

# 单子叶植物居间分生组织的研究进展

刘江伟, 丁雨龙, 董丽娜\* (中山陵园管理局, 江苏南京 210014)

**摘要** 对单子叶植物居间分生组织研究的主要内容进行了回顾, 并且对以后的工作进行了展望。

**关键词** 单子叶植物; 居间分生组织; 进展

**中图分类号** S184; Q944.6 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2014)29-10049-03

## Research Progress of Monocotyledonous Intercalary Meristem

LIU Jiang-wei, DING Yu-long, DONG Li-na\* (Administrative Bureau of Dr. Sun Yat-sen, Mausoleum Scenic Park, Nanjing, Jiangsu 210014)

**Abstract** The main research content of monocotyledonous intercalary meristem was reviewed, the future research work was forecasted.

**Key words** Monocotyledon; Intercalary meristem; Progress

居间生长在被子植物里是一种常见的生长方式。一般来说, 居间生长可以由 2 种形式来完成: 一种是没有居间分生组织出现, 而薄壁细胞普遍地进行居间生长, 也有人把它叫做表面生长, 例如叶的生长; 另一种是有居间分生组织, 细胞的生长以快慢不同的方式来完成居间生长<sup>[1]</sup>。在单子叶植物中, 居间生长是植物生长的一个极其重要的因素, 但对这方面的研究却很少<sup>[2]</sup>。笔者对单子叶植物居间分生组织研究的主要内容进行了回顾, 希望能为该领域进一步深化研究提供参考。

### 1 居间分生组织的定义

对于居间分生组织, 不同的文献中有不同的解释。迄今为止, 对于居间分生组织仍然没有一个统一的定论。

居间分生组织从来源来说属于初生分生组织; 从位置来说, 它属于节间的分生组织<sup>[3]</sup>; 从存在的方式来说, 它是肋状的分生组织。在该分生组织区内, 细胞由于进行横向分裂形成了纵行的柱状结构<sup>[4]</sup>。居间分生组织穿插于茎、叶、子房柄、花序轴等器官中已分化的组织之间, 在一定时间内保持分生能力, 特别是生长的能力, 以后再分化成其他组织<sup>[1]</sup>。

Esau<sup>[5]</sup>把居间分生组织定义为“伸长节间的局部分生组织区域, 是插入在或多或少已分化的组织区的分生组织。个别节间完成伸长生长以后, 居间分生组织仍可长时期地保持生长的能力, 例如禾草类倒伏后的重新向上生长”。她指出, 由于分化的组织的存在, 该分生组织区最终将转变为成熟组织。她认为, 居间分生组织和顶端分生组织以及侧生分生组织并不是处于并列的位置, 居间分生组织的分生活动并不是一个孤立的现象, 而仅仅是初生生长的扩展了的固定区域的表达。

熊文愈等<sup>[6]</sup>对竹类植物的研究表明, 居间分生组织不是插入到分化成熟组织之间的初生分生组织, 而是分生组织被节分隔成居间。早在竹笋的芽期阶段, 箨(叶)原基已把顶端分生组织分为若干单元, 节的出现进一步分化而为节间。

董丽娜<sup>[7]</sup>通过对毛毛竹秆茎高生长的研究, 认为居间分生组织可定义为居间分生组织是由初生分生组织衍生而来一种“次生”的增高分生组织。居间分生组织并不固定于某一个特定区域, 其分化成熟是向基性的, 最初整个节间都是居间分生组织。由于节间的向基分化, 居间分生组织区逐渐下移。当移向节间基部的时候, 分生细胞即将失去分裂能力而转变成成熟组织。在居间分生组织区内, 并不是所有的细胞都在分裂。短细胞是原始细胞, 分散于居间分生组织区内。

