

植物生理学译丛

第一輯

中国科学院植物生理研究所編

上海市科学技术編譯館

K945
6004

发 刊 詞

植物生理学在近几十年来得到了极为迅速的发展,及时介绍国外植物生理学研究的成就,不仅对于植物生理学工作者,而且对于农业、园林以及有关的生物学部門的工作者和学者,都是迫切需要的。历年来国外植物生理学的一些重要专著和教科书,陸續有譯本出版;期刊的文献索引和文摘亦已連續出版多年。但是,感到不足的是一项工作成就之納入专著或教科书,往往历时頗久;而索引和文摘又过于簡單,并非所有讀者都能从中得到系統的概念和需要的知識。为了弥补这个不足,我們和上海市科学技术編譯館协作編譯各国有关期刊文献,出版“植物生理学譯丛”。这一輯收集的以綜述和評論性的文献为主,以后还拟选刊一些較重要的原始性研究論文,并在可能的条件下以某些問題为中心选輯几篇彼此有联系的文献作为专輯刊出。当然,譯丛远远不能代替全部原始文献,但是我們希望譯丛可以使讀者化不多的時間就能了解植物生理学各个領域的主要进展。本刊創辦伊始,經驗、力量均感不足,目前暫不定期,希望讀者給予支持和批評,以便充实內容、提高質量,爭取改为定期出版。

本刊由中国科学院植物生理研究所編輯,編譯委员会成員有:王天鐸(主編)、任錫嘯、余叔文、罗宗雅、雷宏倣(依姓氏笔划排列)。



植物生理学譯丛編譯委员会

1964年1月

目 录

植物生理学的展望:结构、生长和形态建成問題.....	F. C. Steward	1
提高植物的抗旱性.....	П. А. Генкель	13
水分的运轉.....	J. Bonner	16
光、色素和光合作用	C. S. French	21
轉移的速率.....	M. J. Canny	32
植物氮素自养同化的生物化学	В. Л. Крегович	45
营养生长和生殖生长的相互关系.....	E. R. Leonard	54
开花生理.....	Jan A. D. Zeevaart	74
內在节奏与形态建成.....	E. Bünning	83
植物的光周期現象.....	H. A. Borthwick & S. B. Hendricks	86

植物生理学的展望：结构、生长和形态建成問題

Steward, F. C.

《Can. J. Bot.》1961, 39 (2): 441~460 [英文]

緒 言

在加拿大植物生理学会第一届年会上，我曾作了一次即席发言，其中就某些我一直关心的問題作了評述，目的在于号召植物生理学家把細胞和机体的行为理解为具有高度組織性和严密整体性的生命系統。

当今生物学中的特点是出現了一門繁荣的新学科——“分子生物学”，除此而外，甚至虽旧犹新的学科之一“比較生物化学”也已經有些沉寂了。1900年孟德尔定律被再度揭示后，誕生了現代遺傳学，它与生物学的許多分支都有关系，并鼓励人們全面地研究生物学問題，因而很容易越过研究領域的界限。比較生物化学和生化遺傳学就是在这种趋势之下发展起来的。这两門学科认为：从鼠到人，生命中基本的酶促反应往往是相似的，它們可以由基因所决定的酶来控制 and 調节。现在，通过“分子生物学”的研究可以略为說明，生物体的藍图是如何印在控制以后代謝过程的 DNA 分子所組成的“信息中心”里的。这是一項了不起的成就。

关于这一点，既沒有否定，也沒有輕視。然而，这种趋势总是強調自然界的相似性，它处理的是一切生物共同的基本性质。越多研究生命机器的小单位的性质和它們的个别化学反应（例如現在时髦的对微粒或无細胞制备液的研究，旨在模拟所研究的某种生理活动），则这种情况越明显。这样，有些現代的植物学家和植物生理学家可能就投身于某一个流行的新学科而忘掉了自己的本行。其实这是不必要的，也是不應該的。因为在进行分割和解剖的时候，首先受到伤害的就是最突出的生理特性——生长能力，因为它是整体机构的特性。細胞和植物生理学是在对生长（細胞和組織的所有功能的总和）的登峰造极的研究中，才真正地取得它的地位的。

即使当生命系統被分割成最小的部分（細胞、微粒、基因、DNA 分子、酶、蛋白质等）的时候，我們对机体如何执行其功能以及如何生长和发育，仍然知道得很少。正好比我們掘开紐約市的一个墓园，望

一眼它的天空景物，或者它的地下铁道，无从了解紐約市的扰攘情况一样（这样的譬喻并不过分，因为即使单一的胡蘿卜細胞也含有約 10^{15} 个水分子和約 10^9 个蛋白质分子，每个蛋白质分子的大小平均約为64,000，的确存在着分子的摩天楼）。如何闡明在这样的分子結構中的生长問題，是对近代生物学的一个巨大挑战，因为有生命与无生命之間的分野正是在生长能力方面表现得最明显。关键性的任务不在于解剖和分割（不在于認識生命系統中小而又小的单位的特性，也不在于研究单一变量或单一过程在与其它各部分隔离下的影响），而主要在于綜合，在于表明这些分离的实体、結構和功能怎样結合起来形成完整的、協調的整体，即我們所認識的細胞或机体。

在这方面，差异性和相似性是同样重要的。虽然比較生物化学确认了小球藻和橡树之間的相似性，它們之間显然还有一些重要的差别！从同一形成层元素分出来的韌皮部和木质部細胞所得到的遺傳稟賦是相同的，但什么决定它們各自的发展趋势，以致它們在同样的既定遺傳範圍之內，能在生物整体中执行那么不同的功能呢？又有誰在看到光周期对植物形状、功能和生殖的作用的时候，能不認識到这么复杂的植物对这样一个直接而简单的刺激发生如此惊人的反应时其中所存在的形态建成問題呢？所以我一再呼吁植物生理学家，今天應該用前所未有的工具和技术来探索他們所研究的課題和所用的實驗材料中突出而具有对立性的特性。这样做，細胞結構、生长、发育、分化和形态建成等都自然会漸漸地得到說明。如果用高等植物来进行这一工作，則将作出更突出的貢獻。

今天在这个紀念达夫 (G. H. Duff) 教授的会上強調這些問題是适当的，包含这些論点的事实依据已在最近几篇綜合性工作报告中发表过了，这些想法是从这方面的研究工作中得来的 [16, 20, 24, 26, 27]。因此，这里可以略去許多細節，以便考察植物細胞生理学和发育生理学中目前重大任务的主要趋势。

現代植物生理学的一个主要任务就是要說明

結構的作用，所謂結構包括：(1) 細胞中的結構——細胞中的各種生理功能是相伴而分階段進行的，但是為了進行研究，我們不妨把它們分開來；(2) 莖、根或其他部分生長點的結構——它們的性質不僅決定於它們的組成細胞的屬性，也決定於它們在結構中的地位(如莖生長點和根生長點顯著不同，營養生長期的莖端生長點又和開花期的莖端生長點顯著不同)；(3) 受精卵或合子本身的結構——它含有產生整個機體的全部信息。合子的行為，甚至它以前的成熟分裂現象可能並不象一般所認定的那樣必然與生殖中心和生殖過程相聯系，因為已經發現，在椰子乳的刺激之下，分離的細胞可以重演這些現象。簡言之，胚囊和胚珠所供給的特殊營養能微妙地決定胚胎發生的早期情況，對這一作用過去可能是估計過低了。這就是說，不僅要看本性，還要看營養。以後，環境因素在整個發育過程中都對生長着的機體產生影響。如何說明這些形態建成問題，是實驗植物學家和植物生理學家的突出而有待解決的任務。

因此，人們越來越看到，由染色體 DNA 中的“藍圖”所預先決定的性狀，受發育過程中起作用的一些因素的調整或控制。這些調節效應大多必須具有化學基礎。當植物生理學家探討植物的這些特殊性時，植物生理學就是一門活的科學，既適應於新的潮流，而同時又不失為一門有特色的生物學分支。在這次紀念達夫教授的會上對發育植物生理學提出這種觀點是適宜而應時的，他對這一領域特別感到興趣。尤其在這對生物學的純化學基礎與分子基礎的偏愛不斷增長的時候，提出這一點就更為及時。所謂“分子生物學”，它曾經顯著地推進了我們對代謝的認識，然而關於結構問題它卻實際上沒有告訴我們什麼。這些問題的起點恰巧是“分子生物學”的終點。說實在話，如果植物生理學家一心只想搞分子，那麼這個學科就應列為化學的分支更恰當些。但是許多重要的生物學問題——生長和發育問題、分化和形態建成問題——所涉及的系統是在遠高於分子水平的結構水平上起作用的，儘管它們的調節控制可能以比較簡單的化合物為中介。現在，植物生理學的每一個現代領域里都產生這樣的結構問題，下面列舉的是一些突出的例子。

