

階段發育理論和植物的年齡性

Н. И. 沃羅達爾斯基等著

科學出版社

階段發育理論和植物的年齡性

Н. И. 沃羅達爾斯基

П. И. 古帕洛著

Ф. А. 德伏梁金

傅世耀譯

科學出版社

1956年11月

內 容 提 要

近年來蘇聯生物科學界正在開展着有機體個體發育問題的討論。某些參與討論者認為克連啓的年齡週期性學說的某些原理與李森科的階段發育理論是不相符合的，甚至認為它們之間有着本質上的不同，因而產生了相對立的意見。討論的一方認為年齡週期性學說是過時了的學說，指出了其中“生活潛力”、“衰老與復壯的鬥爭”等等是過於抽象的概念；討論的另一方則認為階段發育理論在理解植物個體發育上是有缺陷的，指出這一理論是解釋不了多年生植物的個體發育的。這次討論也涉及到了實踐上許多具體問題。這個集子裏收集了三篇討論文章，從中可以看出討論雙方的爭論意見及爭論焦點。

本書可供對於個體發育問題有興趣的生物科學工作者、農業工作者與大專學校教師參考。

階段發育理論和植物的年齡性

ТЕОРИЯ СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ И
ВОЗРАСТНОСТЬ РАСТЕНИЙ

原著者	【蘇聯】沃羅達爾斯基等 (Н.И. Вордарский и др.)		
翻譯者	傅	世	耀
出版者	科	學	出 版 社
	北京朝陽門大街117號 北京市書刊出版業營業許可証出字第061號		
印刷者	北	京	新 華 印 刷 廠
總經售	新	華	書 店

1956年11月第一版	套號：0577 印張：2 2/5
1956年11月第一次印刷	開本：787×1092 1/25
(京) 0001—6,149	字數：46,000

定價：10,0.36 元

目 錄

階段發育理論和植物的年齡性	Н. И. 沃羅達爾斯基 (1)
植物個體發育理論進一步發展的途徑	П. И. 古帕洛 (23)
維護米丘林的個體發育理論	Ф. А. 德伏梁金 (39)

階段發育理論和植物的年齡性

Н. И. 沃羅達爾斯基

一.

在階段發育理論出現以前植物的個體發育曾經被看作是一個單純年齡變化的過程，這種年齡變化是代表着質上相同的有機體量的增長。根據這些概念來看，枝條的某些個別部分在質上意義是相同的，而僅僅是由於它們發生的日期不同，生理上的年齡（年齡性）各異而已。大多數研究者當時沒有發現生長與發育之間質上的差異，而從自生論的立場來研究個體發育。這些簡單的概念反映在那時的植物學和植物生理學的教科書中。甚至在較好的教科書中有些專門的章節來講解生長，但在這些章節中關於發育幾乎一字不提，而那種應認為是發育的現象（結實的特性）却把它歸之於生長現象（伊萬諾夫斯基，1924；科斯蒂契夫，1933）。

機械論的植物個體發育的概念是向兩個主要的方向發展起來的。

一個方向是薩克斯（Sachs, 1882）奠基的，他發表了植物有機體發育中激素作用的觀念，後來這一個方向便在摩爾根、孟德爾反動思想的直接影響下發展起來了，認為外界因素僅在量上影響植物有機體的形成，加強或者削弱、加速或者延緩形成過程。器官形成的物質（激素）被認為是發育的內在因素。器官形成的過程不看作是在具體的外界環境條件下由於遺傳基礎的發育而在植物體內所發生的質變和量變的結果，不看作是一定的新陳代謝類型的外部表現，而看作是不同的方面生長過程的量變，這些量變是被不依賴於細胞、組織，甚至整個植物的質的狀態，而起着作用的特殊的調節物質所決定

了的。植物轉向結實是以植物體內成花激素的累積來解釋的，隨着植物質量的增加，激素也增加（Thimann, 1941; Чайхян, 1937 及其他人）。在個體發育的激素學說中表現了對植物有機體發育的機械論的觀點。然而，從米丘林生物學的原理看來，首先是從植物的階段發育理論看來，這種學說的毫無根據是十分明顯的（阿瓦江，1948）。

