

13.72
KES

107189

植物生理过程的相互关系

A. Л. 庫尔薩諾夫

科学出版社

植物生理过程的相互关系

A. Л. 庫尔薩諾夫 著

金成忠 譯

倪晉山 唐惕 校

科学出版社

1962

А. Л. КУРСАНОВ
ВЗАИМОСВЯЗЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ В РАСТЕНИИ

Изд. АН СССР, 1960

内 容 简 介

本书是苏联科学院植物生理研究所所长 А. Л. 庫尔薩諾夫院士在 1959 年苏联科学院紀念季米里亞捷夫第二十次学术演講会上的报告。

作者首先扼要地探討了植物体内的物质运输問題，提出与运输机制有关的代謝特征；然后进一步討論了各种不同器官特别是根系的物质代謝，进而闡明各器官的物质代謝通过多酶系統在整体植物体内所发生的相互作用，提出了整体植物体内各生理过程間的相互联系这个带有方向性的新課題，对植物生理学的发展，提出了整体植物生理学一条新的途径。

书中附有許多生动出色的图解，深入浅出地帮助說明了各种問題，給讀者在讀完本书后造成难忘的印象。

植物生理过程的相互关係

[苏] А. Л. 庫尔薩諾夫院士著

金 成 忠 譯

倪 晉 山 唐 惕 校

*

科学出版社出版 (北京朝陽門大街 117 号)

北京市书刊出版业营业許可證出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1962 年 1 月第 一 版

书号：2453 字数：34,000

1962 年 1 月第一次印刷

开本：850×1168 1/32

(京) 0001—5,100

印张：1 5/16 插頁：3

定价：0.44 元

植物生理过程的相互关系

当我们想到 K. A. 季米里亚捷夫时,为了再一次评价他的生活道路和科学功勳,我們首先崇敬地指出他的关于叶綠素和二氧化碳同化作用的工作,在这些工作里,出色地結合着实验家的才干和只有伟大的学者才具有的深刻的邏輯分析。

然而,当我们作为生物学家和公民从較广泛的角度繼續分析并评价季米里亚捷夫时,他对于我国科学和农业的重要功績还在于他善于培养成千上万的人們重視植物和以真誠的兴趣研究它的生活。

在听众們和現代人們的心坎里,被季米里亚捷夫所燃烧起来的这种火焰,是“不会熄灭”的。一代一代相传下来,在今天它依然作为一种力量,鼓舞着科学和生产領域中的老年人和青年人敏銳地注視植物,对植物提出問題,強迫它自己回答。

季米里亚捷夫強有力的語言奥秘是什么?首先是在他的公开演講里,他善于在听众的思索目光面前,創造植物的整体形象,植物与环境相互关系的形象,以及与激动着当时俄罗斯社会的具体事件相联系起来的植物的形象。不管局部的研究是如何的复杂和精細,在这些研究里,季米里亚捷夫构成自己的推断和論据,从来也不使听众的注意力离开整体植物的形象,在整体植物內部看来是如此清楚而簡單地进行着基本的生活过程。

因此,当季米里亚捷夫委员会給我以荣誉,建議我在第二十次季米里亚捷夫演講会上宣讀論文时,我选择了整体植物內生理过程的相互联系作为自己的題材。

近二十五年来,在研究植物生活各方面已获得的巨大成就,愈来愈鼓舞我們在近代植物生理学成就的基础上嘗試新的概括,創造整体植物的图景。

要使这个簡評在季米里亚捷夫所賦予的光輝形象面前不会暗淡无光,当然是有困难的。但是,伟大科学家的光輝榜样并不束縛着、而是鼓励着后继者們。因此,我想在生理学最新成就的基础上,闡述整体植物生活若干方面的尝试,将会得到听众們的諒解与寬恕。

*

*

*

植物学的历史教导我們,在它的范畴里,时而这一門时而那一門学科得到較大的发展。最初,形态学及分类学发展了起来,因为人类首先需要認識周围形形色色的植物形态与种类,以便根据相同的或不同的特征把它們分門別类。只有在这样的基础之上,关于植物进化的学說才可能获得如此巨大的发展。

后来,改进了显微鏡的研究技术,植物学在胚胎学、細胞学以及与研究植物細胞精細組織相关的一些其他領域里,获得了惊人的成就。这些成就首先为具有主动改变植物本性方法的遗传学和选种学开辟了广闊的道路。

