

科學叢書

植物的感應性問題與植物 生理學今後的發展

И. И. 古納爾 著

科學出版社

科學譯叢

植物的感應性問題與植物
生理學今後的發展

И. И. 古納爾著

婁成後譯

科學出版社

1955年5月

植物的感應性問題與植物
生理學今後的發展

ПРОБЛЕМА РАЗДРАЖИМОСТИ
РАСТЕНИЙ И ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ
ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

原 著 者	古 納 爾 (И. И. Гунар)
翻 譯 者	婁 成 後
出 版 者	科 學 出 版 社

北京東四馬路兒胡同2號

原文出版者	莫斯科季米里亞捷夫農學院
印 刷 者	北 京 新 華 印 刷 廠
總 經 售	新 華 書 店

書號: 0189	1955 年 5 月 第 一 版
(譯) 117	1955 年 5 月 第 一 次 印 刷
(京) 0001-5220	開本: 787×1092 1/25
字數: 21,000	印張: 2

定價: 三角

內 容 介 紹

感應性是一切生物都具有的屬性；靠着這個屬性生物才能“感受”外界條件的改變而對之發生“反應”，也就是說，才能適應環境。由於感應性對於動物各種活動的重要，感應性一向是動物生理學研究的中心；而植物平素被認為是“植立不動”的，因之就很少有人注意到它的感應性。但是不論是動物還是植物，有機體經常適應生活條件與之保持平衡的這個過程，應該是生理學探討的主要任務與目的。我們知道，巴甫洛夫的反射學說對之已經有了很大的成就，而在這方面，“植物生理學很遺憾地對米丘林學說還負着債務”。在經常改變着的外界環境下，植物中適應性的變異與遺傳性的發展是如何進行的，對這類探討植物生理學還在摸索門徑，本文著者認為我們應當從植物感應性的生理入手。

動植物不僅是靠着感應性對外來的刺激發生反應，同時也靠着它來維持生物體內各部分密切的協調與相關，使之能作為一個整體而存在。我們若能對這種生物與環境間，以及生物各部分間的相互關係瞭解得愈透徹，就愈能控制生物。

本文就是從辯證唯物論的經典著作與米丘林-巴甫洛夫生物學的基本理論出發，來討論植物的感應性以及其對植物生理學今後發展的意義。文中還重新推薦了達爾文晚年關於植物運動的研究之鉅作以及季米里亞捷夫的綜合生理學之主張。

本文發表後曾引起蘇聯植物學界很大的注意與廣泛的討論。

此書可作為植物學工作者的參考資料。

植物的感應性問題與植物 生理學今後的發展

И. И. 古納爾

(斯大林獎金獲得者，農業科學碩士)

“原生質的刺激與原生質的反應凡是在有活原生質的地方都存在。”——Ф. 恩格斯：反杜林論，1952, 321 頁。

“第一個生物是沒有任何意識的，它僅僅具有感受刺激的性
能與感覺的萌芽。以後在動物的感覺能力漸漸發展，隨着動物
有機體構造和神經系統的發展而慢慢轉化為意識。”——斯大林全
集卷 1, 31 頁(參閱人民出版社中譯本, 288 頁)。

“若是把敏感性 (чувствительность) 體會為對刺激的感應
(отзывчивость)，也就是感應性、興奮性，那麼，我們應該認為植
物也有這種本領。”——К. А. 季米里亞捷夫：植物的生活，選集，卷
3, 314 頁。

在我們黨中央委員會的領導下，在許多科學的領域中揭發
了並且擊破了資產階級唯心論的各種現象以及各樣庸俗的曲
解。馬林科夫在蘇聯共產黨第十九次代表大會上所作的中央委
員會工作報告中，強調加強這方面工作的必要性，並且指出了克
服科學工作中缺點的唯一正確的方法，就是大胆地在原則上批

1952 年 12 月 9 日在季米里亞捷夫農學院科學會議上的報告。為提供討論而
付印。

評與自我批評的方法，思想鬥爭的方法。

1947 年的哲學討論，1948 年的生物學討論，以及斯大林對語言學的經典著作大大地影響了植物生理學理論問題的探討。無庸置疑的是斯大林對蘇聯社會主義經濟學問題的天才著作對所有自然科學（植物生理學也在內）今後的發展有鉅大的影響。