在研究植物個體發育上另一個機械論的方向是克列勃斯（Klebs, 1905）創始的。由於他的當時著名的研究結果，這位生理學家作出了關於個體發育可逆性的形而上學的結論。此外，克列勃斯曾經發表了植物體內碳水化合物和氮的含量之間的比例對於植物轉向結實是具有決定意義的假說。這個簡陋的假說的無能為力首先為蘇維埃生理學家（波洛金娜（Бородина）1931；耶列明科（Еременко）1936）在實驗上證明了。雖然克列勃斯的觀點完全不符合於關於植物個體發育的現代的知識水平，但是許多資產階級的科學家們却仍然堅持這些觀點。這就是資產階級科學停滯不進的明顯標誌之一（參考：例如，Purvis and Gregory, 1945）。

1928—1932 年李森科在植物個體發育的研究上揭開了新的一頁。

階段發育理論已經研究出來了，大家知道，這個理論是只適合於一年生顯花植物的。但是階段性的原理很快地就被其他研究家們運用於微生物（Калина, 1953；Муромцев, 1953），多年生植物（Сергеев, 1950）的發育方面去了。這就把階段發育理論提高到個體發育的普通生物學理論的水平了。

二.

現今還存在着一種植物個體發育的學說，這一學說的作者認為它具有普通生物學的意義。這就是植物週期衰老和復壯的學說，或者，簡稱為年齡週期性學說。這一學說現在還在一部分植物學家，植物生理學家和植物栽培學家之中相當地流行着。但是，在我們看來，

這種學說的基礎其實是以植物的個體發育為有機體數量上的年齡變化的觀念為出發點的，就是說這種學說繼承了那些為 Ю. 薩克斯和 Г. 克列勃斯機械論觀點的追隨者熱心所發展起來的，而為米丘林生物學所摒棄，認為是不正確的觀點體系。

現在我們來批判地研究年齡週期性學說的基本原理。

這一學說的作者 Н. П. 克連啓 (Кренке, 1940) 認為，衰老與復壯之間的鬥爭乃是植物有機體個體發育中的基本動力。同時他是根據自然界必須看作是“……不斷運動、不斷變化的狀態，不斷革新、不斷發展的狀態，其中始終有某種東西在產生着和發展着，始終都有某種東西在破壞着和衰頹着¹⁾。……”這一著名的唯物辯證法的原理為出發點。

但是 Н. П. 克連啓 (Кренке) 沒有考慮到，這一個唯物辯證法的普遍規律僅僅決定着研究和解釋我們周圍現象的態度和方法，它使我們能正確地揭發任何現象的本質，揭發現象的物質動力，但卻沒有揭發具體現象的真正本質。可以說，衰老與復壯的鬥爭是植物個體發育的基礎——這並沒有說明揭發植物有機體發育的根本動力。

根據 Ф. 恩格斯所下的著名的經典的生命定義所得出結論是：生活物質最重要的，特殊的特性是在於新陳代謝，也即就是對於活的有機體而言，是作為經常發展泉源的關於舊的與新的，衰亡着的與發生着的鬥爭這一辯證法普遍規律的具體反映。

階段發育理論把新陳代謝作為植物有機體發育的基礎，這種理論深入地揭發了個體發育的一般規律性，揭發了植物與環境之間的相互關係，個體發育與系統發育之間的相互關係。

年齡週期性學說把植物發育的過程看作是衰老與復壯之間的相互關係，這種學說並沒有包括一般地具體的內容，因此不能揭發作為物質存在的特殊形式的有機體發育中的基本矛盾，這種學說沒有講述到決定着正常的個體發育過程的深刻的質的過程，它只講述到個