營養與生長的关系方面的趨勢

化學知識對植物生理學的第一次衝擊是由於需要了解作為農業科學的基礎的營養問題——植物的無機營養。發展史中的主要事件是大家都知道的。

從 Aristotle 到 Van Helmont，起先接受了，後來又拋棄了關於土壤、空氣和水分對形成植物物質有相當作用的想法。這些大問題相繼得到解決的過程是：1699 年 Woodward 根據他所做的最早的水培試驗着重指出了溶解物質對生長的作用；18 世紀後期發現了光合作用和碳固定過程；19 世紀初期 de Saussure 肯定了水也作為反應物通過光合作用參加有機營養過程。

認識到植物需要無機養料，是 19 世紀的重要貢獻。當時着重指出的 10 種必需的大量營養元素，在 20 世紀初年得到了公認。這 10 種元素就是熟知的三鹽培養液(另加 Fe)的基礎，並根據它設計出一種巧妙的辦法，用以確定最佳營養液中三種主要鹽類的最適濃度。儘管早有迹象表明，其他元素對更充分和更完善的植物營養可能也是必需的，但現有的關於微量元素在植物營養中的作用的知識，主要還是 1926~1950 年間的突出貢獻，而從酶學來研究這個問題更使它達到高潮，因為有些微量元素的作用可以從酶學方面得到解釋。

植物營養的歷史很能說明這次討論的主題。儘管上面所提到的很引人注意，其趨向仍然主要是以化學術語來描述植物生長的必要條件，並且由於只能一個一個地描述如何辨認這些條件，植物營養科學一直跟不上近代的发展趨勢。要產生一門真正的植物營養科學，不僅要了解每種元素分別所起的獨特的作用，(對鉀的需要來說，現在的知識甚至連這一點都還不能嚴格地說明!)而還要知道它們合起來如何執行功能；不是在隔離的反應系統中，而是在分生組織的正在生長的細胞中如何執行功能。在這裡元素之間的相互作用和它們單獨的作用同樣重要，例如 N、K 和 P 之間，Fe 和 Mn、Ca 和 B、Cu 和 Mo 之間的相互作用，但實際上不止這些。

奇怪的是，在植物營養學的歷史上很遲才認識到營養並不是不變的需要，而是環境的函數。從鉀、氮與光，鋅與曝曬，硼與日照長度等的相互作用就可以預示出將來的發展。在薄荷(*Mentha piperita*，它曾經是植物生理學的經典試驗材料，近來有所忽視)中得到過第一個可資考證的事例，表明對“最佳”生長來說，無機營養要求是依其在長日下或短日下生長而激烈變化的(Crane, 見[20])，它在長日下表現為喜鈣種，要求高的鈣、鉀比值才能充分利用硝態氮源，而在短日下是嫌鈣種，要求高的鉀、鈣比值[20]。現在從薄荷的研究中同樣可以看到，光周期和溫周期不只影響植物的大體形態(見圖 1)，而且还影響

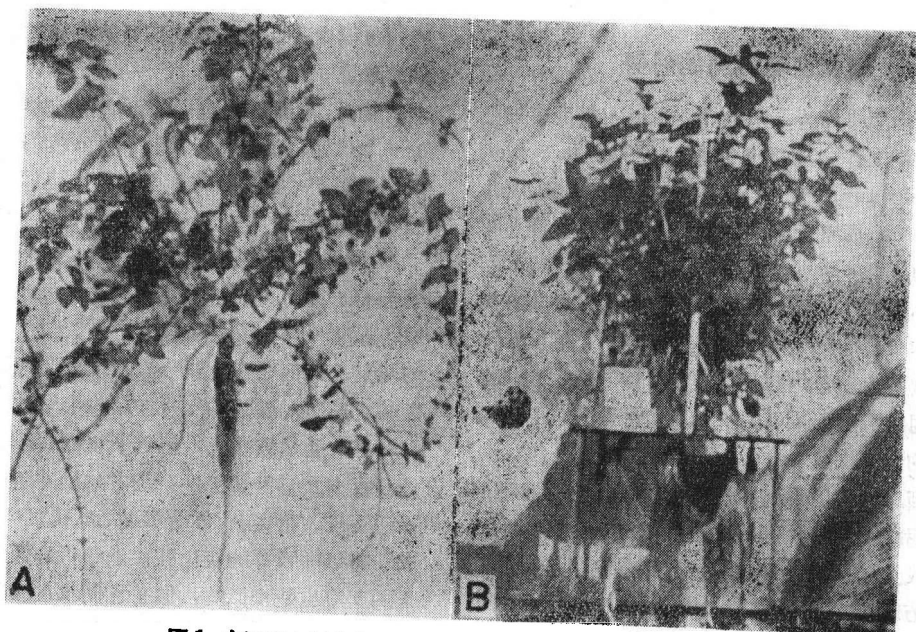


图1 在温室中用完全溶液培养的薄荷(*Mentha piperita* L.)
(A)生长在短日下(8小时)43天;(B)生长在长日下(18小时)24天

它們的代謝過程的許多方面^[20],尤其是影响酮酸和氨基酸代謝。

上述之点明显地表明,今后植物营养的研究范围应该远超乎孤立地研究个别养料的作用。养料的功能是滋养正在生长的机体并满足其生长中心(主要是营养生长和生殖生长的茎端和根端)的需要,它必然随着决定植物如何生长的环境因素而有剧烈的变化。这样,所謂某种植物有一个“最佳”溶液的观念就过时了,越来越需要認識到,任何养料的需要量都是随着其他变量的波动而相应地变化的。这显然就对实验設計提出了一些重大的問題。纵然現代工程技术可以控制影响生长的环境变量,又怎样能得到在給定情况下所有必需的参数(营养和代謝方面的)的全部有关資料呢?同时,即使有了这些資料,又怎样来分析这些复杂的相互影响呢?瞻望未来,在植物生长和营养生理方面,更重要的是找出一些进行这类研究的适当方法,同时估計一下所需要的輔助手段,而不是把問題单纯地看作对植物的外界条件的控制。除非做到了这一点,現在的研究就将和早先滿足于确定某种植物的“最佳”溶液的成分(其渗透压水平主要是由研究者凭空决定的)时一样,徒然无益地浪費資源!

总之,植物营养生理学現在应该認識到养料是滋养生长着的植物的。形态建成的事实表明,环境的外加影响与有结构的生长中心相互作用之后,能

創造出不同类型的植物。我們不应该再认为,植物体不同的組織和器官需要的养料是相同的,比例是一样的,因为对养料的需求可能随着細胞和器官的生长方式而变。例如,胡蘿卜贮藏根的韧皮組織的离体殖体(phloem tissue explant)在缺鈣的溶液(在基本培养基中加入无鈣的椰子乳,亦即用过量草酸根离子以除去鈣的草酸椰子乳)中能很快地生长,而有结构的根端就不能在这样的溶液中生长。我們也不应该再认为,一个种或品种对个别营养元素的需要量是基本的、压倒一切的要求,因为現在看来这也是一种遺傳特性。在Munger的工作中^[18,14]有两个例子,表明特定营养元素的需要量是由单一的基因决定的,一个例子中是Mg,另一个例子中是B。我常常想,大田中常常出現一些微量元素营养异常的新例子不是偶然的,因为現在所用的栽培植物是一些高度选育过的遺傳品系,它們被栽种在不同于原始选种时的生境和环境条件之下;往往一个新引进的栽培植物表现出营养不平衡現象,而同一条条件下的演替頂极的自然植被則生长正常。

可見,不能把植物营养生理的将来完全寄托在生物化学和描述性的研究上,虽然那是很有价值的,只有研究植物体的整个复杂机器和它的结构在变动着的并足以影响它的生长和需求的环境下是如何取得养料的問題,才能产生出植物营养生理的完整理論。

細胞生理方面的趨勢

植物生理學作為一個獨立的學科主要是以細胞生理的初期工作為基礎的。細胞學說的發表(Schleiden 和 Schwann, 1838~1839)、原生質的發現(Von Mohl, 1846)、質壁分離的發現以及對它是滲透過程的特例的認識(Naegeli, 1855; Hofmeister, 1867; de Vries, 1877)、用人工膜和天然膜對薄膜現象的研究(Traube, 1867; Overton, 1890)等,均有助於奠定植物細胞生理學的基础,豐富了溶液的物理化學理論,同時引導出現有的關於細胞的滲透關係和細胞透性的大量文獻。

回顧以往可以看出,植物生理學起初不得不著重於說明細胞本身,而不注意解釋細胞生長和它們之所以成為細胞的一些過程,于是就產生了經典的滲透調節和被动滲透性(passive permeability)的平衡理論。雖然這種傾向也豐富了植物生理學,而且形成了一個核心,圍繞這個核心許多植物生理學得以逐漸建成一門學科,但現在也看得出它的主要缺點,因為它常常把細胞看成是被動的系統,以簡單的方式反應真平衡的指令。特別應該看到,正在生長着的細胞不是一個與環境成真平衡的系統,它們是以一種強烈的動態方式,在建造和維持它們本身的形態的過程中利用代謝和營養過程以增加自由能,並與環境保持一種不是單靠平衡所能得到的關係。因此有所謂“機體吃負熵”的說法。所以要了解機體的作為,就要了解它們的結構,而不只是孤立地了解某些選擇的過程而已。

