

娄成后论文选集

高等植物的感应性与整体性：高等植物感受外界多端变化，靠体内物质、能量与信息的转变，来启动自身属性，引发整体行为，以适应环境，争取生存。

—— 娄成后



中国科学院院士委成后教授
(摄于2000年)

前　言

娄成后院士是我国著名的植物生理学家和农业科学家，中国科学院院士，中国农业大学教授，中国科学院上海植物生理研究所、中国科学院植物研究所兼职研究员，中国植物生理学会荣誉会员。

娄成后院士 1911 年生于天津，1932 年毕业于清华大学生物学系，1934 年在岭南大学研究院获硕士学位，1939 年在美国明尼苏达大学获哲学博士学位，先后在岭南大学、昆明清华大学农业研究所植物生理组、清华大学农学院及北京农业大学植物生理学教研室任教授，并兼任中国科学院实验生物研究所、北京植物生理研究室、北京植物研究所、上海植物生理研究所研究员。1980 年被选为中国科学院学部委员，任常委多年，1996 年以来任学部主席团委员；1982～1992 年任全国政协委员。他主持“植物学报”工作十余年，历任副主编、主编，并两度负责学报的复刊工作；也曾担任《植物生理学报》编委。此外，他曾任北京农业大学植物生理教研室主任、研究生院副院长、副校长、中国植物生理学会副理事长，中国植物学会和生物物理学会常务理事。

娄先生早在 1934 年至 1939 年即从事肉食植物及敏感植物的运动及其电生理学研究，曾于 1946 年至 1948 年应英国文化委员会邀请在伦敦大学著名生理学家、诺贝尔获得者 A. V. Hill 教授实验室任客座教授研究植物电生理学，为国际上植物电生理学的奠基人之一。自植物生长调节剂 2, 4-D 问世后，娄先生于 1944 年左右即开始研究 2, 4-D 的生理作用，先后在 Science 及《中国科学》等刊物发表大量论文，并在生产上应用，开创了我国化学除草的新领域。自 1954 年以来，娄先生致力于高等植物中物质运输及信息传递的研究，先后发表数十篇论文，提出在植物体内大分子物质由于原生质结构的推动，通过胞间连丝通道在细胞之间转移和再分配再利用的新观点，大大丰富了高等植物物质运输的理论，对植物生理学的发展做出了重大贡献，于 1983 年获得国家自然科学二等奖。

娄成后教授的学术造诣深厚，研究过的问题很广，不仅对植物生理学及植

物电生理学做出重要贡献，而且对物理化学、化学除草、北方旱区农业、农业免耕法等方面都有重要建树。欣逢娄先生九十华诞，谨将先生的重要著述装帧成册，一则作为献寿之礼，同时也是将先生的研究成果作一阶段性总结，也便于后辈学习。

本文选集编选了娄成后院士从 1932 年大学毕业起到今年一直从事植物生理学教学和科研工作中发表的研究报告。全书主要包括娄先生在 1951 年全国植物生理学研究规划上承担的第 8 项<植物的感应性与整体性>主题中的研究工作。具体内容偏重：“植物个体发育中体内物质的转运与信息的传递”。

全书除印刷版外，还附有光盘一张。两种版本的内容如下：

1. 印刷版主要登载娄成后院士本人和他领导的研究小组在植物个体发育中体内物质转运与信息传递方面发表的有创新意义的论文以及他在这些方面的系统总结和成就。有的文章正在写作与发表中，尚待列入。附录中有按时间排列的论文目录和专著目录用来反映研究工作在时空上进展的情况，其中少数论文在搬迁动乱中遗失。

2. 光盘版主要登载娄成后院士本人和他领导的研究小组在农业应用方面的有关论文。详细目录请见附录中的光盘版目录。

敬祝恩师生日愉快、健康长寿！

中国农业大学（原北京农业大学）

植物生理生化专业全体

2000 年 10 月于北京

娄成后传略

娄成后教授为我国著名植物生理学家和农业科学家，中国科学院院士，中国农业大学教授，中国科学院上海植物生理研究所、中国科学院植物研究所兼任研究员，中国植物生理学会荣誉会员。

