

蘭科植物和 馬鈴薯中的共生現象

J. 馬 格 魯 著

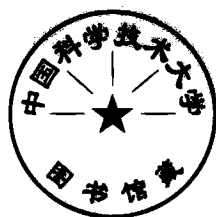
科 學 出 版 社

蘭科植物和馬鈴薯中的共生現象

J. 馬 格 魯 著

黃 河 田 波 譯

余 茂 効 校



科 学 出 版 社

1958

土壤植物和馬鈴薯中的共生現象

「法」 J. 馬格魯 著

河 田 波 譯

皮 効

*

出版社 (北京朝陽門大街 117 号)

北京市書刊出版業營業登記證出字第 061 号

北京印刷厂印刷 新华書店总經售

*

1958 年 6 月 第 一 版

1958 年 6 月 第一次印刷

(京) 0001—1,560

書号: 1186 字数: 121,000

開本: 850×1168 1/32

印張: 3 3/16 插頁: 6

定价: (10) 0.65 元

俄文版序言

馬格魯的这本引起苏联讀者注意的書是相当有趣的。其中报导了有关馬鈴薯和兰科植物生活中的共生現象的有价值的材料。本書作者虽然所敘述了旧的，而且对我们是不太熟悉的法国植物学者 N. 貝尔納(Bernard, Noël) 的試驗，但同时著者也引用了他自己亲自試驗与观察的結果。

高等植物与真菌共生在自然界是很普遍的。B. P. 威廉斯院士不只一次地指出这种情况，並正确地認為它具有重大的实际意义。大多数多年生与若干一年生植物所特有的所謂菌根营养，是和高等植物根上或在直接鄰近于根际的真菌的发育是相关联的。可惜，在农业化学基础上建立起来的、对植物营养形式邏輯的看法阻碍了研究工作者在植物生活这一最重要的領域的研究中取得重大的进步。所以甚至馬格魯書中所敘述的在共生現象研究中所发表的一些成就对我们科学工作者——生物学和农学工作者是有裨益的。

除了敘述观察和專門試驗的結果以外，在馬格魯的書中还包括了很多关于共生在植物界进化意义中的有理論价值的見解；植物感染真菌和块莖形成之間的关系及馬鈴薯退化的原因。本書著者的这些理論上的意見远远不是始終按照書中的实际内容，並且有时看起来是过分脱离现实根据的幻想。当然，这不仅是由于本書作者花費了自己的研究生命去研究共生問題，开始丧失了衡量的感觉与判断的能力並誇大了自己本身研究的意义。此外，应当認為他对我們国内生物科学最新成就的缺乏了解是本書作者理論性的弱点的原因。只有在我們的国家里新的、正确地发现生物界所固有的真正的規律的生物学理論才可能得以发展。

以馬鈴薯退化的問題为例,众所週知,在我国的南部地區,这問題已被 T. Ⅱ. 李森科院士在为他所研究出的植物阶段发育理論和关于获得性遺传学說的基础上卓越地解决了。在南方,夏播可以停止馬鈴薯的退化;並使馬鈴薯的播种材料一年年越来越丰产。在这些成就問世的时候,馬格魯把病毒看做退化的唯一原因的議論,和他在高山地區用种子培育馬鈴薯的建議,看来当然是极为不必要的。他所报导关于在高山上栽培馬鈴薯結果的报告,是不能引起疑义的,然而,在馬格魯書中,他的理論的說明,仅仅可以看作外国学者科学的落后之处。(关于馬鈴薯退化至今仍是一个普遍爭論的問題,許多学者都有自己的看法和理論,有关这方面的工作正在各地进行着,我們認為这是一个复杂的現象,需要多方面工作的配合才能彻底闡明此問題。——校者)

馬格魯企图把植物的进化建立在对共生生活适应的发展的基础上(見本書最后的一章),至少可說是簡陋的。无疑地,共生現象在植物界的进化上有着重大的意义,但是象馬格魯所做的,把这意义絕對化了,則是錯誤的。