在鹽類累積方面,我和其他一些人首先重視這個問題,詳細的情況最近已作過總結^[27],不必在此重複。現在差不多沒有人會認真地解釋離子的動態分泌或主動和選擇性累積現象而完全不顧提供能量的生長和代謝過程所參與的作用了。至於生物機器如何操作,如何利用化學和代謝的資源來進行各種過程,各人的意見可以,也確實是不同的,但很少人會說這些都是薄膜的固定而被動的性質所能完全決定的。細胞水相中的離子重新累積看來仍然主要是細胞發育的函數,是細胞某一生長發育時期的一種主要特性,在這種意義上,de Vries 所提出的液泡膜是一個內分泌器官的想法尚有其適用之處。然而,最能衡量細胞重新累積離子的能力的代謝性質並不僅僅是它具有較高的需氧呼吸強度(以放出的二氧化碳來表示),而且還有它的蛋白質合成能力,後者表明釋放出來的能量可以匯集到對生長有用的

建設過程中去。支持這些廣泛的結論的證據已有總結和評述^[27]。

然而,最終的問題仍然不清楚。早期推測細胞是一個代謝機器,它使代謝和呼吸的能量用於鹽分累積,而這個過程是細胞中許多需要並消耗能量的過程之一,此後,關於細胞的能量流通問題已經了解了不少。現在已經普遍地承認,磷酸鍵能是進行交易的主要的貨幣。但還需要确切地了解能量轉移的方式,即從呼吸作用中釋放出來又被固定到磷酸鍵中的能量是如何在發生鹽分累積現象的部位被提供出去的。雖然對激活的水分在植物中運動的說法還沒有那麼普遍地被接受,但看來水的新吸收與細胞生長發育方式有密切關係,兩者如果不聯繫起來就都無法解釋。事實上,水分吸收、離子累積、蛋白質合成、需氧呼吸等的變化往往是平行的而且對外界變量的反應也是相似的,似乎它們都在細胞中的某一點上互相關聯著。至於發生關聯的部位可能就是代謝能量連接或匯集於一些生長過程(其中蛋白質合成、水分吸收、離子累積等是其不同的表現)的地方。特別值得注意的是,能夠影響細胞在一定營養條件下生長的化學的生長因素,通常對所有這些生理過程同時發生衝擊,下面將要說明這一點。

與目前的討論有關的有這樣一個問題。對於細胞作為一個工作機器的了解不夠,限制了細胞生理學的知識,今後發展細胞生理學仍必須增加這種了解,而只有更密切地認識細胞的複雜結構才能得到這種知識。正如鬆開制動器讓汽車滑下山坡並不能了解內燃機的操作情況一樣,不問細胞如何生長和代謝,也不能了解水分和鹽分吸收的主動過程。但是我們有許多生理和代謝的想法總是從一些在被研究的時候是處在不能也不會生長的條件之下的細胞系統得來的。

現在正在進行的亞顯微形態學研究的進展中可能很快就會有驚人的成就。Porter, Whalley, Mühlethaler, Manton, Setterfield 等人用可以觀察細胞質的方法正在進行的細胞的电子顯微鏡研究,革新了我們對細胞質的觀念。在微觀水平上,很容易注意到細胞是有結構的,這無論用明視野顯微鏡和相差顯微鏡都可以看到;同時也很容易注意到細胞中有強烈的動力學活動,如布朗運動和細胞累積離子時顆粒沿着胞質絲的流動所示。這就足以證明細胞能將代謝能量轉變成有用的機械功,從而也表明它們可能引導能量去作滲透功。但是在細胞質的亞顯微結構研究中,已經出現了影響我們對細胞膜和細

胞内含物的基本概念的新的前景。下面的一些例子对细胞质的亚显微形态学工作很有意义：存在着一种明显的内质网，它在某些表面上很密集，在整个细胞质中分支成网状，它可能是细胞质中进出的运输通道；在膜（例如核膜）上可能存在着局部的、离散的膜孔；迫切需要了解细胞中各种泡状细胞器，例如现在已能在植物中辨认出的高尔基器以及液泡和质体等的作用。看来，通过更好地了解细胞的结构，并把电子显微镜的描记技术用于实验研究，目前解释主动转移现象的困境是可以解除的。

作为一个独立的学科，植物细胞生理学的发展仍有赖于更密切地了解细胞的结构，并致力于说明在细胞的生长和发育问题上如何把对细胞结构的知识与近代细胞生物化学和细胞代谢的知识联系起来。

合成和代谢方面的趋势

在许多例子中，代谢进程并不能根据细胞中的酶系和底物直接测出。植物或器官中有活跃的酶存在，却不一定有酶的作用，例如刀豆的子叶有脲酶，这种蛋白质是成熟子叶的贮藏蛋白质，但没有证明过它能正常地同化脲。关于原生质控制酶的作用的观点，可以用桂樱（*Prunus laurocerassus*）的叶子来说明。桂樱的叶子中同时含有苦杏仁甙和苦杏仁酶，但是底物和酶在正常细胞中是分隔开的，只有当细胞被杀死（不是用加热杀死）或者膜的透性被改变以致底物和酶混合时，水解产物（HCN， $C_6H_5 \cdot CHO$ 和糖）才会出现。另外还有一个例子，在胡萝卜组织

（尤其是生长旺盛的组织）中，存在着 γ -丁氨酸，很自然地会认为它是由谷氨酸形成的，因为谷氨酸脱羧酶也存在，而且平衡是有利于脱羧的。但是把标记的底物（ C^{14} -谷酰胺或 C^{14} - γ -丁氨酸）供给胡萝卜细胞时，很清楚地发现组织将 γ -丁氨酸转变为谷酰胺，然后变成蛋白质，而 C^{14} -谷酰胺则根本不变成 γ -丁氨酸^[18]。所以，如果只有酶学知识而不了解酶在细胞结构中的作用方式或起不起作用，就可能引起极大的误解。

纤维素合成及由纤维素构成细胞壁的过程中，显然涉及有结构的细胞的作用。大家都知道纤维素在化学上是1,4- β -吡喃葡萄糖，而且早已知道它的基本上是晶体的结构和晶格。但进一步的问题是：为什么在开始形成细胞壁的时候纤维素的纤维错综交织而排列是无规则的，象法囊藻（*Valonia*）的静孢子（aplanospore）的裸露表面那样，以后则排列成有规则的层次，而且各层纤维方向的变化恰好使它们以相当固定的角度相交呢（见图2^[24]）？从酶的作用来说明每个1,4- β -吡喃葡萄糖单位如何由化学键连接起来是一个问题；而原生质如何产生组成细胞壁的纤维的有规则排列，则完全是另一个问题。更值得注意的是，生长期外界环境条件的变动可以决定细胞壁的构造，例如在棉花纤维中^[1,18]。

上面的例子（纤维素合成和细胞壁形成）是一个熟悉的“非对称性合成”的例子，就是说，生物具有这样一种特性，它们只利用所制造的化合物统计上可能的结构之中少数的几种，而面临选择时通常只利用其中之一。据此，有这样一系列化合物，它们的生

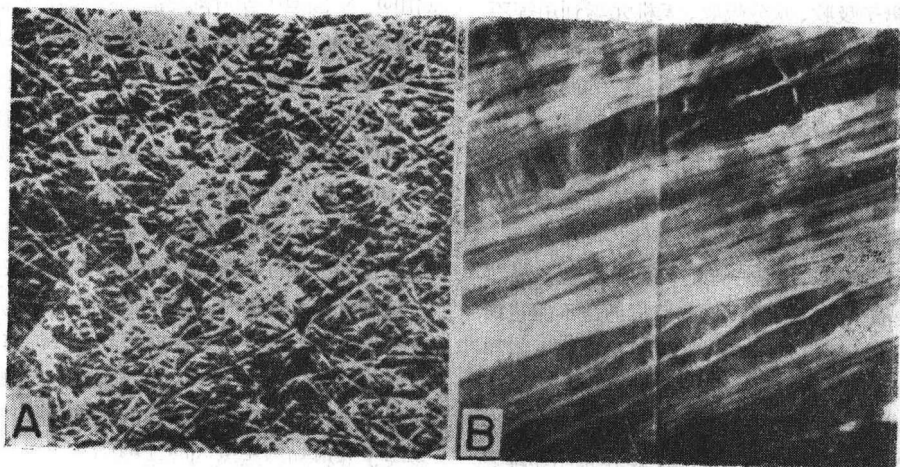


图2 法囊藻细胞壁的纤维素电子显微照相^[24]

(A) 静孢子的裸露表面上新形成的随机排列的纤维素纤维；(B) 成熟孢囊后来形成的细胞壁上的纤维素，纤维在三个层次中各自平行地排列，相继各层的排列方向则不同

理作用不仅决定于由其功能基团所代表的化学特性,同时还决定于它们的“分子建筑”,或者是它们在空间的排列,简言之,决定于这些分子的“形态”。这个原则对于具有两种对映结构的化合物,如丙氨酸,以至糖类和多糖都是适用的,这些东西虽有多种结构,在其合成过程中却只形成特异性很高的少数几种,因为它们和细胞和机体中这些物质的作用是相仿的。