1) “聯共(布)黨史簡明教程” 101 頁(中譯本參閱人民出版社 1955 年版, 138 頁)。

體發育表面的數量上的規律性（這種學說所未考慮到的新陳代謝同樣是個體發育的基礎）。

當然，在有生命活動的有機體中是具有生理上的年齡過程的，要知道新陳代謝過程的本身就是以新的發生和舊的破壞，同化作用和異化作用為前提的。

植物個別器官、組織和細胞的年齡差異的研究對於愈益深入瞭解植物有機體，對於解決植物栽培的許多實踐問題是很重要的。這種研究能够更好地幫助瞭解這樣的一些過程：比如水分的進入植物體細胞（馬克西莫夫和華西里耶娃，1948），喬木和灌木樹種插條的根部形成（Правдин, 1944; Турецкая, 1953），木材的“成熟”，煙草葉子的“成熟”（Смирнов, 1933）及其他。但是把植物有機體中所有的過程僅歸結為量變，限定圍繞這些變化去研究——這就是說與深入瞭解個體發育的根本過程背道而馳。

階段發育理論承認植物體內生理上的年齡變化之存在，同時指出植物體內有另一種的質的變化，即存在着對於完成植物個體發育正常的週期具有決定意義的階段性變異。同時我們擁有許許多多的實例來說明剛才講到過的植物有機體年齡的變化只有在發育階段的基礎上才可能充分深入理解（Лысенко, 1952; Добрунов, 1946; Коновалов и Попова, 1941; Лейсле, 1951; Анищенко и Володарский, 1950 和許多其他的作者）。

“復壯”這個術語引起了嚴重的異議。關於這一個問題根據 Н. П. 克連啓一切表示過的意見來看可以得出結論，“復壯”的過程在有機體恢復它最初的狀態方面經常起着作用，但是沒有完全的恢復，因為衰老過程歸根到底要比復壯過程佔優勢。

年齡週期性學說關於植物早發生的部分對生長圓錐體細胞發生衰老影響的原理現在可能是而且事實上是關於枝條上生長圓錐體“永遠年青的分生組織”這一概念的理論基礎（Брейкин, 1940）。然而已證明了，植物個體發育中枝條上生長圓錐體的細胞發生着不可逆的階段性變異。

植物重新形成的幼嫩部分能够影響它較老的部分變“年青”起來的原理同樣是不正確的。經常摘除枝條上重新長出的葉子既不會伴隨着發生枝條上留下的葉子更迅速的衰亡，也不會伴隨着發生植株更迅速的孕蕾，而根據年齡週期性學說，在利用這樣處理的時候就必然地會發生上述的情形（參考表 3 和 5）。

由於灌溉和追肥的結果植物生理機能的加強不應當看作是有機體比較的復壯，其衰老或發育的延緩，而應看作是植物生活力的提高。視在個體發育的那一個階段上給予灌溉或追肥為轉移，與此相應，個體發育也可以早些或晚些完成，植物早些或晚些死亡（огомрет）。

三.

所有作者曾經給年齡週期性學說以批判性的分析，他們公正地認為“生活潛力”這一概念是這個學說最薄弱的地方（道布魯諾夫（Добрунов），1951；阿甫欽尼科夫（Овчинников），1952；卡查梁（Казарян），1952；柯斯特留科娃（Кострюкова）和杜列采卡婭（Турецкая），1952）。

年齡週期性學說把衰老認為是原有的生活潛力的消耗，這種原來的生活潛力代表着有機體的正常的平均壽命，這種壽命是在進化上所形成的一個特徵（參考本文第二項），原來的生活潛力不是均勻地消耗的，而是週期地消耗的，因此植物的一切特徵（形態學的、解剖學的和生理學的）在下部常常表現得不清楚，往後在枝條中部便加強起來，達到最高限度，接近植物頂端又重新減弱。因此，尤其是根據 Н. П. 克連啓的觀察，從主枝中部發生的枝梢永遠是最強壯的。

在這些體系中生活潛力作為某種“生命力”出現着，這種生命力能够預先決定植物的特性和特徵發育的過程，並且在其基礎上生命力是與外界環境條件無關的。

與這些概念不同，階段發育理論認為是階段而不是“生活潛力”才是形成植物每一特徵和特性的基礎，植物的特性是在其外界環境

條件下並且有自己的作用因素時形成的。可見，任何特徵或者特性出現的可能性決定於某一個或某幾個階段發育的通過，而實際上的出現和某一特徵形成的性質都決定於適合的外界環境條件的存在，決定於植物組織的質上的狀態，在這些基礎上某種特徵才可以形成。