馬格魯在本書中保持並发展貝尔納的假說,以为植物的多年生和在特殊器官中养料的积聚是由于和真菌共生的緣故。这种假說同样是相当簡單而不正确的。首先,如馬格魯随貝尔納之后,要在一个普遍性的块莖的标题下来理解多年生植物的所有貯藏器官是未必正确的。此外,不能認為共生作用一定引起貯藏物質在特殊器官内累积这一观念本身是有实际材料根据的。提出这一事实就足夠了,就是大量的具有菌根特征的所謂地層植物的品种(硬粒小麦,黍),同时也是一年生的春生型。馬格魯本人在自己的書中也引敍了不少沒有发展菌根而形成块莖的例子(虽然是在普通栽培的馬鈴薯品种上)。然而甚至不引用这些例子也可以預先摒棄貝尔納和馬格魯的唯一公式化的观念。这观念企图仅仅在共生条件影响的一个普通的公式下概括全部丰富的、多种多样的植物

的多年生現象。

应当認為馬格魯企圖把共生作用在高等植物的生活（特別是在塊莖的形成）上的作用歸結為只是增加了細胞和導管中的滲透壓也同樣是不恰當的。這仍然，甚至是如何也不能被馬格魯自己書中引用的材料所証實的公式。他這麼寫道：“塊莖形成不決定於溶解物質的化學性質和它的營養價值，而決定於它們克分子濃度賦予溶液的那種物理性質”（見 71 頁）。同時馬格魯引証摩里阿的試驗，他表示問題絕對不僅在於溶液的濃度及其滲透壓而在於植物有機體中多样的新陳代謝情況。把所有這些情況建立在一個普遍的滲透壓的公式上當然對理解共生作用的現象很少有所幫助，更何況對他們的掌握呢！

當然所有這些，本書著者在理論見解上的缺點並不能減弱書中所包含的實際材料的價值。必須按照建立在先進的米丘林生物科學的一般概念上的理論原則來重新理解這些事實。

根據了沙拉曼的工作，馬格魯把首兩章用來簡單地敘述馬鈴薯的歷史。沙拉曼所累積的事實有相當的興趣。然而，這些事實無疑地是不能解決栽培馬鈴薯的起源和在歐洲各國傳播的途徑這個複雜的問題。馬鈴薯尚在等待自己的歷史編纂者。為了不破壞書的整體性，我們考慮適當地保存了這兩章。

本書作了若干的縮減，刪去了那些內容是極其基本的滲透作用，滲透壓，電解質，普通的摩爾根遺傳學概念的說明和對栽培蘭花的外國商號的成就帶有廣告性質的敘述的一些章節。

序 言

可以想象有比兰科植物和馬鈴薯差別更大的植物嗎？它們屬於两个相距很远的类羣，在其血緣关系上它們也沒有关联。兰科植物除嘩呢拉¹⁾外，仅仅由于它們顏色的美丽人們才研究的，而馬鈴薯則給我們一种极其有价值的食物。然而就是这些差異如此巨大的植物具有共同的解剖上的特征和生活方式上的共同特性：在一定发育阶段上形成了块莖，在自然条件下常常和微小的真菌营紧密的共同生活，或称謂“共生”。这种现象就引起法国植物学者諾爱尔·貝尔納（1874—1911）发生疑問，难道在这两个場合下共生現象和块莖的形成沒有联系嗎？

1899—1909 年內諾爱尔·貝尔納借助于利用微生物学方法进行試驗，确定了兰科植物的种子在普通的生活条件下不发芽，除非在有和它共生的真菌的影响下才能发芽。同时貝尔納断定这种真菌在兰科植物发育史的不同阶段上引起块莖的形成。最后，这位学者应用浓的盐溶液的作用，在沒有真菌的参与下，使兰科植物发芽和形成块莖。他确認真菌的作用在于提高細胞液的滲透压。从其探討的初期，貝尔納企图扩大这个結論到其他具有块莖的植物上去，尤其是馬鈴薯。然而在兰科植物的試驗很快获得肯定結果的当时，而在馬鈴薯的試驗中，貝尔納碰到了如他所說的不可克服的困难。这困难，按作者本人的認為，迫使他停止已开始的題目。到他的晚年，貝尔納重新研究这問題，但是他的看法是另一种，而是更为有成效的观点了。他建立了一定的概念，他在波亚迭（Poitiers）召开的农业学会會議上的报告^[1]敘述了这些观念，而其关于这問