当前我以为在植物学的学科当中,植物生理学具有更大的意义。目下它的力量在于日益增长着深入洞察植物有机体内各种过程本质的可能性。

普通生物化学的卓越成就以及生物物理学的发展,賦予植物生理学家以可靠的基础,使生理过程从綜合的观察过渡到用一系列酶反应的語言,具体地表現它們。因此,近代的植物生理学家在研究某些孤立的反应时,时常企图找出所研究的基本現象在組成該生理过程的反应总系統里的地位和意义。

二十年以前,代謝的一般情况还没有足够地得到闡明,所以上述的可能性受到很大的限制。因而每一个刚分离出来的物質或新的酶反应,好象是新的針脚落在一幅空白的图画上,还不能融合成一片共同的花紋。可是随着这些針脚的增多,根据它們可以推測整个花紋的各个部分。我們很好的知道,作用于有机体的类似糖酵解、二羧酸和三羧酸循环、光合作用的循环等新的多酶系統底每一次发现,对于生理学的发展具有多么巨大的意义!

現在植物生理學家最重要的任務之一，看來在於闡明這些系統的作用在整體植物體內實際上是怎樣進行的，以及它們以怎樣的方式參加到正常的(或非正常的)營養、生長和發育過程里的。

*

*

*

整體植物體內的個別器官或部分負擔有特殊的功能，因此酶系統的機構及產物的成分在它們之間也互有不同。

但是，在整個有機體里，所有這些在空間分隔的系統在一定程度上是協調地作用的。因此，對於植物不同部分間的物質代謝以及對於協調的特殊因素，要特別小心地對待。遺憾的是，由於所選題材的複雜性，或許是為時尚早，還不能使我作出最後的結論，因此不得不僅限於某些例子上面。但是我希望，在某些情況下能夠指出在植物體內起作用的多酶系統，是怎樣參加執行正常的生理過程的。

另一種情況下，我力求涉及整個植物不同部分酶系統之間所建立的相互作用的特點。最後，我也希望提到一些反常現象，它們在不良條件影響之下，在這些系統里發生，成為植物傷害的原因。

同時，在這篇敘述里，我不打算涉及參與協調整體植物生理活性的異生長素及激素一類的其他物質。這一重要領域應該單獨探討。然而，目下它多少向着另一方面發展，因此可能還沒有達到與物質代謝學說那樣接近的程度，以致可以在植物代謝總系統內來研究激素的因素。

這篇報告里的大部分材料，得自最近幾年內季米里亞捷夫植物生理研究所的工作，該所目前對整體植物問題給予足夠多的注意。

關於整體植物里生理過程相互作用問題的概述，可能應開始於物質運轉的扼要探討，因為借助於這一過程，實現了專門器官之間代謝產物的交換。

植物生理學上關於物質遠距離運輸是沿着韌皮部和木質部部分而完成的古老結論，直到今天看來是無可異議的，但是在一些細節地方，發生了不少爭論的問題。

首先由于根代謝研究方面的一系列成就，显而易見获知被根所吸收的一些、有时是大部的氮、磷和硫的盐类，立刻进入各种有机化合物的成分中，它們一部分为根的本身所利用，一部分被帶到地上器官里。关于这一点，根据伤流液的分析很容易判断。不同植物的伤流液里发现有 25 种以上的含氮化合物、大約 15 种有机酸、一些有机磷酸酯、含硫化合物、以及若干数量的糖类及多元醇。

所以，关于水分及溶于其中的矿质盐类从根向枝条运轉的原理，愈来愈需要更多的附带条件。

但是，需要修正古老观念的依据还远不止于此。远在 1937 年，顧斯塔夫松 (Gustafson)^[1] 举出一系列的資料，表明被根所吸收的磷素，不仅沿着木質部，而且沿着树皮上行到枝条。

不久以前，E. 拉特涅尔、T. 阿基莫奇基娜和 C. 烏希娜 (Ратнер、Акимочкина и Ухина)^[2] 詳細地研究了这一問題，証明在上行移动的途径上，棉花木質部与韌皮部之間容易建立磷素的交換。用环制方法除去树皮部分，并不能使 P^{32} 的上行流停止，而仅导致 P^{32} 集中在环制了的木質部区域内 (图 1)。环状切口的上方，磷素又重新分配在树皮和木質部之間。最后，当树皮和木質部在若干距离上分开后，但其末端不与茎分离，拉特涅尔及其共同工作者們能直接地使人深信磷酸盐的上行流也沿着韌皮部进行。所以，木質部是物質上行流通道的原理，同样不可能不加以严肃的修正而被接受下来。

