

科 學 譯 叢

—— 植物生理學：第 4 種 ——

階段發育的理論 是植物生理學底規律

Л. И. 薛爾蓋耶夫等著

中國科學院出版

科



——植物

階段發育的理論是植物生理學底規律

Л. И. 薛爾蓋耶夫 H. A. 馬克西莫夫
П. A. 金傑里 H. M. 西薩江 著
И. И. 菲利浦波維奇

張鵬雲 曹宗巽 吳相鉅 孟繁靜 合譯
顧孝誠 祝宗嶺 閻龍飛

中國科學院出版

1954年6月

階段發育的理論
是植物生理學底規律

ТЕОРИЯ СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ -
ОСНОВНОЙ ЗАКОН ФИЗИОЛОГИИ
РАСТЕНИЙ

Л. И. Сергеев и др.	原 著
張 鵬 雲 等	翻 譯
中國科學院編譯局編	輯
中國科學院出版	版
北京新華印刷廠印	刷
新華書店發	行

(譯) 54012

(自然) 13

(京) 0001—5,100

字數：49,400

1954年6月第一版

1954年6月第一次印刷

開本：77×105³/₁₆

印張：3⁴/₅

定價：4,000 元

本書內容

本書一共收集了四篇有關植物階段發育的文章，第一、第二兩篇，著者爲 Л. И. 薩爾蓋耶夫，此兩文的主要內容，是遵循李森科院士的階段發育學說來闡釋多年生的木本植物的階段發育的理論，說明木本植物在發育階段質變的基礎上，每一個器官的形成，還要求具體的一定的生活條件，而且每一個在發育着的器官都有它的發育階段。果樹爲了形成花、果，每年還要有一個發育的“年循環”(週期)；在這一發育的年循環內有一特別的階段存在。我們如果掌握了木本植物的階段發育的規律，我們可以定向地來改造這些植物。

第三篇文章是蘇聯科學院季米里亞捷夫植物生理研究所所長馬克西莫夫院士(已逝世)和金傑里教授合著的“階段發育的理論及其在植物生理學上的意義”，此文敘述了李森科院士如何發展了植物生理學，清楚地解釋植物的發育與生長的關係，從其有機體與生活條件的統一性的米丘林學說出發，在生理的特性上，在遺傳與植物進化理論的領域裏，在質變與量變的關係上，得出重要的結論，同時又批判美國學者們的“光週期”和“成花素”的錯誤理論。

第四篇文章是蘇聯著名的生物化學家 H. M. 西爾瓦通諾夫和 M. M. 利浦波維奇所合著的，其主要內容是闡釋植物體階段發育中代謝調節的特徵，及其呼吸基礎的改變過程和氧化酶的作用；在一個階段過渡到另一個階段時，新陳代謝的類型是有質上的不同。

此書可作爲農業工作者及植物生理工作者的參考資料。

目 錄

階段發育的理論是植物生理學底規律.....	
.....Л. И. 薛爾蓋耶夫	1
果樹發育年循環的生物學分析及其意義.....	
.....Л. И. 薛爾蓋耶夫	24
階段發育的理論及其在植物生理學上的意義.....	
..... Н. А. 馬克西莫夫 П. А. 金傑里	37
有機體階段發育中新陳代謝的特徵.....	
..... Н. М. 西薩江、И. И. 菲利浦波維奇	54

階段發育的理論是植物 生理學底規律

Л. И. 薛爾蓋耶夫著

李森科院士的植物階段發育的理論，是當代生物學的卓越成就。植物階段發育的理論是米丘林學說的繼續發展，它又一次說明了在認識生活自然界發展規律上，辯證唯物論所起的決定性作用和意義。列寧曾經說過：“只有辯證觀才給予以鎖鑰，來正確認識一切存在的‘自我運動’，只有辯證觀才給予以鎖鑰，來正確認識‘跳躍’，‘漸變的突變’，‘向對立的轉化’，‘舊的消滅與新的產生。’”植物個體發育的階段性的理論正就是列寧所說的那個發展觀念。李森科院士的學說揭露了有機體個體發育的辯證法，並且指出了進一步研究這些問題的途徑。正因為如此，所以階段發育的理論，在植物栽培學方面是發明一系列的方法和措施的基礎，而在生物學和農學的各種分科方面，也已經獲得廣泛的應用。蘇聯的學者必須根據階段發育的理論，批判地檢查生物學的各個部門。李森科院士說：“發育生物學一定要把割裂了的各個部門連結起來，成為研究植物有機體一切多樣性的規律的共同基礎。因而，農業生物科學的一切部門，選種學、遺傳學、生理學、農業技術等等都有任務從發育理論的觀點來批判地檢查全部科學遺產”。