### 2 单子叶植物居间分生组织的研究历史

有关单子叶植物居间分生组织的研究, 以稻、麦、玉米、高粱、甘蔗等植物研究较多<sup>[6]</sup>。Sharman 等<sup>[4,8-14]</sup>分别对单子叶植物节间分生组织的起源、位置、类型、分生细胞的细胞分裂周期及细胞增殖率等方面进行了研究, 然而对多年生的竹类植物研究很少。熊文愈等<sup>[6]</sup>对毛竹、早竹的秆茎和地下茎的居间分生组织的研究可以说是对这个方面的一个有益的补充。Evans 等<sup>[12]</sup>对一种竹类植物居间分生组织的细胞长度的研究又使对竹类植物居间分生组织的研究更进了一步, 但对竹类植物居间分生组织的具体的活动式样缺乏精确的描述。何新强等<sup>[15]</sup>在 2002 年研究了竹子中长短 2 种薄壁细胞的功能。董丽娜<sup>[7]</sup>通过光镜观察和对细胞长度进行了测量分析, 对毛毛竹秆茎高生长的进行了研究, 对分生组织细胞的具体活动式样进行了分析。

### 3 单子叶植物居间分生组织的起源研究

居间分生组织来源于茎的顶端分生组织。顶端分生组织在分化过程中产生了叶原基和居间分生组织<sup>[2]</sup>。Sharman 等<sup>[8-9]</sup>对玉米(*Zea mays* L.)的发育解剖学进行了研究, 1945 年又对禾本科植物叶和芽的起源进行了研究。通过这 2 项研究, 发现在禾本科植物中, 叶的起源发生在非常靠近顶端分生组织的位置。Kaufman 等<sup>[10-11,14]</sup>后来的发现进一步证明了这个研究结果。他们还研究了水稻(*Oryza sativa* L.)茎的顶端发育模式。Evans 等<sup>[14]</sup>研究了小麦(*Triticum aestivum*)的叶起源早期的组织发生过程以及半量的组织化学研究。他们在研究中发现, 在水稻和小麦的顶端分生组织细胞分裂过程中, 一些细胞进行平周分裂产生了叶原基, 叶原基

**基金项目** 南京市建委资助项目“紫金山毛竹林复壮技术及生态培育模式研究”(No:200911)。

**作者简介** 刘江伟(1975-), 男, 江苏南京人, 工程师, 从事森林、园林管理工作。\* 通讯作者, 高级工程师, 从事森林资源管理工作。

**收稿日期** 2014-09-03

的发生位置在距离茎的顶端 10~20 个细胞的范围内。Sharman<sup>[9]</sup> 研究发现,当顶端分生组织细胞分裂产生新叶(或节)时,在叶原基上方的原始细胞进行分裂产生了居间分生组织。Kaufman 等<sup>[10-11]</sup> 在对水稻、燕麦(*Avena sativa.*) 的研究以及 Fisher 等<sup>[4]</sup> 在对 17 科 23 种热带单子叶植物的研究中也同样的发现。Fisher 等认为,居间分生组织可以解释为节间的分生组织片段在位置上独立的延伸,它是由顶端分生组织发育而来的;在亚顶端分生组织区,整个节间都是分生组织,随着节间上部细胞的成熟和伸长,分生组织逐渐局限于节间的基部而成为居间分生组织。他们还指出,没有证据能表明在较老的节间有类似 Jacobs 于 1947 年所描述的新产生的居间分生组织。居间分生组织产生以后,就能产生大量细胞,直到节间成熟<sup>[4,11]</sup>。

陈机等<sup>[1]</sup> 研究小麦茎的居间生长时观察到,当小麦茎初步分化成穗时,茎的顶端生长锥仍然是由一些等直径的顶端分生细胞组成。在节与节间的形成与生长的过程中,由于顶端分生组织细胞的生长方式与分化方式的不同,出现了节与节间细胞在形态上的差异。节上中轴部分细胞以横向伸长为主、以横向分裂为辅的方式生长;节间中轴部分细胞以横向分裂与纵向伸长并重的方式生长,由原来的二三层髓细胞经过不断的分裂,形成若干纵列成串的等直径的细胞,节与节间中轴部分细胞通过上述不同方式的生长,不仅体积增大,形状上发生差异,而且出现不同程度的液泡化过程,以后节间的延长——居间生长就以上述节间细胞为基础,由节的上方和下方开始,同时向上向下进行细胞生长。但是,节间上部从分裂转向生长的细胞数目远远超过节间下部,因此靠近节间基部,仍然保留一些以分裂机能为主的细胞,不断增加节间细胞的数目,为节间的延长奠定基础,这就是居间分生组织。熊文愈等<sup>[6]</sup> 在研究中认为,居间分生组织是顶端分生组织被节分隔成居间的结果。