关于物質下行流方面的观点，产生了更加严重的矛盾。过去十年內，借助示踪原子，获得了許多有价值的实际材料，但是这些結果暂时更加剧了物質沿韌皮部运轉本質方面的观点上的分歧。

在任何情况下，借助于 C^{14} 发现同化物質沿韌皮部运轉的非常速度，彻底消除了关于物質自由扩散的假說，但仍使两个主要观点处于爭論状态中。

其中一个观点認為在篩狀細胞 (篩胞) 里进行着溶液的流动，同化物質被动地被帶走。这个观念为許多外国的研究者們所支持^[3,4,5]，實質上即是有名的門赫 (Münch) 模式，还在 1930 年已为

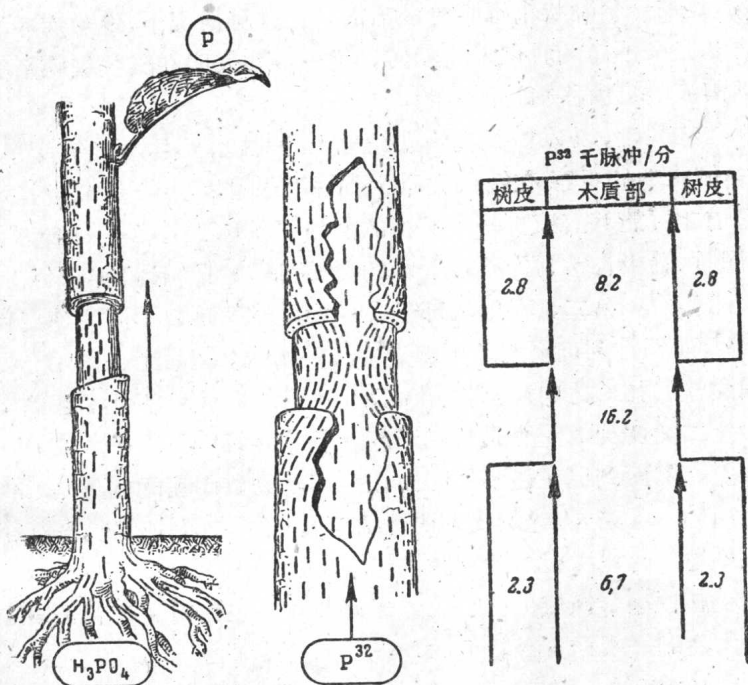


图1 沿茎上升的磷,在树皮与木质部之间存在着均衡状态(根据拉特涅尔)

他所构成^[6]。输导系统相反的两端,由于溶液浓度的变化而产生涨压的差异,被当作是溶液流动的动力。

根据另一观点,在筛状细胞里不进行溶液的流动,而发生主动的分子传递,同时从筛状细胞或伴细胞(伴胞)的本身代谢作用获得能量。这一见解是一些外国的学者们所提出的^[7,8];同样也在苏联许多学者们的工作里发展着,特别也在我们的实验室里得到了发展^[9]。

因为目前两方面中的任一方面都还没有对自己观点有利的决定性的证据,我们不拟作较详细的论证分析。仅仅指出,有利于筛状细胞里溶液流动学说较重要的证据我以为是米特勒尔(Mittler)^[10]的工作。他的工作表明,蚜虫的刺进入维管束的筛状细胞后,长期地从细胞里分泌糖溶液,按所分泌糖溶液的体积和数

量說,超过一个篩状細胞貯量数千倍。在这种情况下,发生病理的伤害是完全可能的。但无论如何,这一事实表明在篩状細胞系統里糖溶液的自由移动是可能的。

与此同时,流动假說也遭遇到重大的难题,最主要的有两个:第一,細胞学的观察,在篩板的原生質絲里未曾发现有管道,沿着这种管道才可能有溶液自一个細胞的液泡不断地流向另一細胞的液泡。同时,篩板也常常为不溶于水的癒伤組織的聚縮葡萄糖紧密物質所閉塞^[11]。第二,在韌皮部里各种物質能同时以不同的速度移动^[12,13],而且特別重要的是可能有对流的情况,例如光合作用产物和磷酸盐的相对方向移动,已借示踪原子之助而很好地被証明^[14]。

