植物生长中的相互联系

地下部分与地上部分的相互关系

顶芽与腋芽的相互关系

营养生长与生殖生长的相互关系