#### 4 单子叶植物节间分生组织的位置和类型研究

禾草类节间的居间分生组织没有固定的位置,由于节间的伸长而改变它们的部位<sup>[16]</sup>。首先,整个节间的居间分生组织都存在活性,但是在大多数禾草类植物有了空隙发育之后,由于存在大量气体,这种活动就局限于节板上周围的基本组织,即结合区。

Fisher 等<sup>[4]</sup> 对 17 科 23 种热带单子叶植物的节间分生组织进行了研究,首次通过对节间的分裂细胞的测定(有丝分裂指数、细胞长度、组织分化等)来确定分生组织的位置,进而根据分生组织的位置确定了分生组织的类型,并且纠正了以前研究中的笼统的说法。他们发现,在这些热带单子叶植物的正在发育的节间存在 2 种不同类型的分生组织——不间断的分生组织(Uninterrupted meristems,简称 UM)和基部的居间分生组织(Basal intercalary meristem 简称 IM)。在 Fisher 等所研究的 23 种植物中,IM 主要存在于 Commelinaceae, Cyperaceae, Flagellariaceae, Poaceae, Restionaceae, Marantaceae; UM 主要存在于 Costaceae, Dioscoreaceae, Philesiaceae, Smilacaceae, Agavaceae, Araceae, Arecaceae, Liliaceae, Pandan-

aceae, Zingiberaceae; 在 Orchidaceae 的不同种中,既有 IM, 又有 UM。而在此之前,植物学家往往把居间分生组织位于节间基部作为单子叶植物的一个普遍特征。造成这种笼统的说法的一个主要原因是,以往的研究对象绝大多数植物都是生长于温带的禾本科植物,而对于大多数生长在热带的单子叶植物其他种群则缺乏相应的研究资料。

熊文愈等<sup>[6]</sup> 认为,在竹笋幼嫩时,节密而节间短,整个节间都是居间分生组织,都能进行细胞分裂,笋龄增加,节间伸长,上部细胞逐渐停止分裂,居间分生组织范围逐渐缩小而限于节间下部,最后亦停止分裂而老化成熟。

董丽娜<sup>[7]</sup> 研究表明,毛毛竹节间的分生组织区域随着节间的伸长而逐渐缩小,分裂能力逐渐减弱,当节间的分生组织区域局限于节间基部的时候,此时分生区的细胞将失去分裂能力,而并不象 Kaufman 等<sup>[10]</sup> 所认为的“分生组织逐渐局限于节间基部而成为居间分生组织,居间分生组织产生以后细胞进行着旺盛的分裂活动,不断产生新的细胞,是节间生长的主要动力”。因此,如果把居间分生组织定义为在节间基部产生的分生组织,并且认为居间分生组织是居间生长的主要原因,那么对于竹类植物,在竹类植物节间的基部不存在这样的居间分生组织<sup>[7]</sup>。

#### 5 单子叶植物居间分生组织细胞的分裂周期及细胞增殖率的研究

Fisher 等<sup>[4]</sup> 在对 17 科 23 种热带单子叶植物居间分生组织的研究中观察了细胞的长度和有丝分裂指数,发现在同一种植物中,细胞的长度和有丝分裂指数呈反相关的关系。他们同时强调,有丝分裂指数仅是作为定性的确定分生组织位置的一种方式,而不能定量地确定细胞增殖率。因为细胞不同,有丝分裂的持续时间不同。Green 等认为,如果沿着茎轴的伸长方向,所有的细胞都以同样的速度分裂,那么所有的细胞都应该是同样的长度;如果分裂细胞停止增殖,其长度应为沿茎轴的伸长方向同一位置的仍在分裂的细胞的 2 倍长。这些理论是基于这种观察所得,即植物的细胞不会滑到邻近的细胞中。Sinnott 等于 1939 年、Brumfield 于 1942 年发现了这种现象。Webster 等主张,如果所有的增殖细胞都在分裂,那么在下一个周期的 G1 开始时候的细胞数目应该是上一个周期 G2 结束时的细胞数目的 2 倍,那么细胞的数目应该呈指数增长规律。Abele 提出了一个临界细胞长度的概念,即在分生组织中进行有丝分裂的细胞有一个最大的细胞长度。Brumfield 也证明了这个研究结果。Ivanov 在研究玉米的根部细胞的有丝分裂时指出,进入有丝分裂的所有细胞都能达到临界细胞长度<sup>[12]</sup>。