1) 学名 *Vanilla planifolia*——中譯者。

題的試驗記錄則在他死后的几个月才发表出来^[12,13]。

以后看来，早期所停止的研究是可能恢复的，經過长期的努力，貝尔納得到了証实其預期的結果。真正地确定了馬鈴薯如兰科植物一样，当細胞内部的渗透压提高到一定的限度时才形成块莖。野生馬鈴薯获得这种条件是由于根部共生真菌的活动；轉化貯存在根部的淀粉为糖，因而提高了細胞液的分子浓度达到块莖形成时所必需的程度。

我們提出自己的任务，在已有这些材料的基础上来研究馬鈴薯的問題。描述了馬鈴薯的历史，追隨于諾受尔·貝尔納在兰科植物上的試驗，在这方面将有詳細的敘述，我們着手于块莖形成的因子的研究。然后指出：在兰科植物块莖形成中所观察到的过程也存在于馬鈴薯中，並且指出由这些事实可能得出的农业上的結論。最后，我們將对貝尔納在自己試驗研究的基础上建立起来的，把共生作用作为植物界进化上主要的因素的一般理論进行討論。

目 錄

俄文版序言.....	i
序言.....	v
第一章 馬鈴薯的原产地.....	1
第二章 欧洲的馬鈴薯.....	9
第三章 兰科植物的共生萌发.....	20
第四章 共生和兰科植物块茎的形成.....	36
第五章 共生和馬鈴薯块茎的形成.....	45
第六章 代替共生的条件.....	66
第七章 在园艺和作物栽培上的实际应用.....	84
第八章 共生和进化.....	93
参考文献.....	103

第一章 馬鈴薯的原产地

南美洲馬鈴薯的起源 在所有的食用植物中，除禾谷类和葡萄外，无疑問地，馬鈴薯在我們这緯度范围内經濟生活中起着最重要的作用。很难想象，对于人类如此重要的这种植物，直至十六世紀末叶前在欧洲人們仍是完全不知道的，法国祇是在一个半世紀前才广泛地被利用。其实馬鈴薯起源于南美洲，不可能是在旧大陸上，这是由于我們对新大陸不太熟悉的緣故；馬鈴薯引入欧洲是克里斯多芬·哥倫布的发现中給我們真正最大的財富之一。这就是致力于馬鈴薯生物学和历史工作而負有盛名的沙拉曼（Salaman）所說的。

沙拉曼写道^[77]：“在西欧和美利坚合众国的农业經濟中推广馬鈴薯的重要作用不一定是必須的。但究竟不难看到：目前全世界馬鈴薯每年产量的价值远远超过西班牙統治的头三十年內在英克（Инк）王国收集和榨取的金銀財寶的总值。英克王国的出征和佔領南美洲与英雄勳績和难以想象的殘忍和愚蠢，两者成为鮮明对比的历史。对于整个南美洲的主要部分，很难否認，征服不仅沒有带来什么利益，除了給土著带来不幸，而对于征服者的利益亦是值得怀疑的。

在旧大陸当黄金財寶已經耗尽的时候，正是平凡的馬鈴薯成为被征服者的智慧和战胜者凶猛进取最无疑問的証据。被強大的安達居民¹⁾所培育出的馬鈴薯已經不是那些“运到大陸”來的人們掌上的“玩物”了。

馬鈴薯的历史成为进行很多工作的对象，其中首先應該提到

1) 安達斯山区域的居民——中譯者。

E. 罗西(E. Roze)(1898)的重要工作;他很好地描述了前一世紀末叶我們对这問題了解的情况。从那时起,这些知識增加了,一部分是由于苏联考察团布卡索夫(Букасов)及其同事者1926—1932年的工作,他們的工作闡明了南美馬鈴薯的分类学、細胞学和遺传学上的很多証据。最近沙拉曼^[77]用相当新穎的观点来研究这問題:依据可靠的考古学的材料,他恢复了馬鈴薯的整个历史,将它和发现最早种植馬鈴薯的南美土人的心理及其风尚相联系。以下要进行一些历史的簡述,我們摘录不少沙拉曼的特別有趣的工作。

