

科 學 譯 叢

植物階段發育的若干特性和  
禾穀類作物新類型的形成

諾維科夫 著

科學出版社出版

植物階段發育的若干特性和  
禾穀類作物新類型的形成  
НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ  
РАСТЕНИЙ И ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ У  
ФОРМ У ХЛЕБНЫХ ЗЛАКОВ

---

原著者 諾維科夫 (B. A. Новиков)  
翻譯者 劉富林  
編輯者 科學出版社  
出版者 科學出版社  
北京東四區新兒胡同2號  
印刷者 北京新華印刷廠  
阜成門外北禮士路  
裝訂者 北京源豐裝訂廠  
和外橋梅竹街巷62號  
發行者 新華書店

---

(譯) 54057 1954年10月第一版  
(自然)059 1954年10月第一次印刷  
(京)0001-4,160 開本: 787×1092<sub>1</sub>  
字數: 30,000字 25  
印張: 2

定價: 3,000元

## 內容提要

自從李森科院士創立了階段發育理論之後，在農業實踐中有許多生產上的問題獲得了解決。我們掌握了各種植物的春化階段和光照階段的特性，我們便有可能控制植物在這兩階段所需求的條件，例如用經過春化處理的種子播種，使植物在田間的生长期縮短，這樣便可充分利用自然存在的生長條件，又如知道了植物的光照期之長短，便可利用雜交（日照長短不同的植物雜交）使適於長在南方的植物向北推移，同樣又可使適於生長在北方的植物向南推移，由於這個緣故，在農業上，栽培、育種中的許多問題都能獲得解決，從此能獲得高額產量。

雖然如此，但從前所知道的只有植物的兩個發育階段，為了更全面地瞭解植物個體發育的本質，從而控制各時期的條件，在蘇聯展開了植物發育的第三階段之研究工作，本文所包括的內容或可認為另一個發育階段的試驗材料及其初步研究的結果。根據這些試驗材料研究的結果。斷定各種植物，如大麥、小麥、燕麥、黑麥、玉米、黍、蕎麥、車軸草等等，在某一時期對光強度之不足特別敏感，這時期叫做“光強度的臨界期”。這一時期是從花粉母細胞的四分體形成時開始的。各種植物的“光強度臨界期”為4—10天，這得視品種形成過程中的環境條件而定。在“光強度臨界期”內，植物對土壤內水分之缺少也特別敏感，因此植物對“光強度的臨界期”同時亦即植物的“水分臨界期”。在“光強度的臨界期”內，如果光照不足，則花序的結實率降低，這是因為葉中的可塑性物質往花序運輸的速度減慢之故。“光強度敏感期”緊接光照階段而來。植物在長日照下剛開始通過光照階段時，如果放到短日照的條件中去，則會引起質變而形成新的遺傳特性。

本書可供作農業工作者、植物生理學工作者等的參考資料。

# 植物階段發育的若干特性和禾穀 類作物新類型的形成

B. A. 諾維科夫

(列寧格勒農業大學植物生理學教研室)

植物階段發育的理論指出了定向改變植物本性的可能性，並擬定了從春性作物改造成冬性作物和從冬性作物改造成春性作物的方法。植物特性的改變及由一個植物種轉變成另一個植物種都是在適宜的外界條件影響下，隨着新陳代謝的改變而產生的。

到目前為止，植物有機體是通過春化階段的條件之改變而發生變化的。在我們的研究工作中，我們改變了通過光照階段及以後的發育階段的條件。從 1946 年開始，我們從事於植物臨界期的研究，在這一時期植物對於光強度之降低特別敏感。我們發現，大麥<sup>[16]</sup>、小麥<sup>[27]</sup>、燕麥<sup>[26]</sup>、玉米<sup>[28]</sup>、黍<sup>[29]</sup>、黑麥、蕎麥和車軸草從其花粉母細胞的四分體形成起，即開始了這樣的時期（繼續 4—10 天），那時植物對光強度的不足很敏感。