不管這事情怎樣奇怪，植物生理學確是完全沒有參加 1950 年關於普通生理學、關於巴甫洛夫觀念的發展之討論，雖然這次討論的主題乃是整個有機體與環境相互關係的問題，也正是這個問題，在兩年以前，1948 年 8 月全蘇列寧農業科學院會議裏佔着中心的地位。湊巧，在巴甫洛夫學術會議上再三提到了現代植物生理學的創始人——季米里亞捷夫的名字，而他的必須建立綜合生理學的老主張可以說是全蘇科學院與蘇聯醫學院聯席會議上參與者注意的中心。

1950 年的討論沒有觸動了植物生理學，這個奇怪現象是因為我們的植物生理學早已經幾乎完全忽視了任何生物（其中當然也有植物）的像感應性這樣重要的特性。在那些少有而個別の場合中，當植物生理學家偏巧要碰上感應性時（例如，在研究植物的生長與運動現象時），他們大都是按照杜林的觀點來解釋植物的這個特性，雖然杜林的觀點也在這方面早已被恩格斯批判了。不正確的、庸俗唯物的、與狹隘的瞭解植物感應性的性質以及在植物生理學中對感應性這問題事實上的放棄，形成了不僅是植物生理學者對普通生理學討論不注意的原因，也是季米里亞捷夫的與巴甫洛夫的生理學之間有不可逾越的鴻溝之根本原因。

有機體與其生存條件辯證的統一之規律是米丘林-巴甫洛夫生物學的基本理論。李森科院士說：“發現有機體與外界環境條件的相互關係之規律性，乃是農業生物學的基本任務。這個問題在實踐上也曾經是而且依然是非常重要的。

我們要是對有機體與外界環境條件的相互關係瞭解得愈透徹，就可以利用調節與建立外界環境條件的可能性，更好地控制有機體。”¹⁾

有機體與環境的相互關係，首先為恩格斯所確定，原則上和非生物與同一環境的相互關係不同。生物與非生物基本區別之一，就是它對經常改變着的生存條件適應的本領。適應是靠着生物所具有的感應性的屬性，使得有機體對外界環境的改變發生一定反應而實現的。

有機體經常適應生活條件的過程，巴甫洛夫稱之為保持平衡(уравновешивание)，而且他認為：“高等與低等有機體的極端複雜性，祇是當其所有的成分精微而準確地在彼此間以及與周圍的條件保持聯系與平衡時，才能作為整體而存在。”²⁾ 巴甫洛夫指出“分析這個系統的平衡狀況，是生理學探討作為純客觀研究的主要任務與目的。”³⁾

我們知道，巴甫洛夫的反射學說光輝地解決了動物生理學的這個首要任務，在這方面植物生理學到現在為止，很遺憾地對米丘林生物學還負着債務。而同時巴甫洛夫還指出：“沿着客

1) Т. Д. 李森科，農業生物學，1952，348 頁。

2) 巴甫洛夫全集，卷 5 之 1，1951，25—26 頁。

3) 同上，3 頁。

觀研究的途徑前進，我們就能逐步地對於構成地球上生命的在各方面的無限適應性作圓滿的分析。植物向光的運動和用數學分析對真理的追求——這些實質上不都是屬於同一範疇的現象嗎？它們不就是在全部生物界中隨處都實現的幾乎無窮盡的適應鎖鍊上最後的一些環節嗎？”⁴⁾

* * * *

現代的生理學與生物化學給出愈來愈多的事實，證實有機界深刻的統一。祇要回憶一下植物與動物裏在主要特徵上相似的呼吸之化學機構，植物與動物裏含氮化合物基本轉變的一致等等就够了。

