

植物免疫生理學

蘇霍魯柯夫著

科學出版社出版

植物免疫生理學

K. T. 蘇霍魯柯夫著

王 蔭 齡 徐 孝 華 合譯
胡 弼 成

林傳光校

科學出版社出版

1954年12月

內容提要

本書係根據蘇聯科學院出版社出版的蘇霍魯柯夫 (К. Т. Сухоруков) 所著“植物免疫生理學”(Физиология иммунитета растений) 1952 年版譯出。

全書共分八章及一篇結論，其主要內容是敘述植物生理學與植物免疫的關係。

第一章敘述寄生物與植物的相互關係不是一下子建立起來的，共分為四個時期。第二章、第三章敘述物質從組織中透出與發病的關係及寄生物侵入植物的原因。第四章敘述酶的作用與免疫，並以馬鈴薯晚疫病、灰黴菌、黃萎病為例。第五章敘述細胞壞死的原因及其在免疫上的作用。第六章以植物抗銹性及抗癌腫性來說明新陳代謝與抗病性。第七章敘述植物中輔助營養物質，它們與寄生物的關係，在免疫上的作用。第八章敘述自動免疫與被動免疫。此外尚附評論一篇以供讀者參考。

本書主要為從事植物病理學的研究工作及教學工作人員所用的參考書籍。

植物免疫生理學

Физиология иммунитета растений

原著者	К. Т. Сухоруков
翻譯者	王蔭齡 胡毅成 徐孝華
校者	林傳光
出版者	科學出版社 北京東區順兒胡同2號
印刷者	新華印刷廠 北京阜成門外北德士路
發行者	新華書店

(譯)54972

自然: 096

(京)0001—3,730

字數: 133,500

1954年12月第一版

1954年12月第一次印刷

開本: 787×1092 1/25

印張: 8 $\frac{13}{25}$

定價: 道林紙本19,000
報紙本14,000

中 文 版 序

植物免疫學是現代科學發展中的富源之一。它的進步不僅在植物病害防治事業上有超越的重要性，在一般生物學上也將有深長的理論貢獻。在這一領域內，蘇聯的成就早已超出資本主義國家，其發展的速度更不可以道里計。在我國目前所掌握的資料還很貧乏。例如，按照蘇聯教學大綱所規定的高等學校植物保護專業的植物病理學及免疫性學說課程的內容，我們在植物免疫學部分所講授的在分量上在質量上大都相距甚遠。因此在中國植物病理學會教學研究經驗交流委員會中，我們特別感到學習蘇聯文獻的迫切需要。當然植物病理科學研究工作者也普遍有同樣的要求。

蘇霍魯柯夫所著“植物免疫生理學”的出版不久，我們就通過北京農業大學植物保護系把這本專書介紹給該校俄文翻譯室進行翻譯。徐孝華、胡弢成、王蔭齡三位同志辛勞地擔任了這個工作。

譯稿尚未完成前，又注意到了阿爾奇霍夫斯卡婭及切特魏莉柯娃的一篇評論對於這本專著提出了很尖銳的批評。我們覺得在中文版中附載這一篇書評是有益的。讀者不僅可以同時看到問題內容的不同見解，還可以從這裏體會到蘇聯學術界的自

由爭論的風氣及爭論中所堅持的原則。此外，我們也藉此機會建議讀者參考與本書性質相同的專著，1948年蘇聯科學院出版的魯賓及阿爾奇霍夫斯卡婭所著“植物對微生物的抵抗性的生物化學特性”。劉克濟及邵力平譯的中文版在印刷中。

蘇霍魯柯夫的專著主要的是總結了著者自己和他所領導下的多年的創造性的試驗研究工作。有許多材料是以往在雜誌中刊載了的，但是，對我們來說，多半還是很生疏的。在蘇霍魯柯夫等的豐富的試驗結果中，我們可以得到極其重要的啓示。例如蘇霍魯柯夫和克林格（1945）所首先發現的銅素提高馬鈴薯抗晚疫病性的作用在我們自己最近的試驗中也得到了證實並且我們認為有廣泛田間應用的可能性。