由於階段變異局限在嫩枝生長點中以及它們在時間上和空間上的長短不同，因此枝條的組織按其長度上的地位不同在階段上是異質性的。當然，從主枝基部未春化的組織所發生的側枝比之與從主枝上部差不多已完全通過了光照階段的組織所發生的枝條，在質上是有所不同的，它爲了自己正常的發育要求另一些條件。同時下部枝條當然比頂端的枝條更強壯。

驟然看來各種植物側枝發育特性的研究好像是有利於年齡週期性的學說。

例如，在我們的試驗中（Володарский, 1951）已經證明了，煙草側枝的長度和重量在生長末期一次計算時，由植株基部到頂端按照“單峯的年齡曲線”變化着（圖1）。但是這種計算並不能給予各層側枝發育強度的正確概念，因為這些枝條的生長是在不同的時間

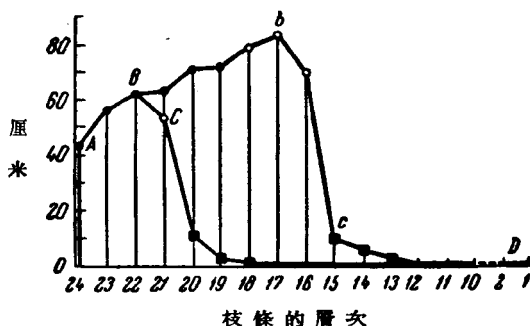


圖1 在一次計算的情況下煙草各層側枝長度的變化

ABCD——8月29日枝條長度的曲線；

AbcD——9月18日枝條長度的曲線。

（黑圓點表示已形成了的枝條，白圓點表示開花的枝條，正方形表示已發動了生長的。）

開始的,枝條是在營養物質供給的不同條件下發育起來的,在計算的時候它們處在不同的發育階段上。

為了保證試驗中所有被計算的腋芽的同時萌發,並且充分供給它們營養物質,必須在一株植株上僅保留一個所需要層次上的腋芽,而將其餘的打掉,或者在計算的幼芽之上打掉主枝,然後在它們之間比較已完全形成的枝條。在這樣計算時,就可完全明白的看出:側枝的發育強度(МОЩНОСТЬ)並不決定於“生活潛力之存在”,而決定於組織的階段狀態,從植株基部到頂端經常減小(表1)。

表1 煙草在植株上留下一個枝條的情況下,各層側枝發育的特徵
(主枝在出現第28個葉子時折去)

側枝層次*	枝條長度(厘米)	枝條上葉子數	開始孕蕾前天數
第5層	83.5	31	36
第10層	57.3	22	23
第15層	60.3	22	21
第20層	45.8	18	17
第25層	38.2	14	12

*從植株基部到頂端側枝的號數。

根據我們的觀察,母株的年齡也並沒有嚴重影響到腋芽形成的特點(表2)。在這一個試驗裏第一個和所有其餘的處理之間在顯蕾期和第五個枝條的長度上的顯著差異並不是決定於植物的年齡,而首先決定於第二、第三和第四個處理的枝條與第一個處理的枝條不同,它們是在較高的溫度下發育起來的,所以都迅速地通過了春化階段。

在某些情況下母株的年齡自然能有一定的意義。例如,由於新的葉子迅速的增長最下部腋芽在很少供給它們營養物質的情況下能夠形成。如果在這些幼芽之上還在它們形成的時期將主枝打掉,以此來改善幼芽的營養,那麼便能形成正常的幼芽,這些幼芽就為正常的枝條打下了基礎(圖2);如果晚一些打掉主枝,那麼由這些幼芽中通常會發育出不正常的枝條(圖3)。