基于以上的理论基础,Evans 等<sup>[17-18]</sup> 在研究根部顶端分生组织细胞长度的多样性时把不同长度的细胞的作为细胞周期持续时间的替代物。他认为,根据以上的理论,细胞的长度和细胞的周期相关,细胞越长,细胞的周期也越长。有证据表明,在根部的分生组织中,细胞一旦出现较长的分裂周期,那这个细胞很可能不久以后就会停止增殖。这样一来,细胞的长度就可以作为衡量细胞周期的一个指标。由于

在分生组织中发现有丝分裂的细胞的百分率很低<sup>[19-20]</sup>,即使在快速增长的节间也是如此<sup>[13]</sup>,因此 Evans 等认为这个方法似乎应该是研究居间分生组织中细胞周期的唯一的方法。他们于 2004 年用这种方法来确定了 4 种禾本科植物竹子 (*Bambusa sp.*)、芦苇 (*Phragmites australis*)、小麦、玉米居间分生组织中增殖细胞的分布。

## 6 单子叶植物居间分生组织中增殖细胞的位置研究

对于单子叶植物居间分生组织位置的研究相对较多,但是对于居间分生组织中增殖细胞分布的研究较少<sup>[13,19]</sup>。Fisher 等<sup>[10,13,19]</sup>曾对此做过研究,他们发现较低的节间的伸长细胞和其上的居间分生组织中的第一群短细胞的区别非常清楚,当居间分生组织中的第一群短细胞被确定以后,测量第一群短细胞的长度以及沿纵轴方向的连续的细胞长度,只有那些细胞长度同第一群短细胞的长度相当的细胞才属于增殖细胞的范畴,这样就可以界定增殖细胞细胞和非增殖细胞。在这里,Fisher 等认为居间分生组织位于节间基部。

2004 年,Evans 等<sup>[12]</sup>在 2000 年研究根部分生组织的基础上又研究了 4 种禾本科植物居间分生组织区域的细胞长度,通过居间分生组织中细胞大小的分布规律,得出在禾本科植物中并不是所有的居间分生组织中的薄壁细胞都在迅速增殖,潜在的增殖细胞不一定固定于某一个特定区域,而更多的是分散在整个节的区域,居间分生组织不局限于一个特定的区域。他们的研究对象是 3 种草本植物和 1 种竹类植物。组织取样时间都是在它们增长最快的时间,在研究中把短细胞作为增殖细胞。在 3 种草本植物中,居间分生组织中的短细胞数目较多,同迅速增长相关;而竹类植物仅有一行短细胞,同迅速增长不相关。Evans 等提出,在该领域更进一步的研究应该是有较高的细胞增殖率的居间分生组织。然而,目前对于居间分生组织中细胞增殖率如何确定,仍没有一个切实可行的方法。他们进行该项研究的理论基础是居间分生组织位于节部,研究对象是位于节部的细胞。

熊文愈等<sup>[6]</sup>在 1980 年的研究中认为,居间分生组织位于节间,随着节间细胞的向基分化,居间分生组织逐渐缩小而局限于节间基部。

董丽娜<sup>[7]</sup>认为,在竹子的节间始终保留着一些原始细胞,这些原始细胞由初生分生组织衍生而来,在节间伸长过程中保持长时间的分裂能力。竹子节间的短细胞即是分裂的原始细胞,也就是 Evans 等所说的增殖细胞,而长细胞是衍生细胞,细胞越长,分裂能力越差。节间基本分生组织细胞的分裂式为短细胞沿纵轴方向进行向上或向下的衍生,衍生细胞分裂伸长,并且很快停止分裂,而短细胞始终保持短细胞状态。由于衍生细胞严格沿纵轴排列,短细胞被衍生细胞隔开,在节间的纵轴上分散分布。也就是说,短细胞是分散在整个节间的。节间上部的短细胞首先失去分裂能力,其分化是向基性的,因此节间的分生组织区域随着节间的伸长逐渐缩小。