在植物與病原物兩方面的鬥爭中，把注意力集中在受病植物的研究上因而過分強調了病原物的侵染力，忽視了植物的主動性，正如上述的評論者所指出的那樣，是不正確的。在植物抗病性上，在被動性質的原有抗病性狀和主動性質的保衛反應之間，蘇霍魯柯夫的工作偏重於被動的性狀。在其向加拿大蘆藻人工加酶的試驗中所發現的酶抑制劑產生的情況顯然是一種保衛反應，但是在其所強調的馬鈴薯抗晚疫病的酶抑制劑的機理上，所推測的抑制劑即便存在也不過是被動性質的。在植物的抗病因素上，在發生消極作用的微生物所要求的飼料的缺乏與發生積極作用的阻抑微生物的抗生物質的存在之間，蘇霍魯柯夫承認了後者的意義，但是仍然把重點放在前一類的因素上。書中以很大的篇幅獻於生物素的討論。我們知道，植物病原真菌對於生物素供給的要求還不像對於維生素 B₁ 的要求那

樣普遍，那樣迫切。就很難想像，植物體中生物素的含量會在抗病性上起着主要的作用。

至於植物新陳代謝的基本觀點，可以爲著者辯護的是：如果我們注意到著者所談的是垂死的植物或至少是有病的植物，那麼他所犯的原則性錯誤就可能不像評論者所指責的那麼嚴重。在病理狀態下，說酶作用的“脫離”也可能是不恰當的，但是酶作用以至於整個新陳代謝的擾亂或不協調，從變動性上及暫時性上去理解，應該是不可避免的。

無論如何，蘇霍魯柯夫的專著將成爲我們學習植物免疫學問題時的有用的參考資料。在我的業務和俄語能力許可的範圍內，我認真地審校了全部的譯稿。中文版出書之後，讀者遇到譯文上的任何錯誤，希望隨時函告北京農業大學俄文翻譯室譯者或植病學會教研經驗交流會，我們至少可以建議在植病學會的通訊上及時地予以更正。

林傳光

1953年6月

前 言

作為植物有機體抵抗由於侵染而發生的病害的特性之植物免疫性，早就引起了實際工作者和研究工作者的注意。蘇維埃的科學在防治病害和培育免疫品種方面的成就為全面地研究免疫性創造了有利的條件。關於免疫問題，在蘇聯所刊行了的許多新穎的著作和報告，就是大規模的研究及其與我們的農業需要緊密聯繫的證明。

我們在自己的工作中只研究免疫生理學，也就是只研究生理特性的因素起主導作用的那種免疫表現。

根據我們的意見，研究工作者在研究免疫生理學時，應將注意的中心放在下列諸問題上：免疫植物和寄生物的生理學特性，寄主和寄生物的相互關係，植物的保衛手段和寄生物的侵入手段。上述各個問題彼此之間緊密地聯繫着，同時具有共同的生物學基礎。正如梅奇尼科夫在他自己的比較病理學的研究中指出的，寄生物和受害有機體的營養過程就是這個基礎。由於植物具有抵抗侵染的保衛手段，因此，寄生物對於依靠植物來獲得營養在某種程度上是變得困難了。植物有機體的這些手段是極不相同的，當對侵染起反應時，其中有些是被動性質的，另一些是自動性質的。

寄生物也有各式各樣的侵襲手段，它們藉助於這些手段戰勝植物的抵抗，然後侵入植物，並獲得自己生活所必需的條件。

免疫植物和寄生物的生理學特性表現在寄主和寄生物之間的相互關係上。這些相互關係有着共同的基礎，但是，它們的形成是極其多種多樣的。我們力求證明相互關係的多樣性是服從於一般的規律，此規律以在病害發展中寄生物的作用和受害植物的狀況為出發點。