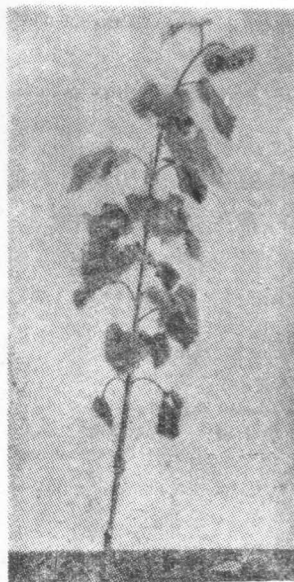


圖2 向日葵由第一個真葉的腋芽所發育出來的側枝

在有4個葉子的時期在第一對真葉之上摘掉了主枝，箭頭表示側枝從主枝發出來的地方。

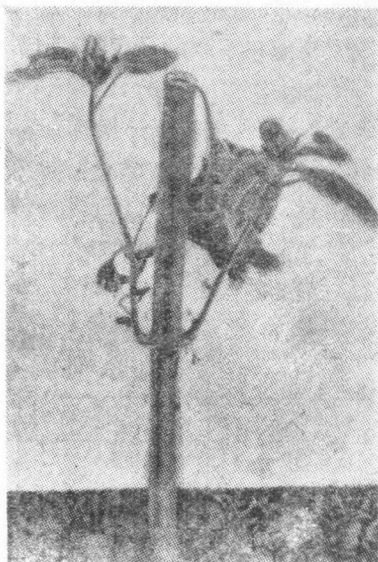


圖3 向日葵由第二對真葉的腋芽所發育出來的側枝

在開花初期第8個葉子以上摘掉主枝，在第一對真葉以上在這一時期摘掉主枝的情況下，這些葉子的腋芽都沒有發育起來。

由這樣的腋芽長出來的枝條常常得不到正常的發育，這種腋芽發動生長是在幼芽連接主莖的那一部分完全形成了，已經木質化了，而且失去了形成層活動的能力之後。

年齡週期性學說認為，葉腋間的枝條在其發育開始時在它們發生 (отхождения) 部分成熟性方面會變“年青”起來，這一點反映在這些枝條適當的年齡特徵上 (參考提綱 15 和 22)。然而下面簡單的試驗證明並不是這樣，煙草幼苗 (品種 Самсун 27) 一些植株在 10 張葉子的時期在第 6 個葉子以上進行摘心 (декапитирован)，而另一些植株則在第 9 個葉子以上進行摘心，此後兩個處理中從第 6 個葉腋間生出的側枝都長長了。如果第 7 第 8 和第 9 層生長着的葉

子留在側枝之上的話，那麼下部第 6 個側枝便得到了“復壯”的特徵；如果第 6 個葉子的腋芽是處在頂芽的條件下，那麼第 6 個側枝便觀察不到任何“復壯”的特徵（圖 4）。

上述的許多例子（例子還可以大大增多）明顯地證明：所有這些“偏差”主要決定於腋芽和枝條的營養條件，而不決定於“現有的生活潛力”的大小。

葉子面積及其形狀沿着枝條的長度發生規律性變化也是與階段過程和葉子營養特徵相聯系的。

表 2 煙草側枝*的發育決定於主枝摘心（декапитация）時期

處理	主 枝 摘 心 時 期	側枝長度 (厘米)	枝上葉數	孕蕾前天數
第 5 個 側 枝				
1	幼苗生長期……………6/VI	101.0	28	43
2	第 13 個葉子出現時 ……28/VI	76.0	30	33
3	第 18 個葉子出現時 ……28/VI	73.2	30	30
4	第 23 個葉子出現時…………3/VII	83.5	31	36
第 10 個 側 枝				
5	第 13 個葉子出現時 ……28/VI	63.4	23	27
6	第 18 個葉子出現時 ……28/VI	58.0	21	27
7	第 23 個葉子出現時…………3/VII	57.3	22	23

* 煙草側枝通常在摘除主枝的頂端後發動生長。

營養條件和不同層次葉子之間的相依關係在枝條基部至中部的葉子面積和形狀的變異方面起着重大的作用，下層葉子在上面形成的葉子的影響下通常感到營養不足，所以過早地停止生長和衰亡。如果利用摘掉上部葉子的方法來改善這些葉子的營養條件，那麼葉子便首先增大面積，能較久地保持生命活動及其他（表 3 和圖 5）。