在蘇聯各不同地帶對小麥的生長及收穫物的形成所進行的觀察是提出這項研究工作的引子。在南方，例如在中亞細亞，所有的分蘖枝都能結實；在薩拉托夫的緯度上，有些分蘖枝却未結實；在莫斯科附近，分蘖枝常常不能結實；在列寧格勒州，

分蘖枝總是不能結實的，當然亦就不會有收穫物的形成。在各種不同的氣候帶，植物之所以有此習性，是因為有機體對於本身的發育、以至於全部生活都需要一定的外界環境。在不同的條件下所以會有不同的植物類型是植物同化環境條件的結果。分蘖枝的不能完全發育，我們老是解釋為由於缺少某些植物所要求的環境因素之故。

在各種氣候帶，在光的狀況和光照強度方面的生長條件首先有區別。在北方光照強度小，在南方則大。主莖結束光照階段的時間比分蘖枝早。後者的光照階段和以後的發育階段是在受主莖遮蔭的情況下通過的。在南方，這種遮蔭顯然不會影響側枝的發育，但在溫帶，特別是在北方，遮蔭常引起不良的作用。由此可得出結論，在光照階段或光照階段後不久的這一段時期會顯得光強度不足。拉祖莫夫（В. Т. Разумов）和斯米爾諾娃（М. И. Смирнова）<sup>[37]</sup>指出，大麥在40—200米燭光的光照下即能通過光照期。巴薩爾斯卡婭（М. А. Бассарская）和阿列興（П. В. Алехин）<sup>[5]</sup>確定：小麥在光強度不很高的情況下也能很正常地完成光照階段。因此，禾穀類作物對光強度之不足，最敏感的並不是通過光照階段的時候，而是結束了光照階段以後。

植物在什麼時候需要強光，這一時期有多久，各品種對強光敏感性的差異如何，而它們對不足的光度之敏感性又如何等等，都決定於產生品種的當地條件，這一問題很引起我們的興趣。

在列寧格勒農業大學植物生理學教研組進行了許多試驗。

最初的一些試探性的試驗，是研究生庫德里亞夫采夫（Кудрявцев）所進行的大麥試驗。這些試驗指出，大麥在光照階段之後對光強度之不足具有敏感性，其時間要繼續4—6天。不同的品種對弱光有不同的敏感性，這與品種的來源有關。

較大規模的研究起初是以小麥和燕麥來進行的，後來則以玉米、黍、黑麥、車軸草和蕎麥來進行的。

參與試驗的春小麥（1947—1949年）品種如下：留鐵斯前斯062、費魯金涅烏姆-土林3A/32、敘利亞的愛里特羅斯彼爾姆小麥（屬總目 ВИРа № 17167）、意大利的留鐵斯前斯·秦基里·羅索小麥（屬總目 ВИРа № 18511），而在1949年，除上列者外，還有鮑爾巴二粒小麥及從亞刺伯產生的瓦魯姆變種（屬總目 ВИРа № 21918）。

植株栽於盆栽試驗用的盆中，其內所裝的是曾施過肥的壤園土。在開始長出主莖的生長點時即施入追肥氮、磷、鉀。在整個試驗期，土壤的溫度一直保持約為最大容水量的60%。每一盆中於成熟前保留9植株。試驗重複6次。此外，還有3次重複是供觀察穗原始體之發育用的。

試驗的設計如下：

第一種處理——遮蔭的時間為8—11天（視品種而定），進行的時期從中部小穗的基部花朵中之花藥頭部（Головки пыльник）顯現起，到中部小穗的花藥中花粉母細胞之四分體形成止。

第二種處理——遮蔭的時間為8天，進行遮蔭的時期從中部小穗的花藥中花粉母細胞之四分體形成起。

第三種處理——遮蔭的時間亦為8天，進行遮蔭的時期從

#### 4 植物階段發育的若干特性和禾穀類作物新類型的形成

中部小穗的花藥中花粉母細胞之四分體形成 8 天後起，到開花止。

第四種處理（對照）——從開始生長一直到成熟皆處於自然光照射下。

為了進行遮蔭，祇要穗原始體顯現一定的形態學特徵時，即可將栽有植株的試驗盆移放在紗布的小室內。在此小室內光的強度平均約為自然光照強度的 20%。在 1948 年所進行的試驗中，在遮蔭時平均的光照度（米燭光數）如下：