通常认为,所有这些生物合成都发生在本来就不对称的原生质环境中,因为促成这些合成作用的酶催化剂都是一些极不对称的蛋白质分子。机体和细胞结构的这种特点决定它们能做什么,不能做什么。按照这个论点追究下去,就必须明确,生命初期的某种自我复制分子是具有右旋性或左旋性的,一旦其转向被偶然地决定之后,所有相继的发展就都必须与它符合。无论是否如此,从现有的一系列不对称生物合成中,总可以看到化学可能性和进行合成的结构的特点之间的相互关系。

虽然近代光合作用的知识在说明从碳合成糖的途径方面已经非常深远,却仍不能画出一个制造 D-葡萄糖或蔗糖的工厂的蓝图来!在这条途径的某个环节上,仍然有求于细胞及其结构——即使“只不过”是一个酶——的属性。至于蛋白质合成就更不必说了。

植物生理学家和生物化学家能够把光合作用和呼吸作用等生理功能分解成个别的反应,这一点是值得引以自傲的。然而也得承认,我们对生理功能相互作用的方式,以及光合作用、呼吸作用、蛋白质合成与分解、离子吸收、水分吸收、无机元素利用等不同过程之和諧进行而且在同一细胞的不同部位保持平衡,知道得很少。为了得到代谢过程的最起码的化学知识,起初不妨孤立地考虑每一过程或反应,但要了解细胞中究竟发生了什么情况,那就不仅要知道每个单元操作是如何运行的,并且要知道它们对整个代谢工厂的设计和顺利操作有什么作用。

如果不把细胞看作是一个有结构的系统,纵然把它看作是能生长的系统,这些目标仍是不能达到的。只要研究一下近代电子显微镜下拍摄的质体和粒线体的照片^[16]和从前在光学显微镜下看到的透明的细胞质^[34],就可以看出这些可能性和问题是多么重大。就以个别代谢产物而论,现在也明显地看到,同一物质在同一细胞的不同时期可以做大不相同的事情(参阅 Steward 等,关于胡萝蔔细胞的呼吸与氮代谢的工作^[18])。必须改善动力学的研究方法

以便揭示这些复杂关系,并追踪各种代谢产物在细胞的不同内含物和不同时期中的途径。

细胞生长和细胞分裂的生理方面的趋势

关于细胞生长和细胞分裂的内在原因的研究,现在很受到重视。

这方面的研究也是起步迟缓的,而且现在看来有一度缓慢得没有道理。在细胞学说发表以后,细胞生理学正在奠基的时候,曾经有一个细胞学和细胞形态学的描述阶段,象“原生质是生命的物质基础”、细胞核是“遗传的物质基础”以及“一切细胞来自细胞”和“一切细胞核来自细胞核”等这类的名言都是在这阶段中产生的。在后两句话中显然已经认识到“自身复制”的重要性。近代细胞学和遗传学就是这样在 19 世纪时奠定了基础。回顾一下,也可以看到,关于细胞生长和细胞分裂的基本原因和调节控制等,最近在高等植物中所做的研究在当时也已经有了开端。

可以认为达尔文(1880)用藜草属(*Phalaris*)的胚芽鞘为材料研究向性时,后来的激素观念已经出世了,也可以说达尔文是现在所谓生长素的研究工作的先驱。1934~1935 年,在 Went, Thimann 和 Kogl 的早期工作的基础上发现了吲哚乙酸,使生长素的研究工作达到了一个重要阶段。以后的进展则过分地受到发现吲哚乙酸时的一些观点的限制,直到 20 年后,由于一些新的成就(如 Jones 等^[7]发现吲哚乙腈;首先由 Bennet-Clark^[2],后来由 Luckwill^[8]、Nitsh^[11]等用色层分析法鉴别其他生长素;以及几年前在日本发现赤霉素^[29])对非养料的催化剂调节植物细胞生长的概念才变得比较灵活了。

同时,对主要是诱导或调节通过细胞分裂而进行的生长的物质和催化机构也发现得特别迟。从 Gautheret^[3]关于植物组织培养的主要工作报告中看到,Haberlandt 在 1902 年就预见到运用细胞和组织培养技术的可能性,他推测到的一些刺激细胞分裂的物质或激素^[5],以后看来并非无稽。尽管一些先驱者如 Robbins, White 和 Gautheret 等人用离体器官(根)或离体组织开创了无菌组织培养方法,用特殊作用物以诱导细胞分裂的真正进展还是等到很多关于养料和维生素的问题解决了之后才得到的。现在可以看到,如果能够充分地认识抑制或释放细胞生长的潜能的化学机构,我们会得到多么大的好处。

我們在組織培养方面所取得的一切进展的最初动机,都是想找出一个合适的系統,以便研究上述細胞生理中的突出問題。这个系統必須由均一的細胞組成,它們的靜止状态随时可以得到,同时既能够以不生长的,靜止的代謝状态,也能够以由細胞分裂引起的迅速生长的状态而被利用。通过这种方法,希望了解能生长的細胞与那些代謝徒然浪費的細胞之間的显著差异,同时进一步了解生长着的細胞用什么方式把它的代謝与需要能量的过程(如蛋白质合成、水和盐类的主动吸收过程等)联系起来。正是从这种角度出发,在認識有結構的、生长着的細胞的作用的基础上,才出現了胡蘿卜組織在无菌培养条件下由于細胞分裂而刺激生长的現象,并发现了培养基中加椰子乳汁时有可以控制这种生长的可逆性刺激。

从这些工作(以及其他試驗室的工作)中,我們可以构成下面的概念:虽然总的說来,綠色植物是完全自养性的生物,对个別的細胞或器官來說却不尽然。种子植物的胚是在胚囊的特殊环境中形成的,而胚珠在它最初的关键性形成时期是处在由孢子体母体造成的高度特殊的营养条件之下,而且它是在一种异养条件下通过发育强烈的时期的。卵的环境是胚囊,而胚囊靠珠心生长,但是在种子植物中,生长的刺激傳到形成胚乳的三倍体融合核,甚至先于傳达給合子本身。通过胚乳的生长(无核的液状胚乳或有細胞的胚乳),預先为以后胚的发育准备了丰富的养料来源。現在知道,这种养料来源中不仅包含了胚所需的特殊有机养料,并且包含了一些强有力的非营养性刺激,使胚在其发育早期能維持旺盛的細胞分裂(关于这一問題和下面一些資料的总结,可參看 Steward 和 Shantz^[23]; Steward 和 Moham Ram^[24])。

常常用椰子乳汁(椰子的液状胚乳)或未成熟的馬栗果实的泡状胚囊中的液汁或乳熟期玉米的浸出液来誘导細胞分裂,其意义在于这些东西在正常情况下都是滋养未成熟胚的养料来源。用这些液汁或浸出液所得到的引人注目的結果是,它們可以干預本来是处于靜止期的非生长状态的細胞的代謝过程,誘导它們重新迅速地生长。好象是一种代謝的离合器把生长机器重新帶动起来!但也不是所有的靜止細胞都只用椰子乳就够了,有些要用椰子乳和一种合成的生长調节物质的增效混合物。現在已知的可作增效剂的生长調节物的种类很多,2, 4-D 是其中最早的例子。

所以,除了已知的养料和維生素之外,細胞的生长反应可能还受制于某些外界刺激。对細胞分裂的刺激主要存在于不成熟的果实和种子的胚乳中。它們与加强其效应的增效剂和抑制其效应的拮抗剂同时起作用。所有这些效应的例子和有关文獻可參閱参考文献^[24,26]。

現在應該提到靜止細胞和生长旺盛的細胞之間的差別。用胡蘿卜、馬鈴薯和香蕉的貯藏器官的細胞和在液体培养基中生长的游离的同类細胞相比較,就很容易表明这种差异^[23]。即使是粗略地研究一下,图3也強調指出它們是結構上极其不同的細胞。觀察活細胞时可以看到,貯藏細胞中比較缺乏运动,而培养的細胞有强烈的布朗运动和原生质流,两个系統的对比至为鮮明。当今植物生理学的研究过多地涉及到細胞的前一种状态(代謝之火被封起来了,生长机器的齒輪脫开),而过少地涉及細胞的后一种状态(結構性正处于最适状态,对环境条件的养料要求最大,代謝机器是朝着生长的方向开动)。我們現在需要知道的是,在这样一个形态上很复杂的系統中,代謝的各个过程和各种生理功能如何結合起来产生整体的和諧操作。

由于这些緣故,植物生理学家應該加强注意細胞的結構問題。因为即使是在同一細胞中,同样的物质也可以执行非常不同的代謝功能。事实上,近来从用胡蘿卜組織培养对細胞中蛋白质代謝和呼吸所作的分析中,人們才明确地認識到:組成代謝与分解代謝是同时并进的,椰子乳汁刺激細胞分裂的作用是双重的。椰子乳汁一方面加强总的蛋白质合成强度,另一方面又加强周轉速度和随之而来的将分解产物作为碳底物在呼吸作用中的利用^[19]。因此,对生长和細胞分裂的这些刺激作用,應該联系它們参与作用的細胞結構加以精确的定位和描述。