这二类情况更能令人傾向于韌皮部輸导細胞里分子主动运送的假說。然而到現在还不够明白在运轉时物質代謝的能量是怎样被利用的。看来,研究韌皮部內物質运轉机制方面的成就,有待于更詳尽地認識这种組織的代謝。

我們在这个領域里已經工作了好几年,也获得了有关于輸导組織代謝的一系列資料。

1949年 M. 扎普罗麦托夫 (Запромётов)^[15,16] 所完成的最初的一些工作里即已証明,將小麦切断茎的末端浸于氨基酸溶液里,則氨基酸移向种子方面的数量,显著地多于它們被动地随着蒸騰流动的数量(有时多 50—100 倍)。这一观察乃是承認有机物質運輸的代謝本質的初步依据。

很快地,同样也闡明了糖类运轉的本質。还在 1954 年, M. 图尔基娜 (Туркина)^[17] 借助于 C^{14} , 发现在糖甜菜的維管束里,蔗糖是主要的运输化合物。这一事实立即导致获得在实践上有重要意义的結論: 正象以前认为的那样,糖甜菜的根自己不能合成蔗糖,而是从叶子获得現成的蔗糖。O. 帕夫利諾娃 (Павлинова)^[18] 用 C^{14} 进行的試驗,带来了直接的証据,指出糖甜菜的根,实际上沒有能力从葡萄糖和果糖形成蔗糖。

晚些时,無論是我們这儿或是外国,都証明蔗糖在許多其他植物里也是基本的运输物質。特別是在 1957 年底,联合国教育科学

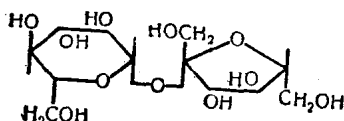
及文化組織在巴黎召开的大会上，物质运输組的参加者們一致地认为，蔗糖是一切植物同化产物运输的主要形式。

实际上还在相当早的时候，1928 年馬松和馬斯克尔 (Mason and Maskell)^[19] 在棉花上即已得出相似的結論。但是他們是以莖皮总的分析作基础，不能把移动形式的蔗糖从貯藏形式的分开，因此他們的結論沒有足够的論据。

关于蔗糖是主要运输形式的观念仅到 1958 年才受到动摇，当时美国的席梅尔曼 (Zimmerman)^[20] 和我們实验室的 H. 普里斯图帕 (Приступа)^[21] 差不多同时发现，在一系列的植物里，作为主要

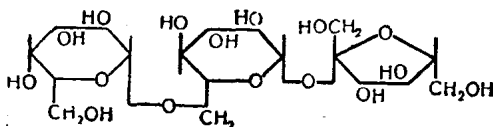
主要的运输化合物是

蔗 糖

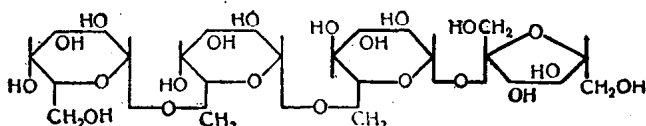


或是在它的基础上构成的

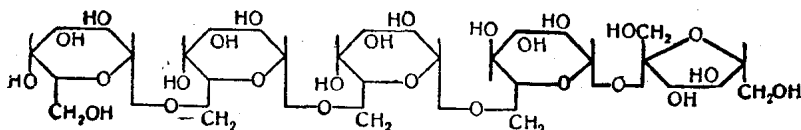
半乳糖甙



棉子糖



水苏糖



毛蕊花糖

图 2

运输成分的不是蔗糖，而是在蔗糖基础上构成的含半乳糖的低聚糖类——水苏糖（стахиоза）、毛蕊花糖（вербаскоза）及部分的棉子糖（图2）。根据席梅尔曼的资料，属于这一类植物的是木犀科和榆科的树木，特别是桤树，而根据普里斯图帕的资料，则是西葫芦。但是，所有这些与关于蔗糖在同化物质运转中起中心作用的结论并不矛盾，仅仅是更扩大了它作为运输糖类的意义，因为这些情况指出与蔗糖相联结的半乳糖基也能参与运输。

借助示踪 C^{14} 分子的精确测量，同化产物运转的速度表明出乎意外的高。根据 М. 图尔基娜和杜比尼娜（Туркина и Дубинина）^[22]、Н. 普里斯图帕^[23] 的资料，变动于 40—120 厘米/小时范围内。其他作者们的工作里也确定了类似的数值^[4,12,24,等等]。