	上午 8 時	下午 2 時	下午 8 時
在溫室內	4,600	26,210	2,160
在紗布小室內	900	4,850	400

由於歷年試驗的結果均類似，所以於此僅引用 1948 年的材料（表 1）。

所有的觀察以及產量的計算祇根據主莖的穗來進行。

根據表 1 的數字可以得出結論：小麥要求強光的期限為 8 天。在我們的試驗中，第二種處理即屬此，那就是從穗的中部小穗花藥中的花粉母細胞的四分體形成時起即需遮蔭。根據作者們的許多研究，這一時期剛巧是光照階段的終結期。

不同的品種對光強度的要求各不相同。敘利亞小麥則最為特出：它對光強度之不足並不顯得特殊敏感。這是完全合乎規律的，因為它的發育是在冬季進行的，那時敘利亞山區正是盛雨期<sup>[1,46]</sup>。

在 1949 年我們還對鮑爾巴二粒小麥進行過研究，這種小麥是從亞刺伯產生的，在此地小麥的栽培條件與敘利亞完全不

表1 樞成春小麥產量的各因素

品種	處理	在主莖穗上的平均小穗數					在主莖穗上的平均花數	每粒 籽粒數	在主莖穗上之 平均有穎粒數 %
		總數	發青的	不完全的	未孕的	孕的			
留鐵斯前斯062	對照	12.7	1.7	0.1	10.9	37.0	18.5	100.0	102.7
	I	12.5	1.0	0.3	11.2	38.7	19.0	100.0	102.7
	II	13.2	2.6	3.3	7.3	31.3	11.1	60.0	60.0
費爾金涅烏姆·土林34/32	對照	12.6	1.8	0.3	10.5	32.5	17.0	91.9	91.9
	I	14.9	3.8	1.0	10.1	30.2	17.1	80.6	80.6
	II	15.3	2.8	5.2	7.3	35.0	10.7	50.5	50.5
留鐵斯前斯意大利秦基里·羅(樣本為18511號)	對照	16.6	3.8	0.9	11.9	37.7	21.5	101.4	101.4
	I	19.5	2.9	2.4	13.8	49.2	19.6	100.0	100.0
	II	18.5	3.6	3.6	11.3	40.2	19.6	66.4	66.4
約利亞的愛爾特麥羅	對照	17.6	4.2	8.1	5.2	34.4	6.7	34.2	34.2
	I	19.6	3.8	3.3	12.5	44.7	17.6	89.8	89.8
	II	16.0	2.8	2.5	10.7	38.7	16.7	100.0	100.0
約利亞的愛爾特麥羅	對照	15.0	1.9	2.6	10.5	41.2	17.7	106.0	106.0
	I	14.0	2.4	1.4	11.0	38.2	16.8	100.6	100.6
	II	14.6	1.6	2.6	10.4	40.4	16.2	97.0	97.0

同。

甚至在這品種的對照植株的穗上也只有結 2—3 粒小麥，而在第二種處理中竟一粒小麥也不結。按照鮑爾巴二粒小麥的遺傳性，為使穗具有正常的結實性，光照階段需要在強光下完成。敘利亞小麥則不然，它在這時期即使處於光強度很低的情況下，也能產生正常結實的穗。

在不孕的和發育不完全的花朶及小穗之排列中具有嚴格的規律性。從第 11—12 個小穗起到穗的頂部，各小穗的花朶都是不孕的和發育不完全的。

在第一種及第二種處理中，遮蔭對穗原始體、花藥和花粉粒的生長有強烈的影響。

在第一種處理中，在停止遮蔭的那一天即可看出，一般的生長以及穗和花藥的生長都受到抑制，但在後來並不明顯；從植株一般的大小和個別器官的大小來看與對照植株都不相上下，而其產量並不比對照植株有顯著的降低。