正如季米里亞捷夫所說的，離開有機體的歷史，離開某種植物曾經產生的環境，任何一個生理機能都是不能想像的。因為植物個體發育的各個階段是種的歷史的反映。顯而易見，植物對外界作用的反應沒有改變，代謝作用的程度沒有改變，發育過程中這些階段的更替就不可能發生。

還在 1934 年時，李森科在他的“植物發育生理學和冬性穀物的抗寒性”一篇報告中曾經指出，在通過春化階段以後，冬性作物適應寒冷的能力就顯著的降低。這一個原理是已經被許多學者的專門研究所證實了的，季莫菲耶夫（Тимофеев, 1933—1935），庫彼爾曼（Куперман, 1935），薩爾蒂柯夫斯基和薩普雷京娜（Салтыковский и Сапрыгина, 1935），科斯塔柯柯（Костыченко, 1938, 1939, 等）。在通過光照階段以後，抗寒的能力還要大大的降低，這也是已經證實了的（舍斯塔柯夫和薛爾蓋耶夫 Шестаков и Сергеев, 1936, 1937）。在通過了頭兩個發育階段（春化階段和光照階段）以後，就對低溫的抵抗性來說，是與春性穀物毫無區別的（春性穀物 $-4-5^{\circ}\text{C}$ 時即死亡），這一現象在現在認為是已經確切肯定了的。

植物的階段狀態不僅對植物適應低溫的能力有很大的影響，而且也對植物適應乾旱的能力有很大的影響。關於這一點可以由索柯林科（Соколинко, 1938），斯卡茲庚（Сказкин, 1940）等研究工作者的工作來證明，這些研究者已經確定，在植物發育的過程中，植物的抗旱力就降低了，植物適應土壤鹽化的能力也發生着變異。如果說在春化階段以前冬小麥比較春小麥能夠更好的適應鹽漬的土壤，那末在春化以後，正如我們在

1938 年所作的試驗所指出的，這種差異就消失了。

究竟如何解釋植物在階段發育過程中適應各種不良土壤氣候條件的能力的這種跳躍式的降低呢？這一個規律的解釋，需要在植物通過頭兩個發育階段時，在細胞原生質的生理學過程和生物學特性的全部綜合的變異中去找。例如，頭幾個發育階段給植物的水分狀況打上了一定的烙印。克柳契妮柯娃(Ключникова, 1937)等用各種植物已經確定了，通過春化階段以後，發生了蒸騰強度的提高和細胞持水能力的降低。由此可見，春化過的植株的水分代謝的速度，比較沒有春化過的植株要高。

階段過程也在綠色植物基本生理作用之一(碳素同化作用)的進行中，引起了相應的改變。關於這點可根據扎依茨娃姬(Зайцева, 1934, 1940)，費里平科(Филиппенко, 1936)，卡土斯基(Катуский, 1939)等的工作來斷定，扎依茨娃姬和費里平科確定在春化以後，提高了植物葉內葉綠素的含量。而費里平科(Филиппенко, 1936)，卡土斯基(Катуский, 1939)，科諾瓦洛夫(Коновалов)和弗羅洛娃(Фролова, 1940)等的工作也談到過這一點，他們全都確定植物在通過了第一個發育階段以後，提高了累積乾物質的速度。

關於植物的礦物質營養問題也有許多類似的資料。例如，希特林斯基(Хитринский, 1936, 1937)，米列爾(Миллер, 1939)，奧維契庚(Овечкин, 1940)，別烈茲尼茨卡姬(Бережницкая, 1941)等曾用各種礦物營養元素進行試驗，結果證明植物在進行發育的光照階段時，比較進行春化階段時對這些營養元素的要求要高得多。

春化對於呼吸的強度也有十分確定的影響。由薩坡日尼柯娃(Сапожниковая, 1935), 奧維契尼庚(Овечникин), 別烈茲尼茨卡婭(Березницкая)等(1936), 波塔波夫(1937, 1938)和卡土斯基(Катунский, 1939)的工作可以看到, 在春化階段以後, 各種植物的呼吸強度顯著提高。