物质向下移动的速度
=40—100厘米/小时

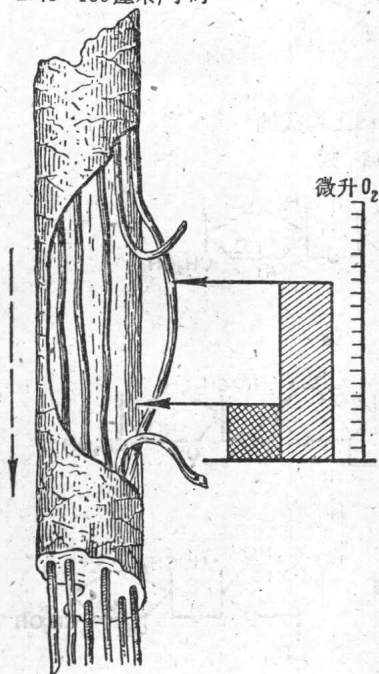


图3 维管束比周围的组织
具有更强烈的呼吸作用。

这一点对于溶液流动学说造成了一定的困难，因为筛状细胞里液体如此高速度的移动，尤其是它通过筛板的细孔，应该遇到巨大的阻力，或者同样地要求在系统的两端具有很大差别的渗透压。

可是分子转移的这种速度对于代谢学说是巨大的考验，因为这种速度要求强烈地消耗输导组织的能量。

从这个观点出发，图尔基娜^[25] 在发展物质运转本质的观念上作出了重大的贡献，她指出，例如在糖甜菜和车前草的维管束以及在蒙古锦鸡儿（*Caragana arborescens*）幼嫩的树皮里，输导组织具有特别高强度的呼吸作用（图3）。这

些資料被威林布林克 (Willenbrink)^[8] 在德国所証实,不久之前也被席格勒尔 (Ziegler) 所証明^[26]。席格勒尔处理白芷 (*Heracleum*) 的維管束,能把它分成木質部和韌皮部,証明高度的呼吸作用是这两种类型組織所特有的。

輸导組織呼吸作用的本質需要專門的研究。已經在图尔基娜和杜比尼娜^[27]最初的工作里确定,維管束的呼吸系数接近于 1,就是說,进行过程主要依靠碳水化合物化合物的利用。进一步她們又証明輸导組織的細胞色素氧化酶比其他氧化酶具有鮮明的优势,表明在輸导組織里呼吸作用最后阶段的特异性。这些資料同样也在其他作者們的工作里^[26]获得了証实,但是总的說来,对維管束的代謝潛力揭露得还不够,因此需要进一步发展下去。

此外,瓦涅尔 (Wanner)^[28]在分析洋槐 (*Robinia pseudoacacia*) 韌皮部的液汁时,发现十分微弱的酶活性,似乎与韌皮部強烈代謝的观念相矛盾。瓦涅尔的这些資料在文献里常被利用作为論据,来証明篩状細胞的低活动性。加之篩状細胞达到一定年齡之后常常沒有核^[5], 也被用來說明这一点。但是,把树皮受伤时韌皮部自由渗出物的酶特性与原生質本身的酶系統混为一談,未必是正确的。而且,韌皮部里篩状細胞与伴細胞紧密地相互影响着,可以推想它們是成为总的代謝系統的。在任何情况下,我們以某种呼吸毒物使整体植物体内的維管束呼吸作用中毒时,常能引起同化物质运输的停頓^[8,29](图4),这就說明有机物质的运轉依赖于呼吸作用。

目前,主要賴有 O. 帕夫利

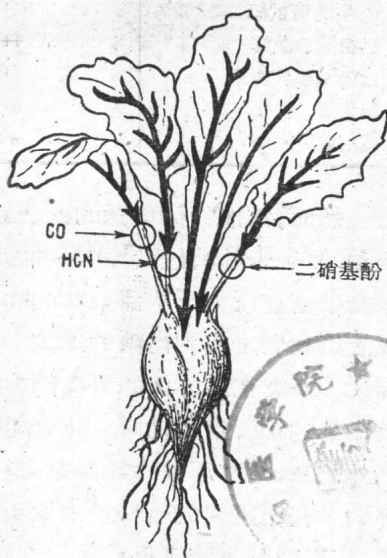


图4 輸导組織酶中毒后阻止了同化产物的流出

諾娃和 T. 阿法納西耶娃 (Афанасьева)^[30] 以及 M. 图尔基娜^[31] 的工作,我們拥有关于糖甜菜維管束里酶系統的詳細資料 (表1)。这些資料說明維管束好象是这样的組織,鮮明地能通过己糖磷酸化酶的反应使己糖活化,这一反应要求經常地消耗腺三磷酸(ATP)*。同时,这些維管束具有高活性的醛縮酶和琥珀酸脫氫酶,表明其代謝的主要途径是通过糖酵解和克列布斯循环(Krebs cycle)而进行的。維管束里几乎沒有轉化酶,这就保証蔗糖在輸导束里相当地稳定。