娄成后祖籍浙江绍兴，1911年生于天津，1932年毕业于清华大学生物系，同年任岭南大学生物系助教兼研究生，1934年获硕士学位，随即赴美国 Minnesota 大学植物系深造，1939年获博士学位后，遂赴抗战大后方昆明，参加西南联大内汤佩松教授筹建的清华农业研究所植物生理组进行教研工作 7 年，任副教授、教授。抗战胜利后于 1946~1948 年应英国文化协会之邀作为访问学者赴伦敦大学大学学院 Nobel 奖获得者 A. V. Hill 教授的生物物理实验室工作。1948 年秋解放前夕回清华农学院复职，旋即转入解放后新组建的北京农业大学任教授与植物生理教研室主任、研究生院副院长、副校长；1980 年被选为中国科学院学部委员，任常委多年，1996 年以来任学部主席团委员；1982~1992 年任全国政协委员。他主持“植物学报”工作十余年，历任副主编、主编，并两度负责学报的复刊工作；也曾担任《植物生理学报》编委。此外，他曾任中国植物生理学会副理事长，中国植物学会和生物物理学会常务理事。

娄成后青少年时期曾因体弱多病而几度辍学休养，虽中断了常规的学习，但却有机会暂时摆脱了学校教育固定模式的约束而有了充分的自由阅读、自主思考的余地。在他的热心办学的外祖父卢木斋先生的熏陶下，广泛阅读古今中外学术名著，并且逐步建立了对自然科学的浓厚兴趣，这种学习上的广博与思辨上的独立性深刻地影响着他以后的学习与科研、教学生涯。在从南开大学转入清华大学生物系后，师从李继侗教授，攻读植物生理学。李先生在研究工作中善于就地取材与独出心裁地利用简易设备来探讨意义深远的生理问题，以及对诸如生态环境保护、自然资源的合理利用等问题的高度重视，这些均对他有很大启迪与深刻影响。多年来娄成后在确立与坚持植物感应性的科研方向、强

调植物细胞、组织间的整体联系以及热心于倡导与指导逆境生理、节水农业的研究等方面的活动，显然在一定程度上反映了这一影响。

达尔文的进化论与巴甫洛夫的条件反射学说对娄成后学术思想的形成起着重要作用。达尔文的“食虫植物”、“植物运动的本领”等名著使他对植物感应性和植物运动等可与动物界相比拟的生理现象产生了极大的兴趣，他从印度学者 Bose 自行设计灵巧仪器证明敏感植物体内具有动作电波的信息传递基本上遵循动物神经信息传递“有或无”等规律的成果得到启发，形成了探讨植物运动与感应性的决心。他在岭南大学的硕士论文就是“中国的肉食植物”；在美国攻读博士学位时，得到该校 Shevlin Fellowship 的资助，增添物理学为副修。1939 年完成了“含羞草膨压运动及动作电流的研究”的博士论文。1946 ~ 1948 年间他在伦敦 Hill 的神经肌肉实验室里选用长达几厘米的轮藻 (*Nitella* spp) 节间细胞作材料开展了动作电波传递机理的研究。从轮藻细胞间的电阻测定与电波传递上，首次证明了植物细胞间存在着“电偶联”现象，提出了胞间连丝是物质在细胞间传递的有效通道；胞间连丝的存在使组织内各原生质体连成一个整体，电解质与溶质得以在组织内部转移而不致外溢。这项成果是他在植物细胞间交通研究上的第一项重大突破，较动物细胞间电偶联导致的“缝隙连接(gap junction)”的发现领先十年。1955 年在植物学报上发表的有关该项研究的著名论文“植物体内原生质的连续性”，受到国际、国内学术界的高度重视，并被“植物生理学百科全书”第二卷（1976）详细引述。

50 年代中期，北京植物所吴素萱教授在葱、蒜等植物的体细胞中重新发现了核穿壁运动现象。他在与吴教授的合作探讨这一现象中，敏锐地意识到，核物质穿壁现象可能是原生质自身进行细胞间运动在固定切片上的表达。由于他们组织与领导的研究小组有学科间的密切配合与优势互补，针对当时学术界在穿壁现象是真象还是赝象的争议，系统地论证了核物质穿壁运动与细胞间物质分配、运转过程的密切关系。先是在大蒜芽鞘表皮上通过外加电流观察到核物质在细胞间的电泳运动；进而在该组织的活体制片上，借显微电影术，观察与

记录了核与胞质穿壁运动的整个动态过程。这一成果首次揭示与确证了：参与胞间运动的成员不限于核物质，还包括了多种细胞质组分，从而摆脱了早期工作中仅能以核的动态为指标的局限性，并为澄清赝象与真象的争议提供了有力的证据，成为植物细胞间交通研究上的第二项突破。英国剑桥大学出版社出版的“韧皮部运输”一书中，Canny 教授曾将核物质的细胞间穿壁转移誉之为生物学上的重大发现。