除了研究對免疫生理學直接有關的問題以外，在某些場合，我們還研究植物的正常生理學的問題，其中包括輸導系統的生理學，生理活躍物質在新陳代謝中的作用，酶在有機體中的作用，在正常和不正常情況下的呼吸作用。生理學的這些個別部門對植物免疫學說的發展有着巨大的意義，然而這些問題的現狀要求詳細地重新審查和實驗研究。

我們是以自己在免疫生理學方面所作的研究和由研究所得出的見解以及參加研究個別問題的一些工作同志的研究作為本書的基礎的。我們並未一一羅列文獻，而只提到為查明問題的歷史順序和現狀所必需的文獻史料。

我們的研究計劃和對象的選擇是出發於社會主義農業的實際需要。

我們遠未設想我們的工作沒有缺點和已解決這個問題，並且，將感謝一切的批評和意見。

目 錄

中文版序.....	i
前言.....	iv
第一章 緒論——植物與寄生物間的相互關係.....	1
第二章 組織中物質的透出性和免疫性.....	7
第一節 物質的透出現象 (外滲現象).....	7
第二節 物質的透出性與棉花抗角斑病和柑橘抗煤污 病的關係.....	9
第三節 物質透出性因素在病害上的意義.....	19
第三章 寄生物侵入植物.....	21
第一節 向藥性和趨藥性.....	21
第二節 寄生物侵入組織和細胞.....	22
第四章 酶與免疫.....	27
第一節 腐生物的酶和寄生物的酶.....	27
第二節 植物對加酶的反應.....	33
第三節 馬鈴薯晚疫病菌 (<i>Phytophthora infestans</i>) 引致的馬鈴薯腐爛.....	45
第四節 灰黴菌 (<i>Botrytis</i>) 和菌核菌 (<i>Sclerotinia</i>) 對植物的侵染.....	57
第五節 輪枝菌 (<i>Verticillium</i>) 引致的黃萎病.....	67

第五章 細胞的死亡（壞死）及其對免疫的作用	78
第一節 植物在對其不利的影響下的呼吸作用	78
第二節 壞死的可能原因	84
第六章 植物和寄生物的新陳代謝特性與植物的抗病性	100
第一節 寄生物新陳代謝的特性	100
第二節 抗銹病性	101
第三節 馬鈴薯對腐腫病菌的抵抗性	106
第七章 寄生物所必需的輔助營養物質	117
第一節 綠色植物是主要營養物質和輔助營養物質的來源	117
第二節 輔助營養物質問題的歷史	118
第三節 微生物對生理活躍物質的要求	123
第四節 綠色植物中的生理活躍物質	129
第五節 生理活躍物質與免疫性	135
第六節 生理活躍物質與腐爛程序	140
第七節 生理活躍物質與清除寄生性微生物的土壤自潔作用	143
第八節 生理活躍物質的濃度在寄生物生理學上的重要性	144
第九節 測定生理活躍物質的方法	147
第八章 植物的被動及主動免疫現象的一般規律	152
結論	159
參考文獻	161

人名索引	193
名詞索引	193
品種名稱索引	198
阿爾奇霍夫斯卡婭及切特魏莉柯娃對蘇霍魯柯夫所著“植物 免疫生理學”的評論	199

第一章 緒論——植物與寄生物間的相互關係

綠色植物主要的和特有的特性，是它們具有利用太陽光獨立地以無機化合物來營養的能力。空氣中的二氧化碳、水和無機鹽類在植物體中變成具有化學能的有機化合物，這些化學能正是進行生活過程所必需的。另一方面，有些有機體沒有改變太陽光為有機化合物的化學能的能力，它們靠植物所積累的物质來營養，而從植物中獲得這些化學能。在這些有機體中，一類是靠死的植物供給養料（腐生物），另一類是以某種方法先來影響活的植物，然後就靠活的植物供給養料（寄生物）。