在我的試驗室中,关于化学誘导細胞生长和細胞分裂的研究最近做了一些引人注目的新工作。很久以来,最終的目标是培养高等植物的单一細胞或游离細胞。早在1902年 Haberlandt 就看到,如果能做到这一点,就有可能說明分化和发育的問題了^[3]。現在在技术上幸运地得到了一种純机械方法,用这种方法可以得到游离地悬浮在液体培养基中的胡蘿卜細胞(液体培养基中原来的組織是在椰子乳汁的刺激下进行生长的)。有了这种方法,就可以着手研究,以考察游离細胞的生长并証明它們的形态建成潛力。

第一項成果是:游离的悬浮細胞以不同的方式

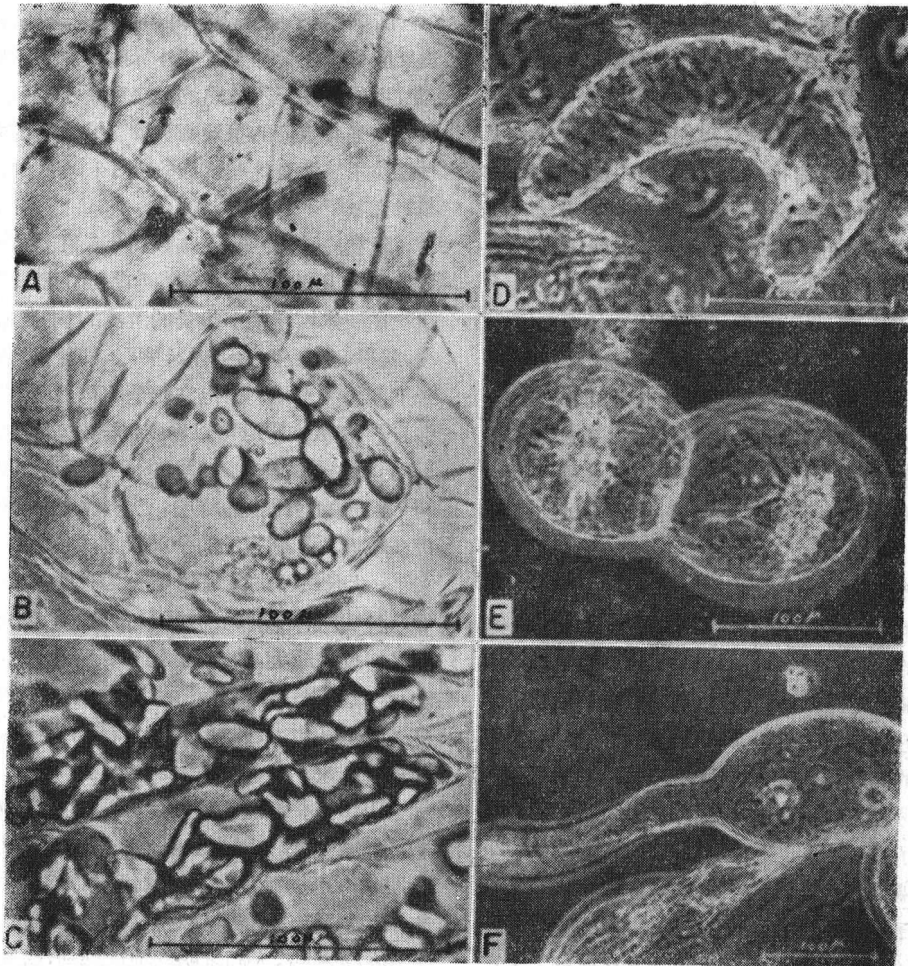


图3 静止细胞和旺盛生长的游离细胞之间的对比：

(A) 胡萝卜根中次生韧皮部的静止细胞，载色体中有胡萝卜素。(B) 马铃薯块茎的静止细胞，淀粉粒很多。(C) 香蕉果肉的静止细胞，淀粉粒很多。(D) 生长在含有椰子乳的液体培养基中的胡萝卜游离细胞，参阅(A)。(E) 生长在含有椰子乳(10%)和2,4-D(6 ppm)的液体培养基中的游离马铃薯块茎细胞，参阅(B)。(F) 由椰子乳和萘乙酸刺激而生长的香蕉果实游离细胞，参阅(C)

生长并达到多细胞群集状态，它们所采取的方式是完全不能从它们在高等植物体或已形成的组织块中的行为猜测出来的。这些不平常的细胞增殖方式，包括出芽、形成在顶端生长的丝状体、多核巨细胞内分割以及等径细胞平均分裂。为什么一个细胞采用这些方式中的某一种，而另一个同源细胞，在同一悬浮液中又采用另一种，这一点还不了解。但是下面的一点是与现在的讨论有关的。

将胡萝卜根的韧皮薄壁细胞从它最初生成的组织中分离出来并让它在与其相邻细胞隔离的条件下生长时，它的生长形式表现了出乎意料的多样性^[32]。似乎细胞存在在有结构的组织中时，其生长和行为受到了压抑，这时它的行为主要是整体组织的函数。同样是这些细胞，在被分离出来之后，就以范围广

得多的独立方式发生反应，产生所观察到的多种多样的生长形式和细胞行为。因此一个游离细胞的行为是它的固有生长能力的函数，环境条件(大概是通过化学方式)可以解放，也可以限制这种固有生长能力。

以后的发展是怎样的呢？只要细胞是围绕着一小块已有的胡萝卜组织进行增生，它们就很少分化，不管这块组织长到多么大(在这种方式下偶然也形成根，但总是由于原来的离体殖体上带有根原始体)。但如细胞群体是从游离细胞长出来的，它们就能很快地、自发地组织起来，首先形成根。一旦细胞群体产生了根尖，则这一有结构根端的继续生长就会抑制细胞培养的随机增生。如果这个液体培养一直沿着水平轴转动，则这种抑制作用将继续下去；如

果这个有结构的细胞群体被移植到一个不动的半固体培养基上,以致根受到向地性刺激而向下生长,同时培养物可能接触空气,那么就会在新形成的根端的另一端形成茎端。于是从已分化为韧皮薄壁组织的游离胡萝卜细胞形成了一个小植物。有趣的是,产生这种小植物的细胞集团酷似胚胎发育早期的细胞集团,到了茎端和根端能够识别的时候,它们又非常象一个年幼的胚,以致于难以相信它们竟不是由受精卵在胚囊和胚珠中生长出来的^[22]。换句话说,环境和培养条件以及由椰子乳汁提供的化学刺激解放了存在于胡萝卜贮藏薄壁组织中的无所不能的潜力,这种能力在贮藏组织和离体殖体的组织培养中虽曾被抑制,却是一直存在的。

关于解放这种明显的潜力的条件,有两点值得注意:第一,细胞是游离的——不受到形成它们的植物体、组织或器官的控制或压抑;第二,细胞是用正常情况下滋养幼胚的营养液汁诱导生长和分裂的。

这些条件合起来作用于成熟的胡萝卜细胞,使它们表现的生长类型和行为很象受精卵的发育。事实上,在这一角度上,可以把受精卵看作一个能在容许它分裂的液体培养基中和不限它分裂的空间内不断分裂的二倍体细胞。但是在这以后,所繁殖的细胞就很快地受到控制,这种控制决定于细胞在生长着的机体中的位置。于是可以看出,细胞的结构是无所不能的,因为自由分裂的细胞可以具有类似合子的机能,而相反地,合子的行为则不仅决定于它的本质或结构,还决定于它与营养和环境的相互作用。

细胞结构与控制细胞分裂和发育的因素之间的相互作用,也是植物生理学未解决的巨大问题之一。现在正在对这个问题进行实验研究。并从化学刺激的角度来加以说明。

进一步的发展是关于细胞核在组织培养或游离细胞培养条件下的行为。这项研究先是用胡萝卜为材料进行的^[9],后来是用 *Haplopappus gracilis* 作细