馬鈴薯(*Solanum tuberosum*)的植物学特性 馬鈴薯和番茄、菸草、顛茄及很多其他的野生或栽培植物一样,是属于茄科茄屬(*Solanum*)——植物界中最大的屬之一,有将近900个种。这些种在花构造上很相似;反之,它們在营养器官上有极大的差異。馬鈴薯的特点是地下莖或匍伏莖的末端膨大为肉質的块莖。这是我們用以和这一屬中其他的种相區分的特性。其实,在南美、中美的不同地區,墨西哥和美国,一直到哥罗拉多发现在地下莖形成块莖的野生茄科植物,記載了将近40种。其中 *Solanum maglia* 最接近于栽培的馬鈴薯 *Solanum tuberosum*¹⁾。它的花如后者一样,有在尖端为长錐形的锯齿状的花萼及輪状花冠上有不深的沟;它的果实,如馬鈴薯的一样,是圓的不过不常見到。

两种植物可按叶子的某些特性,块莖(*S. maglia*的块莖小,水分多而味苦)及最后按染色体的数目来區別。

所有在欧洲与美国种植的馬鈴薯品种以及秘魯、玻利維亞和智利的大部分品种属于同一类。苏联学者認為这是一个复合的种(广义的 *Solanum tuberosum*)。南美洲存在着两个馬鈴薯的演化

1) 馬鈴薯植物学上的命名有賴于卡斯普尔·巴烏金(Каспар Баугин),他在1596年在巴塞尔(Базел)出版的他書“Phytopinax”中插述了这植物;林奈修改了巴烏金的命名而保留了这个名字。

发源地:其一在哥倫比亞,厄瓜多尔、秘魯、玻利維亞及智利北部的高地上,而另一在位于南智利海岸附近的智魯(Чилоэ)島上和其鄰近的智利的地區。第一个发源地位于南緯 20° 以北,是热带高山地區,那里夏季白天相当短,土壤不肥沃,雨量稀少。第二个发源地(緯度 40° 以南)在智利温暖和肥沃的地區,那里夏季白天較长,而且雨量丰富。

苏联的植物学者力图确定发源于这两个发源地的品种之間有任何的生物学差異。他們分 *Solanum tuberosum* 种为两个亚种: *Solanum andigenum*, 发生于秘魯、玻利維亞和智利北部諸国的高山地帶,而原来的 *Solanum tuberosum*, 則起源于智魯島及鄰近的南智利地區。他們認為我們欧洲的馬鈴薯屬於第二个亚种。按照他們的意見,馬鈴薯在 16 世紀輸入旧大陸,不是起源于秘魯的高原而是来自智魯島及鄰近的海岸地區。我們在下面見到,在這問題上,沙拉曼坚持絕對相反的見解。

俄国植物学者所建立的两个亚种是能夠杂交繁殖的,並且染色体数目相等。

最早的種植嘗試 不管在中美洲和北美洲的有些地區,特別是在墨西哥,很常見到野生結块莖的茄科植物或馬鈴薯,但是当地的居民無論如何也不种它。虽然土人有时也偶而利用所遇到的块莖作食物,但是他們从来也沒有想到种植馬鈴薯。在西班牙統治以后,馬鈴薯由秘魯的高山及从鄰近的地區輸入墨西哥。在那儿,和墨西哥相反,这植物是自古以来便被当地人民所知晓和栽培的,这些人民可能在美洲发现前两千或两千多年便居住在这高山地區。用什么來說明同一种族的部落的行为上如此的差異呢?沙拉曼認為它大概是決定于两个地方不同的地理和气候条件:其一(墨西哥)是热的、富足的、給予人們丰富的食物資源,另一則相反,是荒漠的和寒冷的。

沙拉曼和在 1922 年发表关于秘魯史前时期的書的約翰·泰罗

(J. Tello) 一起認為：迁移到那里与存在于秘魯高原的部落不是来自西方沿海地带，而是来自东方，从沿亚马孙河(Амазонка)流域延长到哥尔基里叶尔(Кордильер)山麓的原始森林来的。在这些肥沃的平原上，土人很富裕地得到他們所必需的东西；他們可以很容易地在河流的平原上种植玉蜀黍及那些根部可供食用的植物，如木薯¹⁾。假若他們放棄这些富足的地區来住在靠近山脈的高的不見人烟的高原上，对这件事，按所有的可能性說，与其說是物質的原因，不如說是心理上的原因促使他們这样的²⁾。