表1 輸導組織里糖酵解和有氧呼吸的酶活性

酶	活 性	作 者
醛縮酶	+++	帕夫利諾娃
腺三磷酸酶	++	”
細胞色素氧化酶	+++	图尔基娜和杜比尼娜
磷酸酶(酸的)	++	”
磷酸化酶(淀粉-)	+	”
α -半乳糖貳酶	+	帕夫利諾娃
己糖磷酸激酶	+++	”
己糖磷酸异构酶	+	”
轉化酶	(+)	图尔基娜和杜比尼娜
琥珀酸脫氫酶	++	席格勒尔

然而,沿植物体移动的糖是經受某些变化的。1933 年首次在我 and M. 卡扎科娃 (Казакова)^[32] 的工作里得到証明,将葡萄糖或果糖在压力下从甜菜叶的叶柄切口处輸入,在通过叶柄后的滤液里我們未找到己糖的形式。但是,最近帕夫利諾娃^[33] 利用示踪 C^{14} 糖类在这方面的研究較为詳細,例如,她指出示踪果糖沿着糖甜菜的維管束移动时,十分迅速地轉变成蔗糖。有些出乎意料之外的是,这种蔗糖中無論是果糖或葡萄糖基的示踪程度,都是相等的。在所研究的組織里未发现有游离的示踪葡萄糖。所有这些,都表明在維管束里己糖迅速地异构化,并且己糖磷酸酯不释放

* ATP——即三磷酸腺貳的簡称——譯者。

出来,而用于蔗糖的合成上。

图尔基娜^[34]研究了糖甜菜的維管束里蔗糖进一步的轉化。她用糖甜菜叶柄的离体維管束作試驗,証明示踪蔗糖一部分在呼吸过程里被利用,在輸导組織里轉变成各种有机酸。該植株中有机酸的特点是具有一系列的酮酸,其中已鑑定的就有丙酮酸、羧基丙酮酸、 α -戊酮二酸、草酰乙酸及乙醛酸。经过胺化作用及氨基移換