還在不久以前碳酸的同化仍認為是綠色植物與非綠色植物以及與動物間將近絕對的區別。但是紫色硫細菌裏的光合作用的發現，在無色硫細菌，在硝化細菌與鐵細菌裏化能合成的發現，隨後列別捷夫（А. Ф. Лебедев）對異養植物同化碳酸的發現，現在已被蘇聯與國外學界證實，最後動物（哺乳類動物也在內）同化碳酸的發現——再也沒有比這些更加證實恩格斯老早的結論，即“自從根據進化論從事研究生物學以來，有機界領域內固定的分類界限，也逐漸消滅了”，以及“……幾乎已成信仰象徵的區別標誌，喪失其絕對的意義，”⁵⁾ 有機界的統一也被動物有機體原則上有可能同化銨（也即是礦質含氮化合物）的資料給證實。大概植物與動物運動的化學機構在主要特徵上也是相似的：在植物和動物裏收縮性的蛋白質都應當發揮作用，這些

4) 巴甫洛夫全集，卷 5 之 1，1951，58 頁。

5) 恩格斯，反杜林論，1952，13 頁。

蛋白質從高能量 (макроэргический) 的化合物中獲得能量，而這些化合物是在呼吸與發酵過程中累積起來的。因之就發生過並且依然在發生着在植物與動物中感應性現象相似的問題。

感應性或是興奮性是每個生活物體所有的特性，以一定的、並且時常是合理的方式來回答（反應）外界環境因素的影響（在這個意義下統屬於刺激物的總名稱）。對刺激的反應，一般是表現在某些生活物體生命活動的加強，無論是整個的有機體還是它的任何器官，任何活組織與活細胞，細胞裏任何活的部分或非細胞的生活物質。

動物的感應性的概念遠在十七世紀就發生了，早先以為感應性祇是動物的特徵。但已在17—18世紀就發現了在植物中有感應性的個別表現，而在十九世紀前半葉，植物感應性的屬性，由於發現與研究植物回答外界刺激所作大型的（макроскопический）與微型的（микроскопический）合理運動，得到了幾乎普遍的承認。但是在植物感應性本質的解釋上在達爾文以前都是被唯心論的與形而上學的趨勢給統治着：唯心論認為感應性是“生活力”的表現，而機械論企圖把感應性現象歸結為簡單物理與化學過程。達爾文的發育學說（теория развития 1859）以及與之有密切關聯的研究植物感應性與運動方面的經典工作（1860—1882），給植物感應性反應的合理性做了自然科學上的解釋，證明了植物感應性的普遍性以及這種特性在植物與環境的相互關係中，在植物適應的變異性中的重要意義。達爾文，用動物生理學的術語來表達，在植物裏發現了感受器，也就是感受刺激的組織與器官（根、葉、莖、卷鬚的尖端、腺毛與觸鬚

等),建立了刺激從感受器(рецептор)到效應器(эффектор)之傳導,也就是到遠處的、興奮與運動的、組織與器官之傳導,所有這些供給了達爾文對植物與動物也在感應性的屬性方面的統一作天才的總結之依據。⁶⁾

達爾文決非偶然地在他生活與工作之最後20年中,致力於深刻而多方面的研究植物感應性現象,諸如根、莖、攀援植物與食蟲植物的向性運動。這並不是老學者的想入非非,正像霍樂尼(Н. Г. Холодный)在對達爾文這項工作的序言裏正確地指出的,而是一項鉅大工作的自然與邏輯上的延續,是這位偉大學者用之從試驗上來證實這個有機界統一學說的宏圖。1860年秋天達爾文寫給萊伊爾(Lyell)說:“現下毛氈苔(*Drosera* 一種食蟲植物——本文著者註)對我來說比普天之下所有的物種來源都有興趣”,而在3—4年後,在給格魯(A. Grew)的信中,達爾文為毛氈苔對刺激的反應之精銳的敏感性與合理性所驚服,寫道,這個“能動的植物比很聰敏的動物,或者還要快。”⁷⁾正如霍樂尼指出,達爾文屢次強調,他“覺得很愉快把植物在有機界系統中提昇到高的階段。”實際上,達爾文以他經典的、至今還完全沒有被重視的工作把植物提昇到高的階段,簡直是使得植物“生氣勃勃”起來。