事实上，热带森林的很多危險是当然的要引起自然界难以形容的慘狀；甚至在美洲发现后敢于深入到不能通行的古老森林去的后来的科学工作者也不能免受这种危險。那里，饱和的水汽中厝集了貪食的昆虫，丛林中有豹和巨大的蛇，河中有大量的鱷魚和肉食性的魚繁殖着。如果加上这些危險，那就为何應該来开导彼此吃人的野人部落，很易理解。这些人民是不惜任何代价力求逃避如此殘忍的环境，不管这地方給予他們所有丰富的物質。

然而人們躲避在高山，亦有新的危險在窺伺着他們。他們越过了东部哥尔基里叶尔山脈，企图定居在位于聳立于太平洋海岸的西部山脈和东部山脈之間的拔海 4,000—5,000 米的高地上。在嚴寒的高山沙漠中，它以前的簡陋的食物来源是不中用了；这地方对木薯是太寒冷了，而玉蜀黍不能在超高过 4,000 米处生长，而且在这限界附近它是矮小的和产量低劣的。在死亡的危險下，在需要的逼迫下，移民們当然要找尋更堅強的能夠在不良条件下生长的食用植物。因此他們就发现了和开始种植馬鈴薯，實現了，按沙拉曼的話說，“人类征服自然最卓越的事件中的一件”。

在哥倫比亞和智利的安達斯山高原上的土人开始並从事栽培

1) 学名 *Manihot edulis*——中譯者。

2) 關於人類迁移的“原因”以后議論的簡陋和唯心的成分当然是一目了然的——(俄譯者)。

很多种野生的长块莖的茄科植物。布加索夫^[19]在南美找到了近40种野生馬鈴薯和近20种栽培馬鈴薯；后者之中有 *Solanum tuberosum* 及其两个亚种：*S. andigenum* 及本来的 *S. tuberosum*。然而在这些国家到现在为止，看来未能在绝对野生的状态中发现一个真正适合于任何一个我们栽培的品种的馬鈴薯形态。在远古时被安达斯山的居民所栽培的野生形态是属于在任何地方都不保存其原始状态的 *Solanum tuberosum* 种呢？或是相反，他们属于那些现今仍保留其野生状态，而在栽培后种发生变化了的长块莖的茄科植物种呢？我们认为这些类型中最大多数接近于栽培馬鈴薯 *Solanum maglia*。达尔文也这样认为，当他週遊世界时在周諾(Чоно)島上(智利的海滨)正靠海边的石灰层沙石上发现了这植物，认为是我们种植馬鈴薯的野生型。布卡索夫看来，*Solanum tuberosum* 的起源应该是直接联系于南智利的野生种，这些种本身接近于 *S. maglia* (*S. fonchii*, *S. molinae*, *S. leptosigma*)。然而这些后者是四倍体($2n = 48$)，其中如 *S. maglia* 和 *S. tuberosum* 一样是三倍体($2n = 36$)。所以沙拉曼根据这些工作愿意相信 *S. maglia* 在我们欧洲馬鈴薯的形成上起一定的作用。

“薯干”(чуньо)的制備 馬鈴薯的发现和种植无论如何是不足以克服在高地上所有的经常生活上的困难。移民们实际上全部由严寒来决定；严寒摧毁了收成注定他们要受飢饉。可是他们学会选择和种植抗寒的品种，这些品种能生长在那刚刚低于雪线的自然状态下。其中最重要的也是老早以来种植的已被俄国学者所肯定；这就是 *Solanum ajanhuiri* 和 *juzepesukii*，按其外部特征很相似于我们的馬鈴薯，而其染色体数目是不同的。

这些抗寒品种的块莖是无味的，土人们当然不会放弃选择同样的而味道更可口的品种。但是，首先是产品准备贮藏的问题，大家所知道的，早已被当时土人所使用的叫做“薯干”(чуньо)，制品是不怕冻和潮湿的。“薯干”准备的方法发生于看来大概在纪元