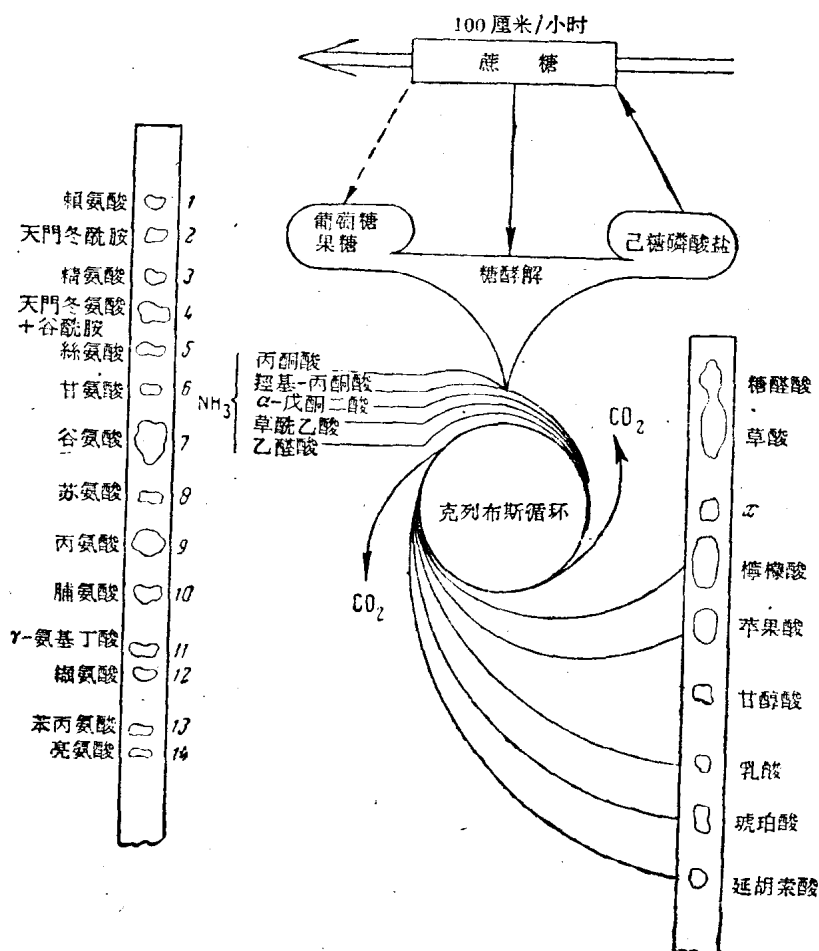


图 5 糖甜菜維管束里蔗糖的轉化

作用后,有机酸又形成一系列的氨基酸,同样也在这些試驗里被鑑定出来。

因此,蔗糖在輸导束里的轉化,总起来可以用上列图式說明(图5)。

从图5清楚地看到,在糖甜菜維管束里以大約100厘米/小时速度运输着的蔗糖,在这些組織的代謝作用中部分地被利用。这里轉化的主要途径通过糖酵解和克列布斯循环,从而形成許多中間产物和次生产物。蔗糖在这些过程上的消耗,与同一時間内通过的总糖量相比,可能并不算大。但是,由于輸导組織強烈呼吸的气体交换,可以肯定在这些过程里有足够数量的高能量磷酸鍵(腺三磷)形成,根据己糖磷酸激酶的高度活性,同样也可以間接地断定这一点。因此,我們可以較詳細地討論关于輸导途径中代謝的重要方面。但是直到現在,我們仍然不知道这种在整个过程中伴

随着蔗糖而产生的轉化系統,是否是推动运输过程的能量基础。

但是,对于物質的远距离运输,不管能量的利用形式如何,我們可以断定在切断的茎段里,尤其是在离体的維管束里,物質的运转一定強烈地減慢,有时甚至完全停止。看来末端器官的活动性,以及首先是叶片内同化产物从叶肉細胞分泌到輸导系統里时能受到激发的那些过程,对于物質的运输同样具有很大的意

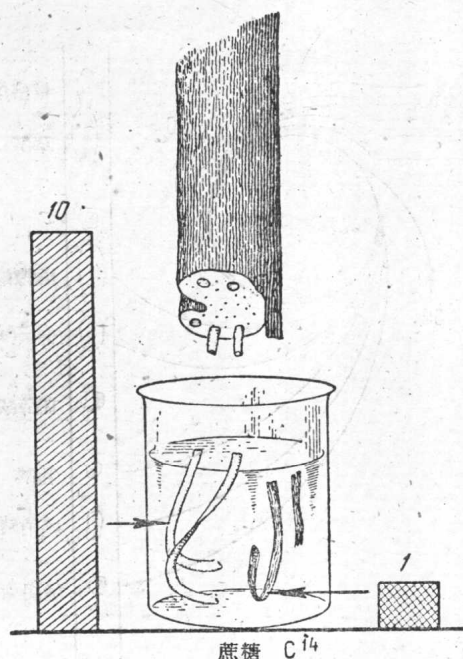


图6 維管束比薄壁組織吸收显著得多的蔗糖

义。因为这个过程完成很快,而且通常不依靠浓度的梯度而进行^[17],这里必须拒绝关于物质自由扩散的观念,而要从特殊的分泌机制主动地推移同化产物的方面,或是从输导细胞本身代谢能量累积的方面迅速地寻找解释。特别在图尔基娜^[35]不久以前所完成的试验之后,后一种解释似乎可能性特别大些。她指出糖甜菜叶柄里分离出的维管束,具有明显的从外界溶液中累积蔗糖的能力,并且超过周围组织许多倍(图6)。用2,4-二硝基酚或 KCN 抑制维管束中的呼吸酶,会减低维管束吸收蔗糖能力 40—60% 的情况,同样也是重要的。

氨基酸的运转及其被禾谷类茎秆吸收之间的紧密联系,还在 1949 年,早已为扎普罗麦托夫^[15,16] 所发现。那时已推测同化产物进入输导组织与转移产物的临时磷酸化作用有联系。现时其他研究者也有类似的设想^[5,36]。但是这一问题并没有从实验方面加