在第二種處理中，遮蔭並不影響植株的一般生長。雖然植株被遮蔭後其一般的生長並不亞於對照植株，但在遮蔭停止的那天所看到的情況——穗的生長受到抑制——一直到後來還是存在的。不同的品種，其所受的抑制亦不一樣，這決定於它們對光強度不足的敏感性。與各品種的對照植株之穗長相比較時，敘利亞小麥植株上的穗長為對照植株的 85.7%，留鐵斯前斯 062 號則為 66.6%，意大利小麥則為 50.0%，而土林 3A/32 則為 41.6%。這是由於從葉子輸送來的可塑性物質減少所造成的，這可由穗乾重發生變化的材料來加以證明（表 2）。

表 2 到試驗終結 30 個穗的乾重

處 理	小 麵 品 種							
	062 號小麥		土林 3A/32 號 小 麵		意大利小麥		敘利亞小麥	
	克	%	克	%	克	%	克	%
對 照	2.04	100.0	2.11	100.0	0.55	100.0	3.45	100.0
第二種處理	0.33	16.1	0.38	18.0	0.18	32.7	1.90	55.2

小麥在性細胞形成期（第二種處理）對光照之不足最敏感。根據查勃魯達（Г. В. Заблуда）的材料（1948 年），這一時期即為土壤中水分最不足的臨界期。這一時期又可稱為光強度的臨界期。

研究生費里波夫（А. В. Филиппов）<sup>[27]</sup>對葉子和正在發育着的穗所進行的生物化學分析指出，不管是什麼品種，在第二種處理中，當試驗終結時被遮蔭的植株之單醣（Монозы）、蔗糖、糊精、麥芽糖、澱粉和半纖維素的含量都比較少。但在這些植株的葉內纖維素的含量比對照植株高；這兩種植株內醣的總量幾乎相等。由此可得出結論：光強度的減弱引起可塑性物質的重新分配；由於從葉子流到生殖器官及其他器官中去的速度減慢，故葉內纖維素和蛋白質的含量便增加。用橡膠草的葉子所作的專門試驗<sup>[30]</sup>指出，在有太陽的日子，實際上從陽光下的葉內外流的可塑性物質比暗處多得多（見表 3）。在陰天的光照射下和在暗處，向外流的可塑性物質之差異比晴天和暗處之間的差異小，但在這兩種情況下——7月 26 日和 8 月 16 日——當光強度都很低時，這種差異同樣不易看出。因此，可塑性物質的

外流也和其他任何生理過程一樣，決定於外界條件，特別是決定於光照。

1949—1952 年我們曾進行過燕麥試驗。在 1949 年我們把試驗植株栽培在試驗地的小區上，那裏的土壤非常肥沃。

表 3 從橡膠草的葉子往外流的可塑性物質

日 期	4 小時內(從 12 時 到下午 4 時) 100 平方厘米葉面積中 外流的可塑性物質				光 照 度 (米燭 光 數)		天 氣 的 情 况
	在光下	在暗處	兩 者 之 差		12 時	下午 4 時	
7月22日	59	31	+	28	43,200	42,852	晴天
7月24日	71	29	+	42	50,760	32,000	晴天
7月26日	6	6		0	8,000	8,000	陰天
7月29日	17	9	+	8	—	—	陰天，在試驗結束 前共下雨 14 小時
8月1日	31	22	+	9	38,340	32,400	晴天
8月5日	23	11	+	12	27,000	28,760	有雲的晴天
8月8日	51	17	+	34	54,000	41,580	晴天
8月11日	24	11	+	13	45,360	41,580	晴天
8月16日	6	5	+	1	135,000	18,860	13 個小時陰天，下 雨兩次
8月24日	31	17	+	14	—	—	陰天，有時出太陽
8月29日	44	20	+	24	40,500	—	晴天
9月15日	36	13	+	23	—	—	試驗開始時晴天， 後來天氣變了

做試驗的燕麥品種計三種：“金色雨”品種，屬於 *Avena sativa* 種，它在蘇聯分佈很廣，特別是在北部地區；西敘利亞燕麥，它從拉泰克地方來（樣本屬總目 ВИРа № 4783/3），屬 *Avena byzantina* 種（可譯為土耳其拜占庭燕麥），在其栽培的地區，於發育期降雨量很多（700 毫米以上）；普通所稱的巴勒斯