枝條基部至中部葉子形狀的變異比之葉子的面積（圖 6）乃是一個較穩定的特徵，顯然這種變異是決定於組織的階段上的異質性的。同時若干最下部葉子形狀發生規律性的變異不決定於植物是否通過

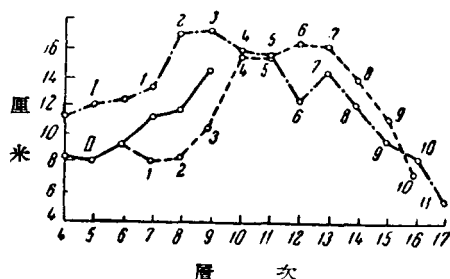


圖 4 在不同形成條件下煙草幼苗各層側枝的葉子其長度的變化

試驗的第一處理(I)和第二處理(II)。

連續曲線表示主枝葉子長度的變化，
斷續曲線表示側枝葉子長度的變化。橫
坐標軸表示主枝葉子的層次，曲線表示側
枝葉子的層次。

了春化階段。這一點就使我們發生一種想法：植物有一個比春化階段更早的階段，顯然這一階段包括了形成胚的最初時期在內。刊物上曾經發表過類似的推論 (Сапегн, 1938, 及其他人)，但是還沒有得到實驗上的證實。

由枝條中部至頂端葉子面積的縮小及其形狀的變異是緊密地與階段性變異相聯系着的 (圖 7 和 8; 同時參考 Зайцева, 1939, 1940; Добрунов, 1946)。

我們知道，在所有上述的情況下，“生活潛力”，器官的“年齡”及年齡週期性學說所提出的其他個體發育的“動力”在任何場合下都

表 3 煙草摘除上部葉子對下部葉子特徵的影響 (第 6 個葉子)

試 驗 處 理	葉子面積 (平方厘米)	葉部組織 的 厚 度 (厘米)	葉部組織中的 內含物 (克)		葉部寬 度對長 度的比 例
			乾物質	水 分	
1. 植株上葉子全部留下	377	0.340	0.200	0.222	0.594
2. 植株上留下 6 個下部葉子	499	0.408	0.450	0.338	0.722
百 分 比	132.4	120	228	152.3	—

不能夠存在。事實上這裏都說明着發育的物質因素——組織的階段異質性,植物與周圍環境相互作用的條件,植物有機體發育的內在矛盾,新陳代謝。

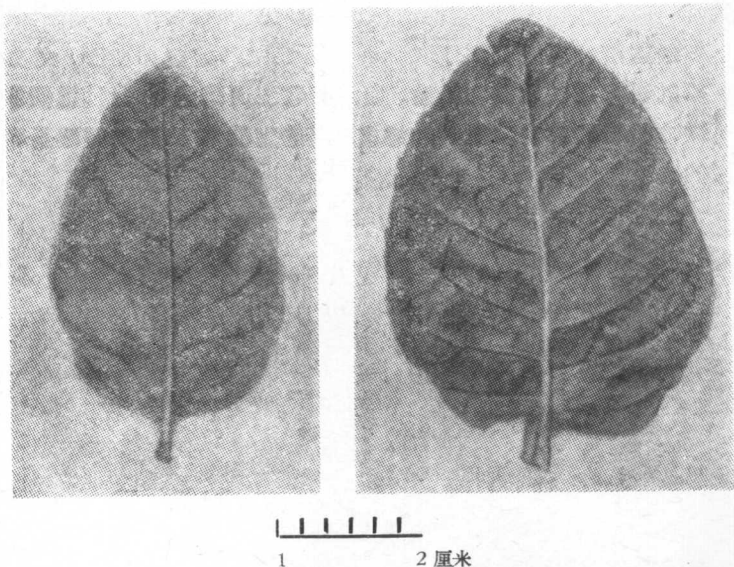


圖5 上層葉子對下面葉子形成的影響

左. 第6層葉子的一般形狀,這種葉子是在缺乏上面所有葉子分佈時形成的;右. 第6層葉子的一般形狀,這種葉子是當植株上全部葉子存在的情況下形成的;葉子在衰亡前夕已經變黃了。