由此可見, 在通過李森科院士所確定的植物發育的頭兩個階段的過程中, 發生了代謝強度的提高和適應各種不良土壤-氣候條件的能力的降低。可以說這一種代謝程度的提高, 這一種生理的活躍性的提高, 以及生長強度的提高〔科諾瓦洛夫(Коновалов)和弗羅洛娃(Фролова)等(1940)], 也是植物的生理適應力縮小的原因。正如大家所熟知的, 由於米丘林給幼苗創造了“斯巴達式的條件”, 使組織內不能進行極其活躍的代謝作用, 使沒有可能進行強烈的生長, 米丘林就獲得了適應不良環境條件的果樹漿果品種。關於這點米丘林曾經說過: “總之, 可以想見, 相當乾燥的空氣和土壤阻止了植物茂盛的發育, 因而是植物抗寒性發育的相關的刺激。”¹⁾ 正如我們的研究(薛爾蓋耶夫 Сергеев, 1935, 1948)所指出的, 生理活動和對不良土壤氣候條件的適應力, 是植物生活中的重要規律。植物轉變到顯著地降低它的生理活動性, 以及變得在冬季抗寒的狀態的機構, 已經由金傑里(Генкель, 1948)的工作所發現了。

顯而易見, 植物的生理機能及其對外界作用的反應的總體的變異, 是與原生質的生物化學及生物學特性的變異同時發

1) “米丘林選集”, 1943, 俄文版, 第377頁。

生的。薩坡日尼柯娃姬 (Сапожниковья, 1936), 奧維契尼庚 (Овечинкин), 別烈茲尼茨卡姬 (Березницкая) 等 (1936), 費里平科 (Филиппенко, 1936, 1937) 的研究確定; 在春化階段以後, 提高了各種酵素的活動性。同時需要指出費里平科 (1936), 謝列伊斯克 (Серейский) 和斯路德斯克 (Слудский, 1937) 和維里特弗斯 (1939) 的工作, 他們都曾指出, 在第一個發育階段以後, 植物組織內的各種生長刺激素的含量都在逐漸增高。但是, 對植物抗生素來說, 這個規律是不適用的。由托庚 (Токин) 的工作可見, 抗生素的含量在植物發育的早期階段比較後期階段要高。這可能是某些植物在通過頭幾個發育階段以後抗病力降低的原因。例如, 科維爾加 (Коверга, 1944) 曾經確定, 春化過的球根蕁苔常染腐爛病。杜寧 (Дунин, 1946) 也曾確定許多植物在第二個生長期感染各種病害。

在發育的階段性對於植物細胞原生質的生物學特性的影響方面, 也得到許多重要的資料。李赫切爾 (А. А. Рихтер, 1933, 1934) 和他的同事們曾經指出, 在春化過程中, 原生質的蛋白質——擬脂複合體的等電點轉移到酸性方面。舍斯塔科夫 (Шестаков) 和薛爾蓋耶夫 (1936, 1937), 多多諾娃 (Додонова) 和伊萬諾夫 (Иванов, 1939), 拉茨凱維奇 (Рацкевич, 1940) 曾經用各種植物, 用各種方法進行試驗, 結果確定, 常植物進行頭兩個發育階段時, 發生細胞原生質滲透性的階段性的提高。這就是為什麼施用過量鉀肥及其它肥料對於春化過的植物會發生有害的影響。

總結上述蘇聯學者的研究時, 應該說我們已經有材料認為

個體發育的階段性是植物生活的基本規律。植物個體發育的各個階段是它的歷史發育的反映，“是植物生命所固有的最隱秘的過程”（李森科語）。發育階段，也只有各個發育階段決定植物的發育，決定植物的生理作用及植物對外界作用的反應的整個總體的強度的深刻變異。這就是為什麼我們認為階段發育的理論是一根貫串着現代植物生理學全部的巨量材料的紅綫，是把植物生理學連結為一個統一的整體的一根紅綫。所以必須對植物生理學的一切研究方法進行根本的檢查，因為“任何生理作用的研究，全應當在植物進行的發育階段的基礎上來進行”（馬克西莫夫和金傑里 Максимов и Генкель, 1949）。

然而，所有我們前面所提到的材料和結論，全是由一年生和二年生植物所獲得的，試問，是否可以把這些規律推廣到多年生植物上去呢？

關於多年生植物的階段發育問題，科學文獻中還有些混亂。大多數以某種形式談到這個問題的植物栽培學家，都提出來一個毫無根據的原理，說是多年生植物似乎是在幾年期間，也就是說從幼苗出現起，到第一次結實為止的時期通過發育階段的。例如拉扎列夫斯基和布辛等（Лазаревский и Бузин, 1937, 179 頁）在一本葡萄栽培指南中曾經說：“至於說到多年生栽培植物（果樹、葡萄等等），那末這些植物的發育的階段性還只是剛剛開始研究。但是，完全有根據來說，多年生植物的階段發育基本上也是服從於一年生植物所確定的那些規律的，只是頭幾個階段性的變異大概進行的十分緩慢，要進行幾年，雖然歸根到底，階段發育的速度是依植物的種和品種來決定的。”這些