例如,達爾文指出植物的卷鬚與腺毛具有不僅是極其精銳的,而且是高度分化的敏感性。敏感器官能够感受重0.25微克

6) 研究植物感應性的歷史可參考列瓦科夫斯基(Н. Леваковский 1867)的著作,他的研究應認為是這方面的經典著作。

7) 自霍樂尼著作中引來,參見他在對達爾文全集7—8卷的序文。

(0.00025 毫克) 絲線的微小刺激, 却對雨點或一股水流不起反應, 但是, 若在水裏摻些極小的固體顆粒, 又顯著地起反應。(Ehynocystis lobata) 西番蓮 (*Passiflora gracilis*) 和有些其他植物的卷鬚, 具有高度接觸的敏感性, 但用同一植物的其他卷鬚向之接觸時, 或是完全沒有反應或是形成暫時的捲曲, 以後又很快伸直。

達爾文首先確定潛伏興奮的時期, 興奮和與抑制相總的時期, 也就是確定了植物中興奮過的器官“休息 (отдых)” 所需要的時間。他還最先發現了植物組織在回答刺激時主動的收縮。

達爾文發現了毛氈苔葉絲的活細胞在機械或化學刺激的影響下其內含物發生可逆的聚集 (агрегация) 現象, 極其值得注意。幾乎稱不出重量的化學刺激劑 (十分之一、百分之一、甚或千分之一微克), 就引起了所有葉絲細胞內含物的聚集, 這就摒除了用現下盛行的滲透、凝聚等單純物理化學過程的各種嘗試來解釋這種複雜生命現象。而且在這裏達爾文還觀察到精銳而分化的敏感性, 例如對各種銨鹽來說, 碳酸銨在 0.24—0.48 微克的用量下引起聚集, 而硝酸銨在同樣用量下引起較弱的聚集, 但是作為引起葉絲基部彎曲的興奮劑就更為有效, 祇要在 0.1 微克時就發生效應。磷酸銨的效應還要更加活躍, 祇要在腺毛上放 0.00328 微克就引起彎曲來。

正如霍樂尼 (1948) 指出的, 後來的研究證明液胞的體積隨着聚集而增加, 而原生質從喜鹼的 (базофильный) 變到喜曙紅的 (эозинофильный); 細胞核變化的一般情形恰似在胞核分裂時的前期 (профаз)。達爾文用麻醉劑作的試驗也大有教益, 麻

醉劑隨着濃度與作用的時間不同，時而引起興奮，時而抑制，時而毒害葉絲。

達爾文不認為食蟲植物這種高度敏感性是植物界所稀有的。他寫道：“我們沒有任何依據以為其它組織（指植物的——本文著者註）不能變成像高等動物的神經系統那樣對外界印象異常的敏感，既然這樣對有機體或許有用。”⁸⁾ 特別是達爾文在晚年致力於研究葉綠體對刺激的反應，有根據地認為這個細胞器（органонд）應該也有很大的敏感性與反應性。

在他最後的巨大著作中（植物運動的本領，1880），達爾文發展了他對於植物感應性，運動與生長的觀點，建立了植物向性的唯物學說。根據他自己的進化論原理，他做出了植物所有的運動反應是從一般迴旋轉頭運動（круговое путационное движение）發展來的卓越學說，迴旋轉頭運動是一切植物都有的現象，並且必定與植物的內部運動和生長有關係。達爾文同時指出“……光或光暗的交替、重力、輕壓或其它刺激、以及植物的某些內部或結構狀態不能直接引起運動；它們祇能引起那些已在進行的細胞膨壓⁹⁾上自發變化的暫時增強或削弱。”他指出“運動要視內部原因而定，並且有適應的性質”¹⁰⁾（重點是本文著者加的）。

這裏必須着重聲明，達爾文並不是什麼擬人論者（антропо-

8) 達爾文全集，7 卷，417 頁。

9) 達爾文把細胞的膨壓認為是由原生質生命活動所決定的細胞緊張度，而不是我們今天認為膨壓是單純滲透現象的極其機械的概念。

10) 達爾文全集，8 卷，416 與 515 頁。

морфист)。他在植物方面屢次地採用“敏感性”、“敏感的”這些名詞時就指出，植物、嚴格地說、具有感應性，而沒有敏感性，“因為“敏感”這個名詞通常含有意識的意思，然而誰都不認為敏感植物具有意識。”¹¹⁾但是達爾文認為在一切植物都有特殊的設備¹²⁾或是換句話說、有感應系統，可以感受、改造與傳達一切外界的刺激到植物的其他部位與器官中去。