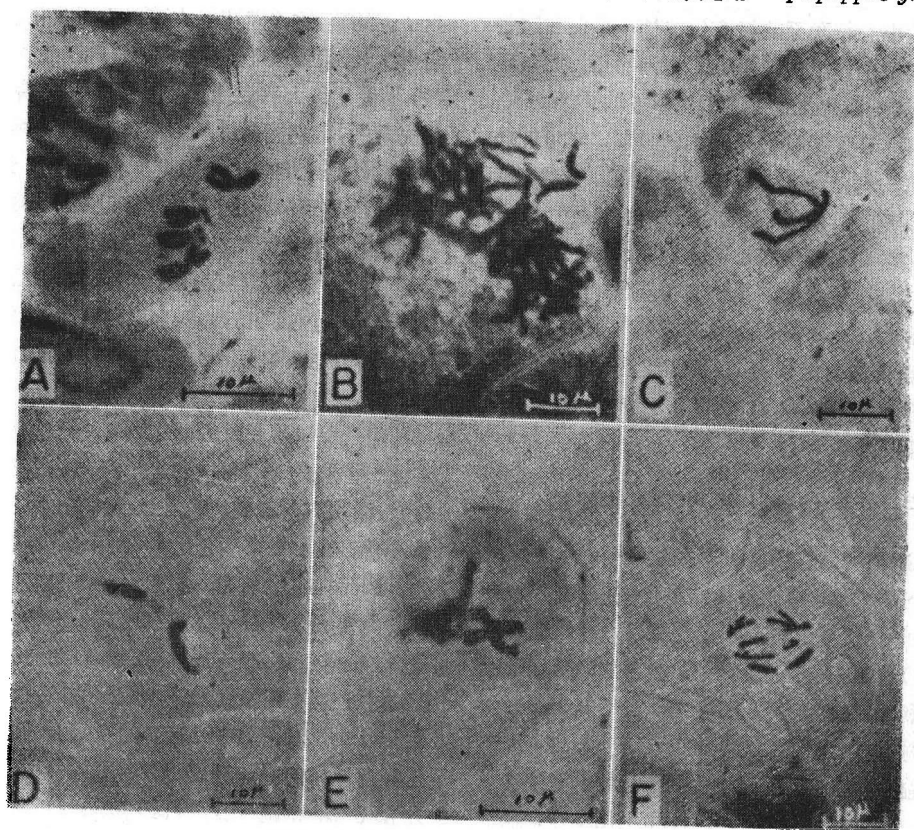


图4 *Haplopappus gracilis* 的染色体

(A) 中期根端细胞($2n=4$)的染色体,这种图象在一般培养细胞中经常看到。(B) 培养细胞中的高度多倍体。(C) 培养细胞中的单倍体。(D) 培养细胞中的体细胞染色体配对现象。(E) 培养细胞中的假交叉。(F) 培养细胞中的染色体断裂。C、D和F是用补充椰子乳和酪朊水解物的基本培养基培养, B和E另外再加苯乙酸

胞培养^[10]。*Haplopappus* 是一种只具两对 ($n=2$) 形态显著不同的染色体的植物。现在已经知道了下面的事实:如果胡蘿卜細胞圍繞着一块已有的*离体組織生长,它們就倾向于維持其正常的稳定的核状况($2n=18$),如果胡蘿卜細胞游离地生长,就产生許多变异,出現具有高度多倍体的多核細胞。更有启发性的是,也发生体細胞減数,并見有单倍体細胞核。当受到椰子乳汁的生长刺激时,还会发生类似于輻射效应的染色体断裂和重新組合現象。同样,在 *Haplopappus* 中发现体細胞染色体配对,接着在分离时有明显的交叉形成,有力地表明有体細胞互換現象发生(見图 4)。只有在胡蘿卜細胞中重新经历了整个循环,即从胡蘿卜植株到組織培养、到游离細胞培养、到重新組成的小植物、到貯藏器官、直到开花。在完成这一循环之后,重新組成的植物仍然是具有 18 个染色体的二倍体^[9]。

現在細胞生理学的研究中出現了新的前景,因為我們看到,減数分裂和成熟分裂以及通常与生殖部位和生殖中心相联系的核变化,并不是仅在这些情况下才能发生,当細胞摆脱了它們的正常組織环境的限制,这些核变化就可以用化学方法誘导发生。也許椰子乳汁不仅是細胞分裂的刺激剂,它可能还有突变剂的功效。这对于了解发育問題、了解細胞結構的极不相同的作用、它的性质和营养条件,以及把某些細胞学和遺傳学在性細胞方面所作的經典观察解釋成体細胞的行为,确实有很重大的意义。这对于发育和形态建成的意义也是很明显的。

把生理学和生化学的技术結合起来,同时理解并重視它們所处理的細胞和机体的結構,将会使这个問題取得进展。

生长、发育和形态建成方面的趋势

植物生理解剖学和實驗形态学是最近才突出的学科,但当植物生理学还在奠定基础的时候(因为要等待物理学和化学上的某些必要进展,其建立有些过于延迟),經典的植物胚胎学、形态学和解剖学的知識大厦已經建立起来了。生理学家不滿于形态学家的純粹描述性工作,认为他們总是一心注意系統发育和进化,以致忽略了个体发育問題,但是生理学家本身一心注意自己的实验工作和生化工作,使自己离开形态学太远了。現在,生理学家和形态学家在实验形态学这一引人入胜的領域中相遇,这一趋势应该得到扭轉,也已在糾正之中。

如果从 Sachs、Hannstein 和后来 Schnepp 的

工作或甚至較近的 Foster、Clowes 等人的工作中找出关于生长点的說明,就需要很长的篇幅。但是有关之点是可以簡易地說明的。从合子开始,莖和根的生长点,主要由于其結構而較少由于其个别細胞的固有特性,就以一种高度受控制的方式生长,从而产生植物体各器官的多种形式和功能。然而,所有这些形态建成的丰富成果基本上都是在細胞的分裂、生长和分化中建立起来的。研究发育和形态建成的最終目的,是为了說明細胞分裂的規律;認識在莖和根的生长点中起控制作用的刺激因素;决定使生长按照一定方式进行的細胞分裂的頻率和方式。如上所述,在了解决定細胞分裂的因素方面,已經开始迈了一步,認識到游离細胞先是独立地生长(比組織中的細胞更独立一些),然后它們象胚胎一样,能表現出固有的全能性。

但是当我們試圖說明任何莖和根的生长点中发生了什么事情,以及为什么它們的行为从一开始就是那么不同而且具有极性的时候,困难的問題就发生了。的确,許多莖生长点可以由于黃化(在完全黑暗中生长)或浸沒于水中(在某些例子生长更象根一些)而发生很大的变化。根端在胚胎发育时往往是先出現的,但它們能够从莖上再生出来(例如許多熟知的插枝繁殖的例子),而很少看到从根上生出莖来。培养种子植物(特别是双子叶植物)的根端常能获得成功,即使离体的根端很小也行;但培养莖端的相应嘗試,如果离体植株很小只包括中心生长区而沒有若干叶原基和能够再生根的节間,就常常失敗。可見根和莖在代謝上的相互依賴性可能比一般所了解的大。

但是关于生长点的結構的观念已經有了很大的变化。特别是对莖和根的生长点上細胞分裂部位的分布,看法有所改变。現在認識到,在接近根端的地方常常存在着一个靜止区,其中的中心細胞很早扩大,因而在細胞分裂中不起主要作用;在莖生长点中,主要的分裂部位并不象以前所想的那样大多在表面,而是在发生叶子的側面較多,明显的分生組織活动中心是在所謂肋状分生組織的地方;同时,在莖生长点中也看得出中心区和靜止区。所謂靜止区的生理意义如何,只能做些猜想,它們很可能給相邻的分裂旺盛的細胞一些养料和刺激。再不能认为莖和根的尖端必然是代謝活动的中心了,因为 Brown 等^[30]甚至結論說,莖端是一个活性比較低的外套,

* 原文为 performed 疑为 preformed 之誤——譯者注

它包圍着一個由代謝旺盛的細胞組成的核心。

以上所說的已經足以表明，對生長和發育有興趣的生理學家已經就生長點的生長方面所提出來的巨大問題開始用實驗來解決了。

但是在重大的形態建成問題中，必須從生長點的生理反應來加以說明的一個突出例子，是成花誘導(floral induction)和營養生長與生殖生長的轉折問題。單是描述一個正常的短日植物(如蒼耳)在一個長夜的影響下就會開花，或者再說明長夜若被一個短的閃光所打斷就抵消了長夜的刺激，是不夠的。我們需要確切地知道，黑夜的刺激或間斷閃光的影響如何作用於生長點本身。到現在為止，企圖在莖端生長區找出與形態建成效應相當的可見影響的嘗試都是使人失望的，雖然Wetmore、Gifford和Green^[33]等關於光周期刺激能引起某些生長點的細胞分裂重新分布的論述，是朝着正確的方向走了一大步。顯然，在我們了解光周期、溫周期、春化、靜止期和休眠等如何影響生長點之前，這個任務是完成不了的。但是我們可以有信心地預料，不管刺激是如何被“感受”的，它最終總要以化學方式轉移到正在生長的細胞並影響這些細胞，這一點是有待於了解的。也許，在寫這篇文章的時候，“感受”光周期刺激的機制問題已經由於Hendricks和Borthwick^[6]的眾所周知的工作而接近闡明了。即令如此，這種影響如何傳達到生長區的細胞的問題仍然是存在的。

分子生物學方面的趨勢

這個問題在緒言中已經提到過，但是仍不妨再重複指出當今分子生物學的一些局限性。分子生物學主要是以一些從動物系統或細菌中發展出來的觀念為基礎，即認為有機體一生的命運是由印在染色體的DNA上的藍圖所決定的，由鹼基在多核苷酸鏈上的排列次序，形成了許多“密碼”，這些密碼能夠包括所有必需的信息。這種觀點在說明某些代謝畸形方面獲得了顯著的成功，有些代謝畸形是由於特異性基因引起某種蛋白質結構的單位改變，關於血紅素結構的遺傳性畸形的著名工作即是一個例子。顯然，這些重要貢獻將成為理解生命物質的一部分，在能夠得出這種直接的對比的時候，它們的意義是很明顯的。