十年动乱期间，研究工作被迫中断，人员散失各处。即使是这种困难条件仍未动摇他沿着既定学术方向继续探索的信心与决心。所以他在与原小组成员通信中，学术性问题依然是商讨的主题，并鼓励大家尽可能地利用有限的条件，保存与搜集资料，继续努力。70 年代后期，全国科学大会后，在他的主持下，“植物细胞间信息传递和物质运输”的研究得以开展，首先在上海植物生理研究所、随后在复校后的北京农业大学，分别组建了实验室，恢复了专业队伍、从而使研究工作步入了系统、全面、深入探讨的新阶段。80 年代以来，原生质胞间运动的研究在新老器官更迭、哺育与新生组织间的营养供求等方面开展了系统的实验。他们在与蒜苔贮藏、小麦胚胎发育有关的问题上取得了一系列新成果，从而提出了大分子物质的细胞间迁移是植物生长发育过程中细胞内含物再分配与再利用的一种方式。此外，他们还曾与复旦大学生物系病毒组同仁协作显示外源的病毒等大分子是通过胞间连丝在寄主中转移的。胞间连丝作为大分子胞间转移的通道，会因发育时期与外界影响而经历明显的结构修饰，表现为可控、封闭、开放三种状态，借此而实现对细胞间交通的调控。这一有关植物体内有机物运输的新见解进一步发展了物质运输的理论，有关研究成果曾分别于 1980 年和 1982 年获农业部科技成果一等奖和国家自然科学成果二等奖。

近十余年来，在娄成后教授的领导下，陆续建立了电子显微镜术、显微电视录像术、胞内微型电极记录、分子探针荧光标记物的胞内注射等技术。这些技术的应用不断充实与丰富了细胞间交通的研究内容，得以深入探讨细胞间相

互沟通的内部变化，及其在协调植物整体活动中的作用。如在刺激感受与信息传递方面发现许多普通植物在适当条件下也会出现电波的传递，表明植物普遍地具有潜在敏感性。许多普通植物在逆境锻炼后可以出现电波的传递和自发的电波震荡。这些电波的传递会唤起植物周身对逆境的反应，从而在植物适应环境变化上发挥作用。

在细胞间原生质运动方面也获得新的进展，如对小麦胚胎发育中大分子物质胞间转移的观察、小麦胚乳活组织中原生质胞间运动的揭示与电视录像。细胞骨架与细胞运动关系的验证，进一步阐明了原生质各组分可以靠运动蛋白（肌动球蛋白），借 ATP 供应的能量，通过开放的胞间连丝通道来推动自身的胞间迁移。在 1988 年 *Ann Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol* 和 1993 年 *New Phytologist* 的有关论著中先后对原生质组分胞间迁移的发现与成果作了详尽的引述。

经过和有关专家协作以及长期进行的生理、生化、细胞、分子生物学的系统研究，他得悉细胞内、细胞间和器官的多种运动中，都有原生质内收缩性蛋白的参与。最近他在探讨丝瓜卷须的向触性快速运动时发现：感受刺激是在尖端的腹侧，而发生反应却在下段，乃是由局部电流与化学递质（乙酰胆碱）转移共同来启动的。快速弯曲是由腹侧系列细胞的原生质依次收缩来体现的全过程，支持了“神经—肌肉机制”也广泛存在于植物界的设想。

娄成后教授在专心致志于基础性研究的同时还十分重视农业生产实践，并为之付出了极大的精力，不断争取将自己的基础性研究与重大生产问题相结合。从植物感应性着手，早在 1944 年前后他就已注意对 2, 4-D 生理作用的探讨和水稻种植中杀除杂草的试验。解放后，他才能将之付诸田间实施，用之诱导番茄无籽果实，防止白菜脱帮，并为后来一度承担的蔬菜储藏保鲜研究打下基础。从 50 年代初到文革止，他在华北水稻农场推广化学除草的土壤处理与飞机喷洒，参加试制新型除草剂在粮、棉田的推广应用，几度主持全国化学除草会议与会刊，并两度获国家奖。文革后，他受稻田化学除草免中耕的启发，

参考国外的先进经验，发掘我国的旧有措施，撰写了《现代农业的免耕法》一书，经与栽培、农机人员的长期合作，共同制定了“北方大田生产残茬覆盖减耕技术”，并主编了《我国北方旱区农业现代化》一书，为我国农业的节水、护土、省工和增收寻找新途径作出了贡献。