何新强等<sup>[15]</sup>在 2002 年研究了竹子中长短 2 种薄壁细胞

的功能。通过分析 2 种细胞所含物质的不同,发现高生长结束后的短细胞的细胞壁仍然保持分生细胞的特点,同时认为在笋的某一时期,所有的薄壁细胞都是短细胞,后来随着秆茎的发育,大多数薄壁细胞开始伸长,但是不知什么原因,一些薄壁细胞没有伸长仍然保持原始细胞长度,而且细胞壁的化学成分也没有改变。这个研究结果可进一步证明,短细胞能保持较长时间的分裂能力,是分裂的原始细胞。

## 7 展望

在单子叶植物居间分生组织的研究中,目前对竹类植物的研究非常少。竹子具有重要的经济价值,了解竹类植物的生长发育规律对竹类植物的开发与应用具有重要的意义。因此,结合已有的解剖学研究,采用分子生物学等方法,进一步研究竹类植物高生长的原因,不仅可以提高竹类产业的经济效益,而且可以推动理论研究的发展。

## 参考文献

- [1] 陈机. 植物发育解剖学(上册)[M]. 济南:山东大学出版社,1992.
- [2] EVANS P S. Intercalary growth of the aerial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. Prodr., Structure of the growing zone[J]. Ann Bot (Lond.), 1965, 29: 205-217.
- [3] 曹慧娟. 植物学[M]. 2 版. 北京:中国林业出版社,1989.
- [4] FISHER J B, FRENCH J C. The occurrence of intercalary and uninterrupted meristems in the internodes of tropical monocotyledons[J]. Am J Bot, 1976, 63: 510-525.
- [5] K·伊稍. 种子植物解剖学[M]. 李正理,译. 上海:上海科学技术出版社,1982.
- [6] 熊文愈,丁祖福,李又芬. 竹类植物的居间分生组织与节间生长[J]. 林业科学, 1980, 16(2): 81-89.
- [7] 董丽娜. 毛毛竹秆茎高生长的发育解剖研究[D]. 南京:南京林业大学, 2007.
- [8] SHARMAN B C. Development anatomy of the shoot of *Zea mays* L. [J]. Ann Bot (Lond), 1942, 6: 245-282.
- [9] SHARMAN B C. Leaf and bud ination in the Gramineae[J]. Bot Gaz, 1945, 106: 269-289.
- [10] KAUFMAN B. Development of the shoot apex of *Oryza sativa* L. H. Leaf histogenesis[J]. Phytomorphology, 1959, 9: 277-311.
- [11] KAUFMAN P B, CASSELL S J, ADAMS P A. On nature of intercalary growth and cellular differentiation in internodes of *Avena sativa*[J]. Bot Gaz, 1965, 126: 1-13.
- [12] EVANS L S, PEREZ R K. Diversity of cell lengths in the intercalary meristem regions of grasses: location of proliferative cell population[J]. Can Bot, 2004, 82: 115-122.
- [13] BLEECKER A B, SCHUETTE J L, KENDE H. Anatomical analysis of growth and development patterns in the internode of deepwater rice[J]. Planta, 1986, 169: 490-497.
- [14] EVANS L S, BERG A R. Early histogenesis and semi-quantitative histochemistry of leaf initiation in *Triticum aestivum*[J]. Am J Bot, 1972, 44: 165-167.
- [15] HE X Q, SUZUKI K, KITAMURA S, et al. Toward Understanding the Different Function of Two Types of Parenchyma Cells in Bamboo Culms[J]. Plant Cell Physiol, 2002, 43(2): 186-195.
- [16] FAHN A. 植物解剖学[M]. 吴树明,刘德仪,译. 天津:南开大学出版社,1990: 47-60, 66-68, 78-82, 102-129.
- [17] EVANS L S, LAGRAZON K, PANCRUDO J. Diversity of cell lengths in terminal portions of roots: location of proliferative cell population[J]. Environ Exp bot, 2001, 45: 85-94.
- [18] EVANS L S, VANT HOF. The age-distribution of cell cycle populations in plant root meristem[J]. Exp Cell Res, 1975, 90: 401-410.
- [19] FISHER J B. Development of the intercalary meristem of *Cyprus alternifolius*[J]. Am J Bot, 1970, 57: 691-703.
- [20] FISHER J B. Control of the internodal intercalary meristem of *Cyprus alternifolius* [J]. Am J Bot, 1970b, 57: 1017-1026.