作者沒有看到他們所犯的方法論上的錯誤，雖然有些也注意到了，“與草本的種子植物比較，果樹漿果植物的重要的特點是：多次結實，發育的多年性和長久性、解剖結構等等。因為有這許多特異的特點，所以就不能機械的把草本植物階段變異的規律搬到喬木和灌木的果樹漿果植物上來。”（庫雷今 Курьин, 1947, 55 頁）。有些學者所犯的錯誤，在於他們承認果樹只在第一次結實前的時期有發育階段，而否認發育是階段的過程，也就是否認果樹植物在第一次結實後很長時間有階段性的發育（例如，有的蘋果品種 15 年進入結實期，而結實期有 100 年）。他們的看法是與事實、與辯證方法的基本要求相矛盾的。

爲了要預見一個正確的途徑，來解決這個在理論上、在實踐上都很重要的關於多年生植物（草本和木本）的階段性問題，首先應該看看李森科院士的工作。大家都知道，李森科院士研究植物階段發育的一部分工作是用多年生黑麥和大麥作的。關於多年生黑麥和大麥他曾有這樣的話：“……已經知道許多年生植物每年需要春化，假若沒有進行春化階段的條件，有些已經結實的多年生植物就不能夠重新結實。例如，許多類型的黑麥和大麥是。”（1946, 第 42 頁）。這樣看來，多年生草本植物在每次結實以前，嫩枝先要通過春化階段。如果從已經結實的植株生出的某個枝條沒有通過春化階段，那末這個枝條就不能過渡到結實。在馬鈴薯方面也有類似的例子，這個例子是特羅伊茨基（Троицкий）教授曾讓我們注意過的。就馬鈴薯的本性來說，馬鈴薯是多年生植物，可是已經把它變爲一年生作物。但是，馬鈴薯的生物學習性並未因此改變，因為馬鈴薯是用塊

莖、亦即用變態的莖來栽種的。大家都知道，馬鈴薯在每年栽種前需要進行春化。因而，以地下莖（塊根）越冬的馬鈴薯（野生狀態在土壤內，栽培時在貯藏處所），也是要每年進行春化階段。所有這些情況，根據階段發育理論的觀點出發是完全可以解釋的。因為需要重複階段發育的幼莖，是在階段上幼嫩的部份產生的（塊莖、根莖、根等）。

在這個問題上最感興趣的是阿瓦江（А. А. Авакян, 1948）用胎生的洋蔥所作的研究。在花序上代替種子而生出的小鱗莖，雖其母株已經通過了春化階段，但由此小鱗莖所獲得的植株，重新要求通過春化階段的條件。由此可見，在產生用以進行無性繁殖的鱗莖的時候，如形成種子時一樣，就解除了發育階段，其結果植株就重新開始發育循環。阿瓦江寫道：“有性繁殖和無性繁殖過程的共同特點之一是無性繁殖器官在某種程度上與種子後代相似，一定有重新開始個體發育的可能。”（1948, 16 頁）。本文作者也提出，種子後代重新開始發育的特性（配子是在已經通過了適當的發育階段的植株上產生的，而從合子所形成的胚却要重新開始發育）。不是由受精所決定的。例如，當由沒有受精的卵細胞產生胚、並形成種子時，植株是從種子重新開始個體發育的，這種情況是誰都曉得的。由此可見，無論是在有性繁殖和用專門的方式進行的無性繁殖的情況下，植物的個體發育都是從頭開始的。這一科學原理未必可以引起米丘林生物科學方面的反駁，正是米丘林生物科學揭開了有性繁殖過程的形而上學的外殼，並給予無性繁殖以科學的解釋。

正如許多專門的試驗所指出的（例如，烏斯汀諾娃（Устинова-

ва, 1949) 用鱗莖鳶尾 (*Iris germanis*) 及普羅森娜 (Прокина, 1949) 用大葉山慈姑屬 (*Crnithogalum*, L.) 所作的試驗], 冬季期間, 多年生草本植物形成“小丘”, 後來“小丘”分化成花, 或者甚至整個花序。這樣一來, 與有性繁殖一定有關的器官形成的重要過程, 恰恰是在低溫和零下的溫度進行的。自然會發生與穗原始體的形成與分化的過程的類似物, 穗原始體的形成與分化過程於禾本科作物, 是在通過頭兩個發育階段時進行的。這些分化過程是階段變異的形態指標。