此外，他在 50 多年的教学生涯中先后培养了大批专业大学生与研究生。他们遍布我国有关生物和农业的科研、教学与生产单位，很多已成为业务骨干和学术带头人。

娄成后教授思路开阔、思维敏捷、善于辩证分析与归纳综合；在实验工作中他强调取材要适合国情、针对问题、就地选择；围绕“植物细胞间信息传递与物质运输”这一主题，他先后选定与建立了多个和多种多样的模式植物和实验模型：从含羞草等敏感植物发展到具有潜在兴奋性的多种普通植物，用之探讨电波传递的机理；从蒜苔在贮藏中顶端形成珠蒜所需物质完全来自彻底萎缩的苔干，成为追究原生质胞间运动在细胞内含物再分配中的好材料；以及从小麦胚胎发育胚珠内各层组织依次由外向内、随生随逝，正好用来显示胚胎初期发育所需的原生质组分来自外围层层哺育组织的相继更替。他善于从复杂的现象与实验结果中归纳出具有重大与深远意义的论点和根本问题，并据此引导工作的进一步深入。这种善于归纳与表达的才能也反映在他条理清晰、论点明确、词句生动、深入浅出的学术报告中。很多人异口同声地说，“娄先生所作的学术报告记录下来就是一篇现成的论文”。

娄成后教授在工作中还善于用人之长，能启发与调动工作人员的积极性；组织各方面的人才，将力量集中于解决研究工作中的中心问题。1992 年，他虽已逾耄耋之年，仍挂帅出任国家攀登计划项目“主要农作物高产、高效、抗逆生理研究”的首席科学家，率领、组织一批有关专家承担这项重任。各组在共同攻关的“干旱胁迫下根系与根冠间的相互关系”的课题中，再次证实他早期的发现：植物在水分充足的条件下，根系受到干旱等逆境的胁迫时，可发出化学信号促使叶片气孔关闭。尽管娄成后教授年事渐高，但他仍不辞辛苦，继

续积极参与“九五”攀登计划与“973”计划有关项目的立项与实施。不仅担任了项目的顾问，还亲自带领一批中青年学者对信息传递与物质运输的专题开展更深入的探索。晚辈们至今还经常在大楼实验室里见到他的身影、聆听他对实验结果和学术问题的精辟分析与创新见解。尤其是近几年来，对植物运动现象中乙酰胆碱作为神经递质的作用以及类似神经—肌肉机制在高等植物中的存在及其在信息传递中作用的研究，更取得了重要进展，多篇学术论文为国内外著名刊物采用，推动了植物感应性这一生物学上重要问题的研究向更高层次发展。我们祝愿与深信，娄成后教授多年倡导与指导的有关方向与课题的研究将继续取得新成果，并对当前开展的国家重点基础研究发展规划项目“作物抗逆性与水分、养分高效利用的生理及分子基础”的顺利完成作出卓有成效的贡献。

（张伟成，王学臣）

目 录

一、胞间联丝与原生质的胞间运动

娄成后. 植物体中原生质的连续性. 植物学报, 1955, 4(3): 183-222.....	1
马骥, 娄成后. 种芽嫁接. 科学通报, 1950, 1(5): 298-301.....	41
娄成后, 吴素萱, 张伟成, 邵莉楣. 大蒜中原生质的细胞间运动与有机物的运输. 植物学报, 1956, 5(4): 345-367.....	45
娄成后, 吴素萱, 张伟成. 高等植物中原生质在细胞间运动的活体观察. 科学通报, 1962, 12: 52-54.....	68
娄成后, 邵莉楣, 段静霞. 高等植物衰老叶片中原生质的撤退现象以及原生质运动 在有机物运输中可能具有的作用. 植物学报, 1973, 15(2): 204-220.....	71
娄成后. 大蒜植株中细胞内含物由衰退叶片向顶端生长部位的循序转移. 北京农业大学学报, 1981, 7(2): 1-16.....	88
张伟成, 严文梅, 陈梓卿, 娄成后. 蒜苔中大分子物质的细胞间迁移及其与细胞 内含物再分配、再利用的关系. 植物学报, 1981, 23(3): 169-178	104
黄承祥, 花宝光, 王学臣, 娄成后, 蔡可. 贮藏蒜苔中细胞内含物由衰退茎组织 向顶端珠蒜的再分配. 北京农业大学学报, 1982, 8(2): 1-14.....	114
花宝光, 黄承祥, 王学臣, 蔡可, 娄成后. 在高度饥馑条件下, 大蒜幼苗发育过 程中细胞内含物由衰老器官向新生部位的转移. 北京农业大学学报, 1983, 9(4): 19-26.....	128
吴小洁, 丁鸣岐, 蔡同润, 张伟成, 娄成后. 类立克次氏体的鉴定及其在系统感 染小麦植株中的胞间转移. 中国科学(B), 1983, 8: 707-715.....	136
张伟成, 严文梅, 娄成后. 蒜苔乳管发育中细胞内与细胞间在结构上的变化. 植物学报, 1983, 25(1): 8-19.....	145
张伟成, 严文梅, 娄成后. 小麦衰退心解体原生质向胚囊的迁移及其对增殖 中反足细胞的哺育. 植物学报, 1984, 26(1): 11-21.....	157
李宪章, 邵莉楣, 殷蔚薏, 娄成后. 利用 DAPI 荧光染料对核穿壁在高等植物中 分布的初步检查. 植物学报, 1985, 27(6): 614-617.....	168
张伟成, 严文梅, 娄成后. 蒜苔拟内皮层的细微结构与生理功能的研究. 植物学报, 1986, 28(1): 20-29.....	172
李宪章, 殷蔚薏, 邵莉楣, 娄成后. 蒜瓣鞘衰老过程中两类表皮细胞间酶活性的 差异. 植物学报, 1986, 28(2): 175-179.....	182
陈梓卿, 娄成后. 洋葱鳞片外表皮细胞中的微管. 植物生理学报, 1986, 12(3): 224-230.....	187
张伟成, 严文梅, 娄成后. 小麦颖果中反足细胞衰退过程的结构变化及其对胚乳 形态建成的作用. 植物学报, 1988, 30(5): 457-464.....	194