這樣、達爾文根據他對於植物感應性與運動的研究工作，不僅建立了植物生理學的新章節，而且創始了以發育學說為基礎的新的植物生理學，並且指出它在今後發展上唯一正確的道路，在原則上，下面還要談到，大體與動物生理學發展的道路相似。

恩格斯，在對他當代自然科學所作的天才總結中，比誰都欣賞達爾文的這部分工作，並且指出由於達爾文所制定的發育學說“……不僅有了可能來說明有機自然界的現存代表，而且也為人類精神的史前時代為從簡單無結構的但有刺激感應的最下等有機體的原生質起到能思想的人腦為止的各個發展階級的追溯，提供了基礎。如果沒有這個史前時代，那末能够思想的人腦的存在仍然是一個奇蹟。”¹³⁾（重點是本文著者加的）。

恩格斯為生命的本質與其屬性所下的卓越定義中，舉出感應性是首要點之一：“從靠着營養與排泄來進行的新陳代謝——代謝是蛋白質主要的機能——以及從蛋白質所特有的可塑

11) 達爾文全集，7 卷，324 頁。

12) 同上，8 卷，465—465 頁。

13) 恩格斯，自然辯證法，1952，156 頁。

性，衍生出來所有其他最簡單的生命因素：感應性，已經包括在蛋白質與其營養物間的相互作用中，收縮性，已經在攝取食物時表現出其很低級的程度，生長的本領，其最低級程度包括有靠分裂方法的繁殖，內部運動，沒有它就不能攝取，不能同化食物”¹⁴⁾（重點是本文著者加的）。

因之，感應性——與收縮性、生長本領、和內部運動並列——照恩格斯看來，是生活物質的首要而普遍的特性。

列寧在其經典著作“唯物論與經驗批判論”中揭露了感應性與感覺的“史前歷史”，提出他以下的著名理論，即“……一切物質都具有實質上與感覺相近的特性，反映的特性。”¹⁵⁾但是“感覺是有組織的物質（организованная материя）之肯定的機能”以及“有明確表達形式的感覺、祇與物質的高級形式（有機物質）有關。”¹⁶⁾

斯大林發展了恩格斯的理論，並且早在1906年就指出“第一個生物是沒有任何意識的，它僅具有感應性和感覺的萌芽。以後在動物的感覺能力漸漸發展，隨着動物的有機體構造和神經系統的發展而慢慢轉化為意識。”¹⁷⁾

由此看來，感應性乃是生活物質的特殊不可少的屬性，顯然是在蛋白質與非蛋白質物質的複雜團聚體（коацерват）轉變成原始的原生質時，有規律地發生的（А. И. 奧巴林，1936，1951）。

14) 恩格斯，反杜林論，1952，78 頁。

15) 列寧全集，第4版，14卷，81 頁。

16) 同上，34 與 51 頁。

17) 斯大林全集，1卷 313 頁，參閱人民出版社中譯本 288 頁。

辯證唯物論認為感應性是一切物質都有的一般反映的屬性之新的與更高級的形式，又是為發展成為更高級的反映形式——感覺與意識——的基礎。

植物與環境的相互影響以及其對不斷改變着的環境條件之適應，和動物一樣，是靠着感應性來實現的。這點首先由恩格斯在反駁杜林的反達爾文論點時予以指出，杜林的意思好像適應祇可以在具有神經系統因而有感覺本領的那樣有機體才能具有似的。對杜林的說法，“…植物完全並且永遠沒有絲毫感覺的痕跡，甚至沒有任何感覺的本領”，恩格斯答覆了這個破壞性的問題：“…難道受到輕微觸動時就把葉子或花瓣捲起的敏感植物，難道食蟲植物——這些都沒有絲毫感覺的痕跡，並且甚至於沒有任何感覺的本領嗎？”恩格斯指出了植物與動物間的過渡形式以及沒有任何神經器官痕跡的原始動物之後，得到非常重要的結論：“感覺並不一定和神經有關，但是當然和直到現在還未被更準確規定的一些蛋白質體有關。”¹⁸⁾