坦燕麥（屬總目 ВИРа №4093），成熟早，屬 *Avena byzantina* 種。其原產地未詳。

爲了使各品種的植株具有整齊的發育情況，故把西敘利亞品種的種子在 2—3°C 下春化 15 天。“金色雨”品種和巴勒斯坦品種的種子在播種前，也需讓其發芽到這樣的情況，即與西敘利亞燕麥品種在這時的發芽情況一樣。各品種的種子都在 5 月 27 日播種。

發育的觀察和構成產量的諸因素之計算，均祇就主穗圓錐花序來進行（計 15—20 植株）。

從所有這三個品種的試驗植株可以看出，抽圓穗花的時間延遲得不多，也就是說與對照植株的抽圓穗花時間差異很少。在第二種處理中，“金色雨”品種抽穗的時間最遲（延遲 3 天）。

在植物的生長過程中並沒有感到缺乏水，因爲在該年夏天氣候濕潤。

在 8 月 28 日進行收穫。其構成因素的計算材料列舉在表 4 內。由這一表內的材料可作出結論：燕麥的情況與小麥同，它需強光的時間較短，並且也是從圓錐花序頂部小穗的基部花朵花藥內之花粉母細胞四分體形成時起開始的。

各燕麥品種對光強度的要求各不相同。其中以西敘利亞燕麥的習性最爲有趣。它對弱光沒有特別的敏感性，不像進行試驗的其他兩個品種那樣敏感（圖 1 和圖 2）。雖然巴勒斯坦品種與西敘利亞品種一樣都屬於 *Avena byzantina* 種，但其栽培的條件却不同，因此對光強度不足的敏感性也隨之不同。如果說在第二種處理中，西敘利亞品種對弱光幾乎無反應，那末對