但是也應該看到，在發育中受基因控制的因素的複雜的相互作用中還有其他控制因素。一個細胞在一種既定環境中顯然承受了同樣的全能性遺傳信

息，但卻能夠做不同的事情。它可能是一個靜止的韌皮部薄壁細胞，製造貯藏態的氮化合物和胡蘿卜素，也可能迅速地生長，合成大量蛋白質，甚至於合成某些似乎是分生細胞所特有的蛋白質，因為它含有很多羧脯氨酸，而且是代謝上不活躍的^[12]。加之，它的行為可能象合子，形成一個細胞團，然後組織成根、成莖，長成一株“胚型”小植物和一株完整的植物。這類例子舉不勝舉，但問題已經很明顯了。

除了按照傳統的分子生物學，由遺傳賦予的、帶在DNA結構中的、沿着基因——酶——蛋白質這條綫來完成的信息之外，我們應該從更廣泛的方面來看植物細胞和有機體。這是因為在DNA藍圖為生物所標明的道路上其結構可以有相當大的變化範圍。生物最初的軌道好象一枚導彈的彈道一樣，只是粗略地標明了進程。沿途可以由光周期和夜溫、黃化或曝曬、進入休眠、春化等來調節。同時在分化和發育的過程中，信息可能受到抑制，使得原來是全能的細胞，在植物體中承擔它們的特殊功能。試驗表明，細胞結構可對多種外源化學控制因素產生反應，這些控制因素改變細胞在上述方面的行為。這些控制一部分來自一些決定於莖和根的生長點中的位置的因素，一部分來自一些在形態建成試驗和組織培養中證明是有效的外加物質(通常稱為生長素、類激動素(kinins)、赤霉素或化學生長調節物)。

後一種影響與發育一起，有點象從艙橋上轉達到機艙的指示，它按照當時的情況修改預定的航綫。象一條船或一枚導彈一樣，有機體以一股沖力或“內在的”生長能力開始生長，這種能力在受精時被奇妙地傳給合子，並由為合子供給早期營養的胚囊和胚乳進一步孕育起來。這種生長能力的發揮，需要代謝燃料和營養，正如導彈和遠洋輪消耗燃料一樣。但是這種“內在的”生長能力是可以由許多非遺傳性的、非固有“內在的”因素來加以改變、調節和控制的。這些“後生”因素^[31]似乎是通過細胞結構對一系列化學控制因素起反應的能力而發生作用的。這些控制因素或者控制細胞的生長和分裂，或者是控制它長大，或者是使它採取一種特殊的代謝方式。

在解決這些問題的時候，需要把生物化學與結構方面的詳細研究結合起來，而各種生物科學中，發育植物生理學是有光明的前途的。

在現代科學中，常覺得最終的真理應該用數學語言來表達。由於植物生理學和植物生理學家不善於這樣做，所以可能已經受到責備。但是至今為止，

数学最多只能在一件事情发生之后描述它的发生(例如分析生长曲线),而尤其是因为不能给予所用的常数以一定的生物学意义,这种做法并不很能说明问题。

现代物理学家对于寻找一个无所不包的方程来表达对于空间与时间、物质与能量等所需要知道的任何东西,是充满希望的,但在生物学方面,离这一点的确还很远。细胞和器官是会生长的,很多的变量(营养、环境、代谢、遗传等)都影响生长,加上生长中还包括平衡和不平衡过程,其间关系非常复杂。如果用数学来描述什么是生长着的有机体,恐怕所需要的数学语言也是复杂得无法处理的。但是总有一天,会有可能把进入合子的信息的摹拟数据放到一个现代计算机中去,然后预测机体生长时将如何反应外界刺激。当这一点成为可能时,我们进一步就可以一方面确切地估计一个有组织的结构作些什么,而另一方面它们如何反应化学的和环境的刺激。这肯定是现代发育植物生理学的内容。生物化学和酶学在说明代谢进程方面颇有进展,遗传学和分子生物学在表明机体的个别性状是如何决定的这一点上很有成就,无机营养和有机营养在说明植物如何取得养料方面也有许多成就。但是有一个明显的缺口需要填补,这就是充分了解使细胞和生长点得以执行它们的功能的结构。

参考文献

- [1] Anderson, D. B. and Kerr, T. 1938. *Ind. Eng. Chem.*, **30**, 48.
- [2] Bennet-Clark, T. A. and Kefford, N. P. 1953. *Nature*, **171**, 645.
- [3] Gautheret, R. J. 1959. *La culture des tissue vegetaux*. Masson et Cie., Paris, p. 863.
- [4] Haberlandt, G. 1902. *Culturversuche mit isolierten Pflanzenzellen*. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. III, Abt. **1**, 69~92.
- [5] Haberlandt, G. 1921. *Zur Physiologie der Zellteilung*. 6. Mitteilung uber Auslosung von Zellteilung durch Wundhormone. Sitzber. Kgl. preuss. Akad. Wiss., pp. 221~234.
- [6] Hendricks, S. B. and Borthwick, H. A. 1954. *In Aspects of Synthesis and Order in Growth*. Edited by D. Rudnick. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J. pp. 149~167.
- [7] Jones, E. R. H., Henbest, H. B., Smith, G. F. and Bentley, J. A. 1952. *Nature*, **169**, 485.
- [8] Luckwill, L. C. 1959. *In Cell, Organism and Milieu*. Edited by D. Rudnick. Ronald Press Co., N. Y. pp. 223~251.
- [9] Mitra, J., Mapes, M. O. and Steward, F. C. 1960. *Am. J. Bot.*, **47**, 357~368.
- [10] Mitra, J. and Steward, F. C. 1961. *Am. J. Bot.*, **48**. In press.
- [11] Nitsch, J. P. 1955. *In Chemistry and mode of action of plant growth substances*. Edited by R. L. Wain and F. Wightman. Butterworth Scientific Pub. London. pp. 3~31.
- [12] Pollard, J. K. and Steward, F. C. 1959. *J. Exptl. Bot.*, **10**, 17~32.
- [13] Pope, D. T. and Munger, H. M. 1953a. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, **53**, 472~480.
- [14] Pope, D. T. 1953b. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, **61**, 481~486.
- [15] Roelefsen, P. A. 1959. *In Encyclopedia of Plant Anatomy*. Edited by K. Linsbauer. Gebruder, Borntrager, Berlin.
- [16] Sager, R. 1958. *Brookhaven Symposium in Biol.*, **11**, 101~117.
- [17] Steward, F. C. 1961. *Organization and Integration: some problems of cells, their growth and nutrition*. Purdue Symposium on Growth.
- [18] Steward, F. C. 1958. *Am. J. Bot.*, **45**, 710~713.
- [19] Steward, F. C., Bidwell, R. G. S. and Yemm, E. W. 1956. *Nature*, **178**, 734~738, 789~792.
- [20] Steward, F. C., 1958. *J. Exptl. Bot.*, **9**, 37~51.
- [21] Steward, F. C., Crane, F., Millar, F. K., Zacharius, R. M., Rabson, R. and Margolis, D. 1959. *Symposia Soc. Exptl. Biol.*, **13**, 148~176.
- [22] Steward, F. C. Mapes, M. O. and Mears, K. 1958. *Am. J. Bot.*, **45**, 705~708.
- [23] Steward, F. C., Mapes, M. O. and Smith, J. 1958. *Am. J. Bot.*, **45**, 694~703.
- [24] Steward, F. C. and Moham Ram, H. Y. 1961. *In Advances in morphogenesis*. Vol. I. Edited by J. Brachet and M. Abercrombie. Academic Press, Inc. N. Y. and London. pp. 190~265.
- [25] Steward, F. C. and Mühlethaler, K. 1953. *Ann. Bot. (N. S.)*, **17**, 293~316.
- [26] Steward, F. C. and Shantz, E. M. 1959. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **10**, 379~404.
- [27] Steward, F. C., Shantz, E. M., Pollard, J. K., Mapes, M. O. and Mitra, J. 1961. *In Growth Symposium*. Edited by D. Rudnick.
- [28] Steward, F. C. and Sutcliffe, J. F. 1959. *In Plant physiology—A treatise*. Vol II. Edited by F. O. Steward. Academic Press. Inc. N. Y. pp. 253~478.

(下接第 21 頁)

提高植物的抗旱性

Генкель, П. А.