邵莉楣, 殷蔚蕙, 李宪章, 娄成后. 蒜瓣在温度调节下解除休眠前后的细胞化学观察. 植物学报, 1989, 31(2): 110-116.....	202
王毅, 娄成后, 杨世杰. 离体蒜苔贮存中薄壁细胞超微结构的变化. 植物学报, 1994, 36(3): 165-172.....	209
C. H. Lou, S. H. Wu, W. C. Chang, L. M. Shao. Intercellular movement of protoplasm as a means of translocation of organic material of garlic. Scientia Sinica, 1956, 6(1): 139-166.....	217
Wu Xiaojie, Wang Mingqi, Cai Tongrun, Lou Chenghou, Zhang Weicheng. Study on translocation of barley stripe mosaic virus within diseased barley plant. Scientia Sinica (Series B), 1983, 26(5): 513-523	245
Zhang Weicheng, Yan Wenmei, Lou Chenghou. Mechanism of intercellular movement of protoplasm in wheat nucellus. Scientia Sinica (Series B), 1985, 28(11): 1175-1187	256
Zhang WC, Yan WM, Lou CH. Intercellular movement of protoplasm <i>in vivo</i> in developing endosperm of wheat caryopses. Protoplasma, 1990, (153): 193-203.....	269
Pan Zhaoming, Lou Chenghou. Immunolocalization of gap junction proteins-like matter at mesophyll protoplasts from <i>Vicia faba</i> . Chinese Science Bulletin, 1996, 41(15): 1284-1290.....	280

二、植物中电化学波的信号传递

娄成后, 邵莉楣, 祝宗岭. 植物体中刺激的电波传递. 北京农业大学学报, 1959, 5(1): 1-9.....	287
薛应龙, 娄成后. 含羞草对感震性刺激的敏感度与传递速度之昼夜变异. 实验生物学报, 1955, 4(2): 95-106.....	296
薛应龙, 娄成后. 小檗雄蕊在感震性运动中的恢复过程. 植物生理学通讯, 1955, (5): 9-11.....	308
任海云, 娄成后. 高等植物共质体区内与区间的电波传递. 植物生理学报, 1993, 19(3): 265-274.....	311
Lou Chenghou, Xue Yinglong. The time course of recovery from the trapping action of <i>Utricularia</i> bladder. Chinese Journal of Experimental Biology, 1950, 3(1): 63-66.....	321
Zhang P, Lou C.H.. Rhythmic excitation in <i>Rorippa Nasturtium-aquaticum</i> . C. R. Acad. Sci. Paris. 1990, (310): 545-549.....	325
Hua Baoguang, Yang Wending, Li Xiuru, Lou Chenghou. "Neuro-muscular" mechanism in rapid coiling of <i>Luffa</i> tendril. Chinese Science Bulletin, 1995, 40(24): 2062-2066.....	330