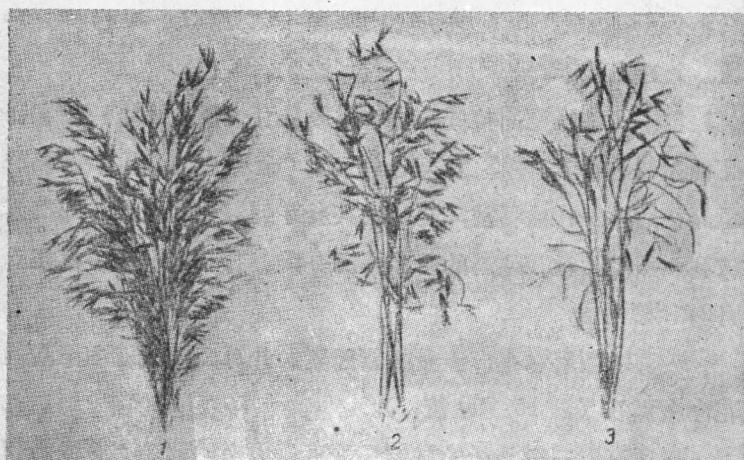


圖 1 “金色雨”品種的燕麥，一束上有 5 個圓穗花序。

1. 對照； 2. 從頂部小穗內的花藥頭顯現時起遮蔭 8 天（第一種處理）； 3. 從四分體形成時起遮蔭（第二種處理）。

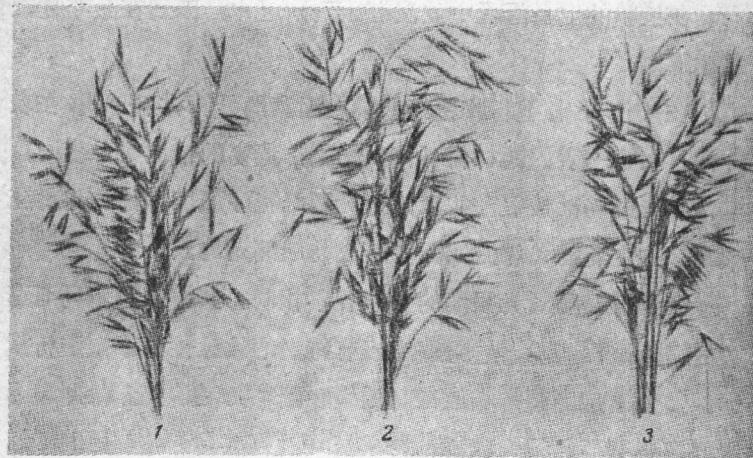


圖 2 西敘利亞 № 4783/3 品種的燕麥，一束上有 5 個圓錐花序

1. 對照； 2. 從小穗內的花藥頭顯現時起遮蔭 8 天（第一種處理）； 3. 從四分體形成時起遮蔭 10 天。

表4 構成燕麥產量的各因素

品種	處理	在圓錐花序中小穗的平均數			在圓錐花序中籽粒的平均數	
		總數	未孕的	孕的	粒數	%
“金色雨”品種	照對	38.0	2.0	36.0	112.4	100.0
	I	35.3	4.3	31.0	63.7	56.7
	II	37.3	31.0	6.3	12.3	10.9
巴勒斯坦品種，樣本為 № 4099/3 號	照對	12.4	0.6	11.8	34.0	100.0
	I	9.5	0.3	9.2	27.5	80.9
	II	10.1	1.7	8.4	17.7	52.0
	III	9.1	0.3	9.1	25.0	73.5
西敘利亞品種，樣本為 № 4783/3 號	對照	30.3	0	30.3	65.0	100.0
	I	30.2	1.3	28.9	58.0	89.2
	II	26.4	2.3	24.1	57.7	88.7

巴勒斯坦品種來說，其圓錐花序的結實率却降低一半。

未孕的和發育不完全的小穗集中於圓錐花序基部。它們與對照植株的各相應小穗有顯著的區別。

它們的穗穎無色，而對照植株則為綠色。雄蕊彎曲而皺縮；其寬度為對照植株雄蕊的  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ ，並且不含花粉。

雄蕊同樣比對照植株短得多。第一和第二朵小穗花的雌蕊具有彎曲的花柱，但無柱頭。在第三朵小穗花中，雌蕊是一個小圓形物，概無花柱亦無柱頭。

燕麥的情況與小麥一樣，性細胞的形成期（第二種處理）即為對光強度感到不足的臨界期。這一時期亦即與土壤溫度的臨界期的時間相吻合。

在列寧格勒州的條件下，常可發現“金色雨”燕麥品種的圓錐花序有部分不孕，這是因為這一品種在性細胞形成期對光

之不足特別敏感之故。

以後幾年對燕麥也用與小麥試驗一樣的方法進行了盆栽試驗。除了 1949 年的試驗所採用的品種進行了研究外，還用來自土耳其的兩個品種進行了試驗，其中的一個品種來自中土耳其（安哥拉）而另一品種來自沿岸一帶（薩姆松 Самсун, Samsun），這是秋末進行播種的半冬性燕麥品種。這兩品種都屬於 *Avena sativa* 種。另外還用來自蘇聯中央地帶的斯切普涅克品種和北方的九島品種（同樣都屬於 *Avena sativa* 種）的燕麥進行了試驗。

下面的情況是可以預料的：即來自土耳其海岸的品種比來自中土耳其的品種抵抗力強，而北方的九島品種則比斯切普涅克品種強。

所進行的試驗完全證實了這種預料。屬 *Avena sativa* 種的燕麥對光強度不足的敏感性也與品種產地的條件有關。北方的九島品種的抵抗力最強，次之為斯切普涅克，來自土耳其海岸的燕麥抵抗力更弱；而來自中土耳其的燕麥抵抗力最弱。

對“金色雨”品種的燕麥所進行的許多次試驗證明，對弱光的敏感期是從燕麥頂部小穗的花藥內花粉母細胞四分體形成時開始的，其時間為 10 天。如遮蔭的時間較短則效果會降低。如果不是在四分體形成時起進行遮蔭，而在早幾日即進行遮蔭，那末於此情況下遮蔭的效果會降低。如果從花粉母細胞四分體形成時起遮蔭的時間不止 10 天，而是 19—20 天，但遮蔭的效果却並無增加。