«Вестник АН СССР» 1961, 10: 91~95 [俄文]

植物生理學在抗旱性領域內，由於 Н. А. Максимов; Б. А. Келлер; А. А. Рихтер; В. Р. Заленский; Е. Ф. Вотчал 和其他研究者的工作，獲得了很大的成就。但是長期以來盛行這樣的概念：植物生理學家只能起輔助作用，即擬定植物抵抗性的檢定方法供育種家利用它來培育出抗性品種。

米丘林學說對待植物生長、發育和抗性問題的態度有所不同：有可能影響生理過程，在個體發育中改變生理過程並應用這一途徑來提高植物的生產力，即提高產量和品質。

30 年代里建立的階段發育理論總結了植物生長和發育方面早期積累的資料（尤其是關於光周期現象），進一步得出了植物抗性的定義，它不是固定不變的性狀，而是該物種或該類型的植物在整個以前的進化的基礎上，在個體發育中對不良生存條件適應的結果所產生的特性。

以此原理擬定了植物播種前干旱鍛煉的方法（П. А. Генкель 和 С. С. Колотова 1934; П. А. Генкель, 1946; 1952），這是本文所要闡述的內容。基於米丘林關於植物在幼齡時對改變的外界環境條件的高度適應性的原理，該方法可歸結為：種子浸水一次隨後使露白種子晾干若干天。在種子晾干過程中，含水量的減少能使幼齡植物（種子萌動時期）忍耐脫水，因而能積極地適應干旱——脫水和過熱。

首先必須指出，鍛煉不會減低種子的發芽率，因而，種子的晾干不會使植物受到任何抑制，這在實踐上很重要。正在生長的植物最易受脫水的影響而降低生長過程的強度和生產力。

許多田間和盆栽試驗都證明了經干旱鍛煉的植物的抗性強而產量高。譬如，1960 年在斯塔夫羅波爾邊區的楚古耶夫谷物國營農場設置的大面積生產試驗中，在 200 公頃以上的面積上，鍛煉的大麥產量是 18 公担/公頃，而對照只有 15 公担/公頃；約在 100 公頃的面積上，鍛煉的小米產量是 20 公担/公頃，對照是 15 公担/公頃。

植物干旱鍛煉的方法無論是蘇聯或國外（中國、保加利亞、捷克斯洛伐克、印度）應用，在干旱條件下

都獲得了良好的結果。

詳細研究指出，鍛煉引起植物深刻的生理改組，也影響到以後整個生活期的生理過程。不單晾干，任何其他影響加在剛開始生長的種子上，都能影響整個個體發育期間植物的分生組織原生質的許多特性和新陳代謝特征。應用類似的方法例如提高植物抗鹽性（抗氯性）的方法——借助於氯化鈉的高滲溶液的作用（П. А. Генкель, С. С. Колотова, 1949; П. А. Генкель, 1954）；提高抗硫酸根性的方法——借助於鎂鹽的作用（П. А. Генкель, 1959）；提高抗寒性的方法——變溫處理（А. Е. Воронова, 1953）；提高抗熱性的方法——借助於鈣鹽的作用（П. А. Генкель 和 Н. В. Цветкова, 1955）等，所得結果也証明了這點。

經鍛煉的植物具有高的原生質膠體親水性和粘度，較大的彈性，較高的滲透壓和含有較多的束縛水等特点。呼吸和光合作用的強度及許多酶促過程的活性增強。鍛煉植株與不鍛煉植株相比，特別重要的特性是前者在干旱時間內能把合成反應保持在較高水平上。眾所周知，Н. М. Сисакян (1940) 曾揭示了抗旱植物具有在干旱時保持合成過程於較高水平的特性；我們的結果肯定了播種前鍛煉的植株也有這些特性（1946）。以後提出了（П. А. Генкель, 1952）能很快地診斷出植物合成能力的淀粉試法：鍛煉植株的葉子經過萎蔫後，通常比不鍛煉的含有較多的淀粉。

生化和生理變化也影響鍛煉植物的解剖形態特征。它們比不鍛煉的具有較多的旱性結構，即它們的葉脈密，表皮細胞和氣孔較小，單位葉面積內的气孔較多，同時葉面積增大。在這種情況下出現了某些特別的旱性形態類型，因為旱性結構的增加通常伴隨著葉子大小的縮小，即旱性結構與生長過程在某種程度上的抑制相關連。然而鍛煉植物所產生的旱性結構是新型的，它與生長過程，尤其是分生細胞的細胞分裂的刺激相聯系。具有這種旱性形態結構的原生質在脫水過程中細胞體積縮小時受到較小的應力。此外，較高的原生質彈性和較小的細胞體積

能够使得它容易忍耐該細胞压缩时所产生的应力。

锻炼过的植物由于具有这些特点，所以受干旱的损害較輕。它不仅在干旱作用时的抗性比一般植物强，而且在好一些的条件下亦然。盆栽試驗确定，锻炼植物在干旱时的含水量比不锻炼的高而且水分亏缺小。后来在干旱时期进行的田間試驗也証明了这一点。不久前 П. В. Цеткова, 和 И. П. Воронина (1960) 指出，锻炼植株的某些特性在干旱时不一定表現出来，但是在干旱后的正常条件下比不锻炼的复原要快，容易恢复本身的生理机能。

原生质胶体的高亲水性和粘度、較高的束縛水含量和代謝强度的增高，无疑能促使锻炼植物提高抗热性。同时較高的原生质亲水性和彈性以及在脱水时合成反应保持在高的水平上都制約着锻炼植物对土壤干旱的抵抗性。所有这些生理特性使植物在經受土壤或大气干旱后有可能很快地恢复正常的生命活动。

分析植物对外界作用的保护——适应反应，有助于了解生理-生化过程某种程度的加强的原因。

按照 Д. Н. Насонов 和 В. Я. Александров 的理論，細胞原生质对外界作用的反应基本上是单一的，而不是特异性的。我們认为，有机体原生质的任何一个反应都是复杂的，既包括特异性部分也包括非特异性部分。我們认为，对于每一具体情况最重要的是闡明植物保护-适应反应的特异影响。

在浸种后再晾干的种子中，由于在这一時間内产生了特异性保护-适应反应而发生对脱水的适应。同时进行着的非特异性反应在提高抗旱性上也起作用，但是我們认为，它只有从属的作用。

植物对忍耐脱水的主要特异性反应是原生质胶体化学特性的变化。原生质胶体分散度及其透性的变化显然可以看作是非特异性保护-适应反应。根据我們的推測，特异性反应能导致抗旱性的显著提高，而非特异性反应則导致代謝的一般加强。

保加利亚的 М. Попов (1931) 认为新陳代謝的加强和原生质胶体分散度的增加是細胞刺激的普通生物学現象的特点。播种前锻炼的刺激效应表现在整株生长强度和根系生长势增强及其生理变化上。锻炼植物的根系总表面积和有效吸收面积較大，因而無論是在正常条件下还是在干旱時間内都能强烈地从土壤中吸收矿物质。

同时发现胚根的数目增加，例如，锻炼过的小麦植株胚根平均要比对照多一个。在个别情况下或在不发生于干旱时锻炼过的植物的产量有所增加，可以

用刺激現象來說明。

有些事实驟然看来似乎有矛盾，如作者已指出过，尽管原生质亲水粘度强烈增加，锻炼植物的新陳代謝强度仍提高（通常是随着粘度的提高，新陳代謝强度降低）。要了解这一矛盾，需要注意植物的能量水平。就我們所知，这一能量水平决定于富含能量的化合物，即含高能鍵的化合物。有机磷化合物，例如三磷酸腺苷 (ATP) 等属于这类化合物。植物体内这些化合物愈多，它的能量水平也就愈高。П. А. Гусев (1959) 指出，锻炼过的植物含有較多的有机磷和核蛋白。看来，正是这一点决定了锻炼植物的相当大的生理活性。这也可以解釋锻炼过的植物在高的原生质亲水粘度下仍具有較高的生理生化过程强度的原因。換句話說，原生质亲水粘度的大小只是在同一能量水平情况下符合于一定的代謝强度。根据我們的观点，只有能量水平差异較小的植物才能作生理比較。例如，由于能量水平不同，很难对軟粒和硬粒小麦的抗旱性特征作比較。

锻炼植物含有丰富的核酸化合物，在某种程度上可說明它对高温作用的抵抗性。А. И. Опарин 和 Т. Евреннова (1947) 指出，有机体对高温的抵抗性因核糖核酸含量的增加而提高。与核酸結合的蛋白质对热凝固有很大的抵抗性。Г. А. Деборин (1957) 发现脫氧核糖核酸对高温情况下的血清蛋白的瓦解作用有抑制作用。

1959 年蒙特利尔国际植物学会上 Kessler (以色列) 指出：在腺嘌呤的影响下植物对高温的抵抗性大大提高。腺嘌呤的供給增加了核酸的含量和其他具有拟脂-核蛋白結構的原生质組成的形成。

应考虑到核糖核酸在蛋白质合成中的作用。早已指出了蛋白质的含量和性质对植物抗旱性的影响。很显然，核酸含量，尤其是核糖核酸含量高，能促进蛋白质的合成以及增强锻炼植物对干旱的抵抗性。

根据上述可以得出結論：能量水平提高是锻炼植物最重要的特性之一。确定能量水平、新陳代謝和原生质胶体化学特性之間关系的本质，应成为植物抗旱性生理研究的近期任务。

把植物播种前锻炼的方法推荐给实践应用的理論前提就是这样。在长期强烈的干旱情况下，播种前锻炼的增产百分率虽然比較高，但是产量的增加实际上并不大。播种前锻炼在不很强或中等干旱的情况下才有最大的实践意义，这种情况下产量增加特别显著。