三、器官间的营养物质运输与信息传递

许旭日, 娄成后. 甘薯叶片气孔运动的正常维持必须有根系的存在. 北京农业大学学报, 1980, (1): 37-45.....	335
---	-----

- 萎成后. 高等植物的命脉—维管系统之谜. 植物生理学通讯, 1992, 28(1): 1-10.....344
 贾文锁, 王学臣, 萎成后. 蚕豆(*Vicia faba* L.)叶肉细胞中ABA的胶体金免疫电镜定位.
 植物生理学报, 1994, 20(4): 380-384.....354
 萎成后. 高等植物中根—冠的相互关系. 生命科学, 1994, 6(5): 1-6.....359
 花宝光, 厉秀如, 杨文定, 萎成后. 外源乙酰胆碱在丝瓜卷须弯曲中起“神经递质”
 的作用. 植物生理学报, 1995, 21(4): 363-372.....365
 萎成后. 高等植物中的电化学波的信使传递. 生物物理学报, 1996, 12(4): 739-745.....375
 冷强, 郭玉海, 王忠义, 萎成后, 花宝光. 检测植物体瞬间长度变化的三种电磁装置.
 生物物理学报, 1997, 13(2): 324-328.....382
 郭金耀, 花宝光, 萎成后. 柳苗对盐激的快速反应. 植物学报, 1997, 39(3): 247-252.....387
 郭金耀, 花宝光, 萎成后. 柳苗中的变异电波传递. 林业科学, 1997, 33(1): 1-8.....393
 萎成后. 高等植物对环境变化的整体反应. 院士论坛, 1999, 21(1): 1-8.....401
 Lou Chenghou. Integrated action in plant irritability.
 Discoveries in plant biology, 1998, 2(12): 317-347.....409
 Yang Wending, Lou Chenghou. Electrochemical wave transmission and rapid cooling
 movement in tendrils of *Luffa*. Science in China (B), 1995, 38(8): 944-953.....440
 Leng Qiang, Hua Baoguang, Guo Yuhai, Lou Chenghou. Regulating role of acetylcholine
 and its antagonists in inward rectified K⁺ channels from guard cell protoplasts of
 Vicia faba. Science in China (C), 2000, 43(2): 217-224450
 Guo-Li Zhu, Xue-Chen Wang, Cheng-Hou Lou. The micro drop recorder; A high
 resolution monitor of the bleeding rate of plant root systems.
 Journal of Experimental Botany, 1986, 37(178):676-684.....458

四、个体行为中的“神经—肌肉机理”

- 郭季芳, 萎成后. 高等植物的维管束及运动器官内三磷酸腺苷酶的分布.
 植物学报, 1966, 14(1): 41-49.....467
 陈梓卿, 张伟成, 萎成后. 洋葱外表皮细胞中的网状结构物.
 植物学报, 1985, 27(3): 246-251.....476
 王恒彬, 王学臣, 萎成后. 乙酰胆碱与蚕豆气孔运动的关系.
 植物学报, 1999, 41(2): 171-175.....482
 王恒彬, 王学臣, 张蜀秋, 萎成后. 烟碱型乙酰胆碱受体参与乙酰胆碱调控的气孔运动.
 中国科学(C辑), 1999, 29(1): 75-80.....487
 王恒彬, 王学臣, 张蜀秋, 萎成后. 乙酰胆碱酯酶在蚕豆保卫细胞中集中分布.
 植物学报, 1999, 41(4): 364-369.....493
 萎成后, 花宝光. 植物信号系统—它在功能整合与适应环境中的作用.
 生命科学, 2000, 12(2): 49-51, 71.....499
 张蜀秋, 萎成后. 气孔蒸腾中保卫细胞原生质的调控作用.
 生命科学, 2000, 12(3): 97-99.....503

花宝光, 冷强, 娄成后. 乙酰胆碱协同剂对蚕豆保卫细胞原生质体内向钾电流的 调节作用. 植物生理学报, 2000, 26(4): 359-362.....	506
黄荣峰, 王学臣, 娄成后. 细胞骨架参与乙酰胆碱诱导的气孔开放. 植物学报, 2000, 42(6): 559-563.....	510
Wang Hengbin, Wang Xuechen, Zhang Shuqiu, Lou Chenghou. Muscarinic acetylcholine receptor is involved in acetylcholine regulating stomatal movement. Chinese Science Bulletin, 2000, 45(3): 250-252.....	515
Guo Yuhai, Hua Baoguang, Yu Fengyi, Leng Qiang, Lou Chenghou. The effects of microfilament and microtubule inhibitors and periodic electrical impulses on phloem transport in pea seedling. Chinese Science Bulletin, 1998, 43(4): 312-315.....	518
Rong Feng Huang, Xue Chen Wang, Cheng Hou Lou. Cytoskeletal inhibitors suppress the stomatal opening of <i>Vicia faba</i> L. induced by fusicoccin and IAA. Plant Science, 2000, 156: 65-71.....	522