不同的品種在臨界期對弱光具有不同的抵抗力這一點引起

大家產生進行植物雜交的思想，即把具有這種抵抗力的植物與那些能在圓錐花序上形成很多小穗的植物進行雜交，這樣便可得到豐產、並且對光強度之不足有抵抗力的品種。雜交試驗是在 1950 年進行的。所用的母本為“金色雨”品種，而父本則為西敘利亞燕麥。

總共進行了約 250 次雜交，其結果得到 4 粒雜種燕麥。在 1951 年把這 4 粒燕麥播種了，而雜種植株在臨界期對光強度之不足確有抵抗力。試驗說明，雜種的第一代對光強度不足之抵抗力比“金色雨”品種強，但其圓穗花序上所結的籽粒却少，這一特性為西敘利亞品種的燕麥所特別具有的。

雜種植株的種子又在 1952 年春進行了盆栽試驗。雜種的第二代在形態學特徵和早熟性方面有顯著的差異。一部分植株在形態學上與母本——“金色雨”品種相像，一部分植株與父本——西敘利亞燕麥相像；其餘的植株具有介乎兩者之間的特徵。

全部雜種植株從“金色雨”燕麥的圓錐花序頂部小穗內的花粉母細胞四分體形成的時候起都被遮蔭處理。

由於雜種植株的類型各不相同，故計算抽穗情況均單獨進行。為了便於繼續估計雜種在臨界期對弱光之抵抗力，就選取那些發育情況與親本的發育很少差異的植株。“金色雨”品種的對照植株之抽穗期為 7 月 14 日，而西敘利亞燕麥的對照植株之抽穗期則為 7 月 16 日。

總共分析了 123 株雜種植株。其中有 18 株在花粉四分體形成期對弱光有抵抗力，但大多數植株與西敘利亞燕麥一樣，

在圓錐花序上總共只有 50—60 個小穗。但在植株中有幾株却與母本品種一樣具有粗而結實性良好的圓錐花序，而同時它們在臨界期對弱光具有抗抵抗力。“金色雨”品種的燕麥之對照植株平均在一圓錐花序上結實 112 粒，“金色雨”品種的植株在臨界期進行遮蔭處理的情況下結實 48.6 粒，而雜種植株在此時期加以遮蔭處理則每一圓錐花序上結實 80—95—98 粒。

這些植株可作為燕麥新豐產品種的祖先，以便在北方的條件下進行栽培。從這些例子中很清楚的可以看出，在頂部小穗

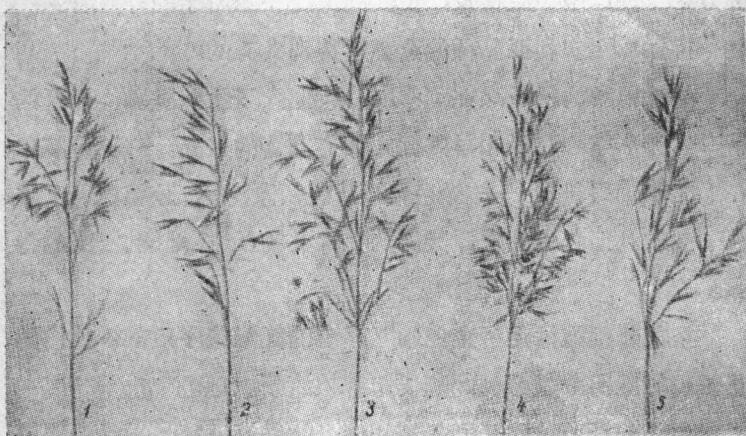


圖 3 1. “金色雨”燕麥在臨界期經遮蔭處理後所生的圓錐花序；  
2. 西敘利亞燕麥在臨界期經遮蔭處理後所生的圓錐花序；  
3. 西敘利亞燕麥“與金色雨”燕麥雜種的圓錐花序；  
4. “金色雨”燕麥未經過遮蔭處理所生的圓錐花序；  
5. 西敘利亞燕麥未經過遮蔭處理所生的圓錐花序。

花內的花粉母細胞四分體形成時，對弱光的抗抵抗力是一種特殊的屬性，經雜交的結果它能遺傳給後代。圖 3 內所列者為雜種植株和親本植株的圓錐花序。