在本著作中把主要的注意力放在植物與寄生物之間的相互關係，以及這些相互關係的生理學的規律性上，因為這些相互關係乃是植物受病性或抗病性的基礎。

在人類的實踐活動中，關於植物（尤其是作物）的抗病性是極其注意的，同時，對這種特性的研究已經有相當長的歷史了。在現代的植物病理學中以不同的觀點研究着兩種有機體（寄生物和植物）之間的相互關係，並建立了一些理論和假說，企圖藉助於這些理論和假說把抗病性和感病性的一切現象歸結到一般的公式中。但是，這種企圖在說明這些相互關係的複雜

特點和它們的多樣性上碰到了不少困難。

由於寄主和寄生物的反應而複雜化的兩種有機體的營養程序，就是所講的相互關係的基礎。梅奇尼科夫（1947）在分析狄伯利的關於菌核病在植物上的發展的觀察時寫道：“在這個病害中，我們可看作是兩種植物之間的鬥爭。寄生物分泌一些有毒的消化液，並用這種消化液來影響寄主。而植物則產生抵抗真菌分泌物的影響的一種膜來保護自己。這種藉助於化學物質所進行的鬥爭是有賴於兩種鬥爭的植物活細胞的活動，同時是以其原生質的易感性作為基礎。”（梅奇尼科夫著，“對傳染性病害的不受病性”，第 60 頁）

梅奇尼科夫曾指出的相互關係的生物學基礎（為爭取營養而鬥爭）無論對於植物有機體與它們的寄生物，或是對動物有機體與它們的寄生物都是同樣適合的。

植物與寄生物之間的相互關係不是一下就建立起來的，而是發展起來的，在它們的發展過程中可確定出幾個時期，最明顯的可分四個時期：（1）從寄生物在植物上發育到寄生物侵入植物內部以前；（2）寄生物侵入植物的組織和細胞；（3）植物對侵染的反應；（4）每個病害外部特徵的最後時期。

第一個時期寄生物是在經常被雨水、露水、灌溉水所浸濕的植物表面組織上發展。在浸濕植物表面的水分中含有從植物組織或寄生物本身擴散出來的物質，而使水分具有培養基的特性，這種擴散的流體將引起寄生物的向藥性和趨藥性，也就引起寄生物按進入植物組織的方向運動。

第二個時期寄生物侵入植物，寄生物克服妨礙其侵入的方

法是非常多樣化的：有些寄生物純粹機械地以增加膨壓來突破細胞壁；另一些寄生物是利用酶預先溶解細胞壁或中膠層，然後再侵入細胞深處；還有一些寄生物分泌一種能使植物角質層溶解的物質，因而開闢了寄生物進一步侵入的途徑。

第三個時期是植物對侵染的反應，這也是主要的和決定進一步相互關係的特性的時期。當研究免疫生理學時這個時期是最重要的。侵入細胞中的寄生物不是隨時都能在那裏發展的，它們常常遇到不利的生活條件，因而死亡。我們研究的正是在這個階段這種相互關係是如何形成的。在植物的活細胞中具有可作為寄生物養料的各種化合物的總體。但是，這些化合物大都集中在植物的原生質裏，這種原生質具有其本身的新陳代謝和對外界作用的易感性。同時這些作為寄生物營養所必需的有機化合物只有在呈可給態、可溶態以及“被動員”時才能被寄生物吸收。有機體中化合物流動的實現是由於酶的作用，在酶的作用下，複雜的有機化合物即分解為簡單的、易溶解的、流動的化合物。

邏輯上推測認為，侵入植物的寄生物為了自己的營養藉助於酶的作用促使植物的有機化合物流動。雖然對這種推測還沒有可靠的證據，但仍被一些學者認為是確切的事實。然而，我們則抱着另一種觀點並且證明，寄生物分泌到活細胞中的酶，對寄生物的營養是沒有作用的。寄生物營養的實現也就是寄生物適應於寄主新陳代謝的結果。