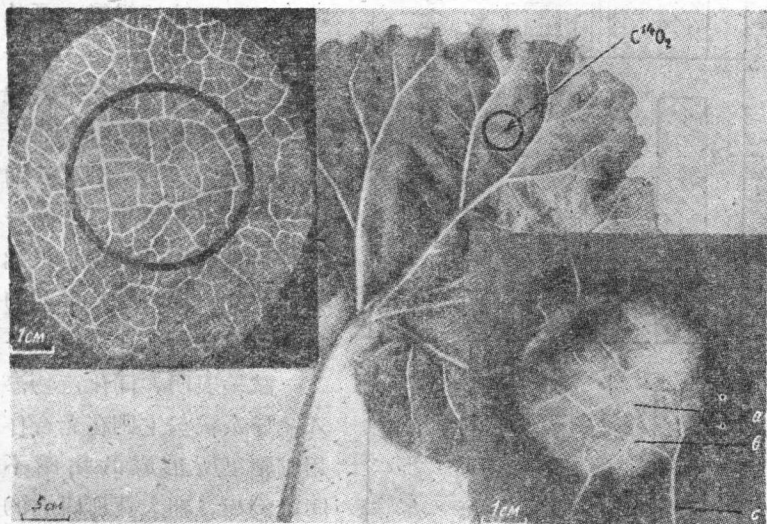


图7 对带有 C^{14} 同化产物自叶肉进入维管束的研究

中,大叶子标有小圆圈是 $C^{14}O_2$ 同化小室安装的地方;

左,具小室轮廓的叶子部分,有清楚的网状叶脉;

右,同样的叶子在 $C^{14}O_2$ 同化作用开始后经过 5 分钟的射线自动照相。

a, b, c——取下分析的部分(见正文)

以研究。

1958 年在我們的實驗室里，M. 布罗夫欽科和 A. 帕里伊斯卡婭 (Бровченко и Парийская)^[37] 首先比較系統地对大黃 (*Rheum* sp.) 的同化产物从叶肉进入輸导途径进行了观察。她們以放射性二氧化碳餵飼整株植物上叶子的小区域。开始照光后 5 分鐘迅速分离下来并分別固定：*a*——直接同化 $C^{14}O_2$ 的叶肉区域；*b*——也在 $C^{14}O_2$ 作用区域内直接連接叶肉部分的細叶脉；*c*——

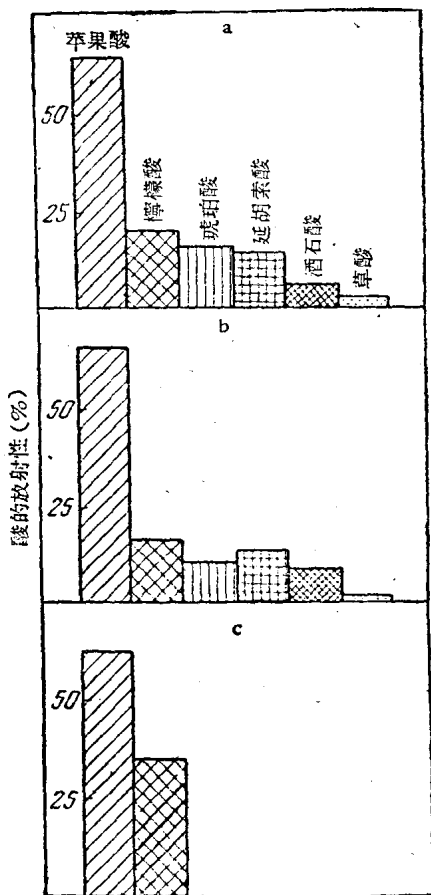


图 8 a、b、c 区域的示踪有机酸的成分比較

这些叶脉在小室外的延长部分，即未与 $C^{14}O_2$ 直接接触的輸导通路区域，但已含有运出的首批示踪同化产物 (图 7)。

三部分的每一部分并不是除尽了其他的組織。可是 *a* 部分含有比較少的維管束；*b* 部分主要包括維管束及其四周的薄壁組織細胞；最后，*c* 部分与 *b* 部分不同之处在于仅在輸导系統里含有放射性物質，因而它很能表示由叶肉滲入韌皮部最初的物质成分。

試驗表明，同化产物滲入輸导系統与它們在光合作用細胞里所形成的比例不同。例如，在大黃所研究的样本里，糖和氨基酸渗透的速度快于有机酸。

同化产物从叶肉进入輸导組織的选择特性，不仅在