五、生长调节剂的生理效应

薛应龙, 阎龙飞, 娄成后. 植物生长调节物 2,4-D 在农业上的应用. 中国农业研究, 1950, 1(2): 49-74	529
娄成后, 阎龙飞, 曾令成, 邵利楣, 孟繁静. 类似生长素药剂对丁延迟植物器官的 脱落及相关的生理效应. 植物学报, 1954, 3(2): 167-183.....	556
Hsueh Y. L., C. H. Lou. Effects of 2,4-D on seed germination and respiration. Science, 1947, 105(3): 2724-2726.....	573
Chin-Hsu Liu, Cheng-Hou Lou. Fluorescein-induced parthenocarpy. Nature, 1945, 155: 23.....	576
C. H. Lou, L. F. Yen, Y. L. Hsueh. The mechanism of 2, 4-D action, I. 2,4-D seed treatment and its effects on subsequent growth of germinating seeds. Chinese Journal of Experimental Biology, 1950, 3(1): 41-55.....	577

六、附件

I. 光盘版目录 (农业应用部分)	592
II. 文章及专著目录 (按发表时间排列)	594

植物体中原生質的連續性^{**}

婁成後

(北京農業大學植物生理教研組，中國科學院植物生理研究所)

一、緒論

米丘林與巴甫洛夫的生物與其環境統一的學說向植物學者提出一個很重要而迫切的課題：即是植物如何作為一個整體來適應改變着的環境之問題^[1,2]。我們知道，在植物進化由簡到繁的階梯上，組織與器官間的分工愈細，它們之間的密切合作與協調共濟也就愈益重要。高等植物必需把體內各部進行的各種新陳代謝綜合起來成為統一的整體才能適應外界環境的變幻多端。更具體點說，就是由各自封閉在胞壁裏的無數細胞所構成的植物軀體中，必需能夠維持各器官間功能上的相互關照與制約，以及對外來刺激的感受、傳遞、及反應；必需能夠進行已經製成的食物之運輸，以及吸收進來的礦質之分佈等等。企圖解決植物整體性中的這些問題就是想把植物中陸續而零散地觀察到的生理現象綜合起來，了解其中錯綜複雜的關係，藉之可以更好地控制植物的營養、生長、與發育。

在多細胞植物的解剖學上，從 Горожанин(1871)、Tang(1879)等發現植物細胞間有原生質連絡絲的存在以後，將近 80 年來，不斷地有許多人在這方面進行研究^[3,4]。一般說，在植物的許多部分，這種原生質的連絡不用顯微技術上特別擴大的處理與染色，很難使之在顯微鏡下顯現出來，因而中間有一個時期對之發生懷疑，認為它是染色的假象；然而現在都已很普遍地認為在植物界所有的門類中，植物的各部分（根、莖、葉……等），活細胞間都被纖細的原生質連絡絲，Strasburger 稱之為胞間連絲的，給串連在一起。因此植物的原生質時常是處於藕斷絲連，斷中有續的狀態，而

* 1955 年 7 月 1 日收到

** 本文曾在 1949 年 7 月 4 日北京生物科學暑期討論會中報告過。文中電學記錄係著者在 1946—1948 年客居倫敦大學，大學學院，生物物理研究組時進行研究的一部分。著者對 Prof. A. V. Hill 及其同人在他們研究神經肌肉的試驗室中，供給著者各種設備與方便來進行植物感應性與整體性的研究表示感謝。文中的解剖學部分曾就與著者同志跑腹穿孔的發現以及最近與之合作研究的結果略加補充。

就這樣把植物的生活物質連結成爲一個整體，有人稱之爲共質體（Symplast）。但 Meuse^[42]在他對胞間連絲的綜論中，却提到胞間連絲“絕不是大得使原生質真正地溶合起來或使原生質的含物移動過去”。

雖然在解剖學的憑據是如此，這種原生質的連續性在植物執行各部位間的協調與物質的交換上，究竟起了那些作用，現在還缺乏直接的證明^[42]，大都是憑着形式作些內容的揣測。

我們都知道 Münch 的溶質集體流動學說的根基之一就是植物共質體的特性。但是由於他認爲溶質的流動僅機械地憑藉在運輸途徑上膨脹的陡度，而這種說法與許多生理上複雜的現象不符，已漸次不爲人所接受^[43]。Haberlandt^[13]在他的鉅著中把原生質連結認爲是多細胞植物中，擔任傳遞刺激的重要結構，他的說法也僅靠些解剖學上的觀察。Lundegårdh^[40,41]在研究根部吸收與運輸礦質的機構時，認爲無需有胞間連絲的參與，Lund^[45,50]等人在研究洋蔥根等植物的穩恒電位與施加電流的分佈時，完全沒有考慮到胞間連絲對電解質與電流在植物中分佈的影響。這些例証足以說明原生質連續性在高等植物生活上的功用還不清楚，甚至沒受到应有的注意。