正如最近幾年研究的結果所闡明的，在培養基中（此處指植物細胞中）寄生物新陳代謝所必需的特殊有機化合物的存在

對寄生物的營養有很重要的作用，這種特殊的有機化合物的量很小，常常小到不易覺察並具有幾個名稱，如輔助營養物質、細菌的維生素、生長因素和生理活躍物質等。

這些物質的化學作用大多已被闡明了，現在仍須闡明的是個別化合物在生理學上的作用。顯然，這些化合物在動物有機體的免疫性上同樣具有某種作用，因為它們對於動物有機體及其寄生物的新陳代謝是很重要的。地球上一切生物的營養物質的主要源泉就是綠色植物，雖然一些低等的、沒有葉綠素的植物也具有合成這些物質的能力，但是，在合成的化合物的種類和數量上是有限的。

在許多的受病情況下，受病的細胞和組織死亡了。在適應於寄主新陳代謝的專化寄生物和專性寄生物侵染的情況下，死亡或壞死就停止了植物和寄生物之間進一步的相互關係，而侵入細胞內的寄生物就和細胞一起死亡了。因此在這種情況下壞死就是植物的保衛反應。細胞的死亡對於半寄生物，則恰恰相反，而是有利於它們進一步的發展，在死細胞中由於細胞酶的作用使複雜化合物分解，而發生物質的流動並且創造了有利於寄生物的條件。死亡是由於微生物生活活動的有毒產物（常被稱為植物毒素），引起細胞中毒的結果。半寄生物具有大量製造植物毒素的能力，這也正是半寄生物與專性寄生物之間的區別。

在許多的受病情況下，細胞的死亡在植物對侵染的抵抗性這方面具有極大的意義，但在生理學上的關係還研究得很少，然而，我們對於這個問題給予了極大的注意。基於帕拉金(1913)

關於在活的和死的植物中酶的作用的工作，我們提出了自己的關於活植物新陳代謝程序中酶的作用局部脫離的觀點。

酶的作用的脫離引起與一般新陳代謝不協調的作用（主要是有機化合物分解和氧化作用）。在死的植物中，酶完全脫離而引起細胞內含物的分解或自體分解，同時，在不良因素的影響下或有機體及其組織自然衰老時也可能發生酶的局部脫離。在植物中作用力很强的並代表一些類型的氧化酶，當它停止作用時，可使細胞中各種各樣的物質發生激烈的氧化。同時，生理上重要的化合物甚至於原生質都可能遭到氧化。在受病的情況下由於寄生物分泌的毒物使有機體中毒的結果而發生酶的脫離。

在植物體中是否可產生如動物有機體抗體型的專性保護物質這問題至今仍未闡明（却斯特，1933；薩拉曼，1936）。一般說來，一些引起細菌溶解、血崩和使細菌凝集的抗體在植物中還是頗為常見的，但是，它們在植物有機體對侵染的抵抗性上往往沒有任何的作用。所以把它們列於假抗體範疇。在加酶到活植物中的實驗基礎上我們得出下列結論：正像活動的原生質對某些物體侵入時所表現的反應一樣，在植物體中能產生專性的保護物質。

托金（1942，1948）的有關“植物殺菌素”的著作，在研究廣泛分佈於植物界的非專性保護物質方面，引起了極大的注意。植物殺菌素的發現開闢了途徑以便在高等植物中進行尋找抗生物質的有效工作，並從新檢查已知的化合物的保護作用的觀點。但是，對這些問題作出結論還嫌太早，因為它不是那樣

簡單，不是彷彿一看就能知道的，因此進一步的研究是極其必要的。

第四個時期（最後的時期）就是寄生物的發展和寄生物所引起的植物的變化已經達到病害清楚地在外表上呈現出來的程度。相互關係的這個時期在形態學上、生理解剖學上研究得最多，庫普列威奇（1947）、柯基納（1948）、菲歇爾和高一曼（1929）等最近幾年的詳細報告都是有關這個時期的。

第四個時期對於闡明受病植物生理學的特性是最重要的，關於這方面已被很多的研究所證實了。但是，對於闡明這個時期植物抗病性在生理學上的原因是不很重要的，因為在這個時期中植物的保衛反應表現得很弱甚至完全沒有，因此，在我們的工作中對第四個時期沒有給以詳細的研究。