對杜林關於下面的形而上學與機械論的判斷，即如果任何植物在其生長中選擇那種它能獲得最高光量的方向時，那麼這種刺激效應最多不過是物理力量與化學因素的結合，而不是適應，——恩格斯回答說：“但是物理力量與化學因素以不同的方式作用在每個植物上並且促進植物…靠着由於長期以前經歷的發育而成爲它的習性的那種方式獲得它所需要的光照。這個光照就作為刺激影響於植物細胞，正是它引起植物體內這些力量

18) 恩格斯，反杜林論，1952，75頁。

與因素作為反映。因為這個過程是在有機細胞構成內實現的，並具有刺激的與反應的形式，這裏的刺激與反應正像靠腦子裏的神經進行時所發生的一樣，——那麼無論在這種或那種情況下都可用同一個表示——適應”¹⁹⁾（重點是本文著者加的）。

後來恩格斯作了一般的總結並指出：“原生質的刺激與原生質的反應，凡是在有活原生質的地方都存在。…”；“…原生質，由於逐漸改變着的刺激之影響，遭受到同樣的變化，——不然，它就會死亡。…”²⁰⁾

恩格斯就這樣地確定了植物與動物裏感應性、反應性、適應性、變異性與遺傳性之間的有機聯系。因之，恩格斯實際上把十九世紀的兩個偉大發現給結合起來：達爾文的發育理論和他關於植物感應性與運動的學說，以及季米里亞捷夫稱為“俄國生理學之父”的謝琴諾夫（И. М. Сеченов）的反射學說。

謝琴諾夫早在 1863 年在他著名的“大腦反射”著作中宣稱：“…一切有意識與無意識的生命行為按其起源方式說都是反射，”也就是說，都是對刺激的反應。我們沒有恩格斯是否知道謝琴諾夫這項工作的報導，但是提出下面的事實就夠了，即謝琴諾夫的工作在柏納爾（Bernal）的普通生理學教程中有記載，而在他反杜林論草稿抄本的篇幅上寫着：“不隨意（непроизвольный）的適應在動物裏也佔有重要位置。”²¹⁾

生理學與生物學在恩格斯以後時代中的發展都包括在內，

19) 恩格斯，反杜林論，1952，320，321頁。

20) 恩格斯，反杜林論，1952，321頁。

21) 恩格斯，反杜林論，1952，320頁。

光輝地證實了恩格斯的這些主張，在巴甫洛夫生理學裏得到了最高級的表現，巴甫洛夫生理學通過動物的反射，也就是通過動物感應性與反應性的研究得到了“…爲了有力的掌握生理學研究，動物有機體是不可分割的整體而不可予以支裂”（И. П. 巴甫洛夫）。

維金斯基（Н. Е. Введенский）與他的學派也光輝地繼續了謝琴諾夫的事業，揭露了神經與肌肉感應性現象的密切規律性，建立了看來是矛盾的興奮與抑制過程辯證的統一，創立了間生態（парабиоз）的學說。

看起來，在達爾文的經典著作以後，感應性的學說應該會沿着類似它在動物生理學裏發展的道路那樣在植物生理學裏發展起來。但是，很可惜地，却大大不然。唯生論者、機械論者、以及發育學說的所有其他反對者，都反對達爾文：唯生論者是爲了達爾文根據他的發育學說來對植物運動的合理性作了自然科學上的解釋；機械論者是爲了達爾文“膽敢”把植物與動物在職權上平等看待，並且爲了他反對把植物的生長與運動看做純粹的機械過程。

霍樂尼（Н. Г. Холодный 1941, 1948）在他對達爾文關於植物運動的著作所作的很好的序文裏，精巧地揭發兩夥達爾文的反對者對達爾文的批評都站不住腳〔真的，不知爲什麼沒有牽涉到俄國的達爾文的反對者——法米純（Фаминзин）、鮑羅廷（Бородин）、郭仁斯基（Коржинский）等〕並且詳細地證明達爾文的這項工作，在現代科學上鉅大的意義。因此沒有必要重複霍樂尼所寫的，而從他作的評論裏作出一些總的結論就够