但是，另一方面，在真菌這類低等植物裏，情形却要好得多。Buller^[21]在他的鉅著裏用許多真菌的活體觀察來證明真菌中的食料在旦夕間可以迅速而有效地集中在孢子囊裏是靠着菌絲的原生質通過細胞連結向生殖體大量流動的結果。這種原生質的“自動”遷移可以進行得相當徹底直到菌絲的食物將近流空爲止。Buller 在其中（原書 125 頁）也曾建議過高等植物的篩管，既然有原生質的密切連結，其中的迅速傳導是否也採用類似的方式。但是迄今爲止，在個別年輕的篩管中可以看到內部的環流，却從沒有人看到過原生質在篩管間的移動。最近吳素萱^[4,5]與鄭國樞^[6]分別在葱蒜等鱗片和幼嫩葉子的葉鞘部分以及在百合花粉囊中生殖細胞的形成期中，觀察到胞核或核物質有大量穿過原生質的連結所在向隣近細胞移動的現象，確是非常值得注意。以前雖然有些人如 Linsbauer^[12]等在植物中觀察到類似的情形，但却認爲這是偶然由於不良條件所引起的不正常現象（Смирнова）^[10]，而不是像吳素萱等最近工作的證明乃是正在發展着的組織中相當普遍而與正常生長有關的活動。

二、原生質連續性密切程度隨組織的功能與其生理狀態而定

細胞間原生質的連結，雖然在各種植物與植物的各部位中普遍地存在着，然而各組織中連結的密切程度却有很大的差異，主要地隨該組織所執行的機能與其生理狀

態而定。有些時植物的結構為執行机能的需要，可以形成全無隔斷的乳液管或樹脂管与導管；有些時可以使細胞間完全斬斷了一切联系；如番茄等成熟果实中的果肉細胞，成熟的配子、孢子、花粉粒等等。然而这些分離開的細胞在形成的過程中，原生質的連絡仍然是存在的。

即使在原生質連絡經常存在的組織中，連絡的密切程度也可以有很大的差異。隨着生理狀態的改變，有時疏遠，有時密切；連絡可以臨時中斷，又可以重新恢復。根據 Генкель 与 Окнина^[9,11] 近年來的工作，已經知道，高等植物在休眠時，細胞間的通路可以完全斬斷，每個細胞各自縮成一团、潛伏不動。等到走出休眠時，這些連絡才又逐漸恢復。這種原生質連絡程度上有規則的變動已經可以用來作植物休眠狀態的指標（Коломенци^[11]）。植物組織在質壁分離時，胞間連線有被拉斷的痕跡。Buller^[2] 觀察到真菌菌絲中一個細胞受到破壞後，隣接細胞的原生質退縮回去、同時長出塞子來把連絡的壁孔堵起；而在另一些場合下，又可以看到菌絲中已經被隔斷連絡的細胞重新建立起原生質的構樣來。在嫁接中，砧木與接穗間，至少在維管束的部分，勢必要先建立起原生質的連絡來才能成活。

植物組織中原生質的連絡隨其生長時期也有差異。在胚胎期的分生組織裏，原生質的連絡可以非常密切。從吳素萱^[4] 在葱蒜等幼嫩鱗片上發現胞核物質大量鑽孔的現象後，最近的觀察更明白地顯示出在同樣材料的幼嫩組織中，原生質連絡的密切程度遠超過我們以往的估計。大蒜在打破休眠以後新葉片在急劇生長時，蒜瓣中細胞核與原生質沿胞間連絡孔的移動極其頻繁。這時撕下表皮的製片中，偶而有底下一層胞壁被撕脫掉的，這層光学上的障礙被除去以後，原生質與胞核在胞間大量地穿過壁孔與密切地連絡，無需用特殊的顯微濃大處理，就很清楚的暴露出來（圖1）連絡的密切已不是“隔斷絲連”這樣疏稀與靜止的狀態所能形容的了。生活物質在葱蒜的幼嫩鱗片的組織內細胞壁的孔道中大量移動恐怕是在胚胎細胞中接受了外來的食料，使得生活物質能够大量形成與集中的表現。若把蒜瓣放在不利的環境下一些時間，生活物質的形成與集中受到了抑制，或經過強烈的刺激（灼傷）以後，原生質劇烈地收縮，胞核穿孔的情形就大為減少了。葉片細胞通過伸長期到達長成時，胞壁的面積增加得很快，胞間連線却不能相應地追隨上去。胞間連絡比較疏稀，而細胞在機能的關係上也無需像初期那樣密切了。雖然在個別的情況下，成長的細胞可以失去與其他細胞原生質上的連絡，植物中原生質的連續性還應該認為是普遍的，在維持植物的整體性上有其重要的意義。最近 Frey-Wysaling^[5]根據用電子顯微鏡對胞壁的觀察，提出