年齡週期性學說不能正確的解答接穗與砧木相互關係的特點問題。嫁接在生活的第二年開着花的二年生植物上的二年生植物於生活的第一年開花的情況,年齡週期性學說解釋為二年生的砧木對年青的接穗的衰老影響,這就是說事實上並不能揭發接穗與砧木相互關係的本質。至於階段發育理論則不僅是詳盡無遺地解釋了為什麼在某些情況下接穗能夠開花,而在另一些情況下則否的原因,而且給予了先期預測嫁接結果的可能性(參閱阿瓦江的研究,1948,1950;

База влук, 1948)。

無疑地,形成植物有機體,形成植物有機體的特徵和特性的所有其他規律從階段發育的立場都可以得到解釋,並不需這些形而上學的和含糊的概念(如“生活潛力”,“年齡上的階段”之類)來解釋。

年齡週期性學說充滿了其他許多不正確的定義和結論,沒有必要詳細的研究這些定義和結論,因為有了上面講過的對付這個學說主要從方法學的立場來批判的態度,這些定義和結論的錯誤是容易揭發的¹⁾。

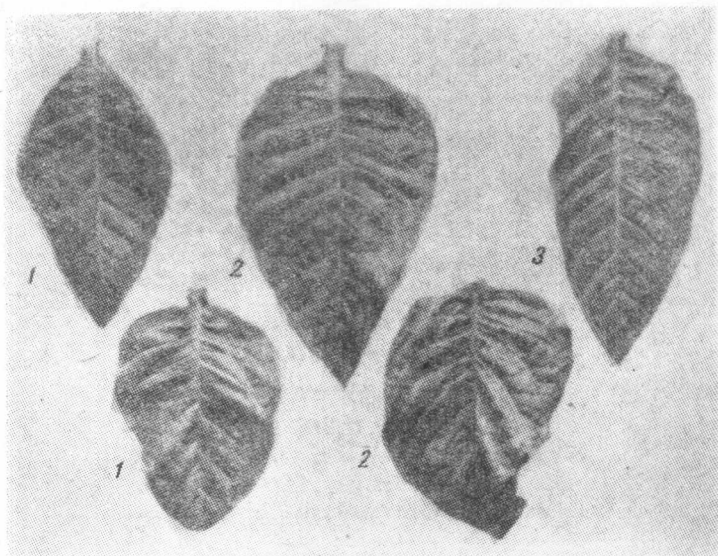


圖 6 在經常摘除一部分葉子的情況下,植株上葉子形狀的變異

上排 第 10 層的葉子: 1. 植株上保留全部葉子; 2. 保留第 1 至第 10 個葉子; 3. 保留第 10 至第 15 個葉子。

下排 第 5 層的葉子: 1. 植株上保留全部葉子; 2. 植株上保留第 1 至第 5 個葉子。

1) 在 Л. Г. 道布魯洛夫 (1951), Б. О. 卡查梁 (1952), А. С. 克魯施林和 З. М. 詩微德斯卡婭 (1950), Н. Н. 阿甫欽尼科夫 (1952) 及其他人的著作中可以找到在年齡週期性學說方面我們所未涉及的批判性的說明。

四。

Н. П. 克連啓 (1940) 認為, “年齡週期性學說主要包括那些作為各個階段的準備與基礎的發育程序; 而階段發育學說則基本上包括了那些完成了先行各段落而且影響後來各段落的階段。”

Н. П. 克連啓在其他地方寫道: “如果把發育的階段性當作‘飛躍’, 當作發育中‘漸進過程的中斷’。那麼就會得到, 發育作為對立



圖7 煙草通過了光照階段的植株 (左邊植株: 花蕾在出現之初被打去, 頂端葉子停止了生長) 和未通過光照階段的植株 (右邊植株: 沒有孕蕾, 頂端葉子還在生長着); 從基部到頂端的枝條上葉子面積和形狀的變異。