1100 年以前,是在防止产品受冻害的工作很大的成就。这方法正是建筑在利用那个应当克服的敌人——就是冻寒的基础上。“薯干”有两种类型:白的和黑的,或是普通的。用来制造这些产品的块莖鋪在地上在嚴寒中过一昼夜。如果制造白“薯干”或“土达”(тунта),日出前盖上一层藁草,如果希望得到普通的“薯干”就放着不盖。在这两个情况下,男人、女人及小孩赤脚去踩揉已經在日光下溶解了的薯块,擠出它們的水。用作制备白色“薯干”的馬鈴薯块在白天应重新盖上草,而其他的則放在日光下。所有这些一連重复 4 至 5 天,此后黑色“薯干”晒干放在倉庫里。白色“薯干”放在不深的有水池中两个月,然后也在日光下晒干。两种“薯干”都有块莖的形狀(图 1),但是“土达”象雪一样白並且显然比普通“薯干”輕,由此制备淀粉,西班牙征服者所沒有忽略它¹⁾。

考古学的資料 利用馬鈴薯充作食物的悠久历史及其在南美原始的人民生活中所起的极其重大的作用是被考古学的材料所証实了,特别是被近 40 年来发掘中找到的大量陶器,它們常常反映出馬鈴薯的形狀。按照这些陶器的风格可以确定它們的年代,因为如今对美洲印地安人艺术发展的不同阶段已知道得很清楚了。形狀象馬鈴薯的最早的陶器样式屬於紀元前 2 世紀。我們不知道这个时期距离最先企图在高山上种植馬鈴薯之間的时期有多长。我們也注意到,在秘魯和玻利維亞高原首次出現的人类也有如此的企图,因为就是这个发现使許可人們在那里能維持自己的生存。按照沙拉曼,十分可能,馬鈴薯的种植若不是开始于我們的紀元前数千年,就开始于数世紀前。

在哥倫布前时期的陶器上,具体地反映出馬鈴薯的形态(图 2, A),有时为“薯干”的形狀(图 2, B),也有表現为有依据的及象征的形态,有若干或甚至只有一个图案式的芽眼,这仅仅作为在臆想

1) 我們根据沙拉曼所引用的“薯干”制造方法的敘述是建立在目击者供述的基础上的,並符合於古代編年史作者的記錄。

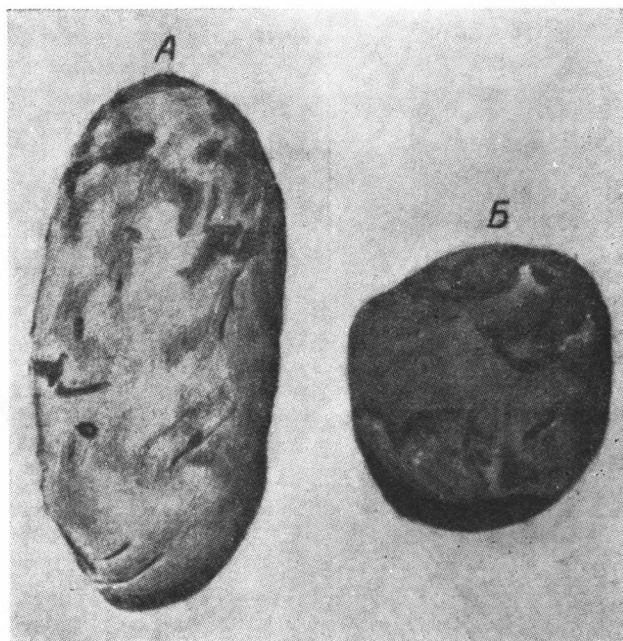


图1. A——白色“薯干”或“土达”；B——普通“薯干”。

中引起“馬鈴薯”概念的一个要素。

在某些壺上馬鈴薯作为人物的形状。在这些情况下,主要的块莖上佈滿了或多或少的数目很多的芽眼而作为身体,其中如头及四肢用次生块莖表现出来(图2,B,Г)。在头上,口是用芽眼表示出的,芽眼的幼芽形成牙齿,周围的突起相当于嘴唇。

这些陶器証明了在靠馬鈴薯生活的居民中馬鈴薯的意义。南美的印地安人是信仰活物的;他們認為每一个活的或死的自然物中都有灵魂,且一定應該和灵魂生活在世界上的。瓦罐上显现人形的块莖体现了馬鈴薯的灵魂或神。这些人形往往表現得很丑陋,上唇或上下唇削去了,儼如简单的或双重的“兔唇”,也常常有同时削去鼻尖的(图2,Г)。



图 2. 在哥倫布前时期陶器上的馬鈴薯形象。

A——英克时期；B 及 B——英克侵佔前的时期；Γ——时代未確定。(引自沙拉曼)