如同從種子長成植株時要重複階段發育一樣, 多年生植物每年也要重複階段過程, 承認這個事實, 與階段發育理論的基本原理之一的階段過程的不可逆性並無矛盾。大家都知道, 有些研究工作者曾企圖證明解除春化的可能性, 或者換句話說, 重複春化的可能性。例如, 耶夫列庚 (Ефрейкин, 1939, 1947) 以值得採取的頑強性企圖證明, 由於春化過的播種材料的乾燥, 可以解除春化; 因為春化後乾燥了的種子, 在春天播種以後, 長出的植株並不抽穗, 需要重新春化。冬性作物春化過的播種材料預先乾燥以後並不抽穗的事實, 在耶夫列庚以前已經為大家所知道。例如, 列別傑夫 (Лебедев) 和薛爾蓋耶夫還在 1936 年時在他們的著作中就記載了這一問題。同時在這一篇文章中還提到小麥的異常分蘗力, 一個植株產生了 100—50 個分蘗。這種情況就成為我們解釋上述事實的理由。上述事實的正確性, 已由費里平科 (Филиппенко) 在蘇聯科學院季米里亞捷夫植物生理研究所用實驗證實。我們對上述事實的解釋是: 由於乾燥的結果, 春化過的生長點, 因為他們

對有害的影響有很大的敏感性而死亡了。可是，死亡的不是胚的全部；並且在再生的過程中，由胚的其餘的部分形成了許多新的生長點，這許多新的生長點以前並沒有能夠通過春化階段。這就是為什麼有異常的分蘗力而不抽穗。因此，一年生植物，在已經沒有通過春化階段的條件時所出現的幼枝，仍然是沒有春化過的。大家也都知道，葡萄樹的芽（芽眼）受害以後，在來的地方可以長出四個新的芽來（梅讓尼安 Межанин, 1939）。

這樣看來，不管這一植物的其他枝條有沒有通過春化階段，但是每一個從階段上幼嫩的部分發出的新枝，一定要進行春化。這就說明了，為什麼用形成新枝條進行生長的多年生草本植物，每年要重複階段變化。

是否可以把它這個規律搬到木本植物上來呢？木本植物的新枝不是由在階段上幼齡的地下器官形成的，而是由在階段上老的部分，亦即在去年的枝條上或者樹木較老的部分形成的。

爲了要回答這個問題，讓我們先看一看科學文獻中所記載的一些事實。例如，許多果樹（蘋果、梨、齊墩果（*Olea europæa* L.）、柿子等）在熱帶不結果，所以在熱帶沒有這些果樹，這是一個值得我們深思的事實。關於這一問題的指示，例如我們從包氏（Po）關於蘋果的工作中（1929），在羅洛夫（Раллов, 1899）的關於齊墩果（*Olea europæa* L.）的著作中和穆里（Мури）關於柿子的著作中都可以找到，凱勒爾院士（Келлер）給於我們一個重要的報導（1948），桃子被引種到馬斯卡林斯卡亞島（Маскаренская, Mascarenhas）馬達加斯加（Мадагаскар, Mada-

gascar)，在那裏發生了深刻的遺傳變異，就是在秋冬時候停止了落葉。多年的觀察說明了，用種子栽植桃樹時，在生活的 12—15 年中，它獲得了這一種特性，而移植的植株若已經習慣了其他的條件，須在生活的 20—25 年才顯出這種特性。這是一個典型的例子，說明遺傳性還沒有穩定的植物在新的生存條件中，能够發生新的遺傳變異，因此，它們就適應了這個新的條件，這種現象在葡萄藤、石榴、瓦維洛夫柳、桑樹等都已確定。

但是，對我們重要的事實是冬天有時溫度低、有時溫度高的地區的果樹的習性。例如，在南加里佛尼亞(California)，按照有些研究者(Chandler, Kimball 等, 1937; Brooks a. Philp, 1941; Lammerst, 1941) 的材料來說，在溫暖的冬天以後，例如，看到蘋果開花延遲。許多品種的杏子、桃子和李子在這樣的冬天以後，花芽完全沒有開綻而落掉了。在相似的條件下，這些品種的葉芽處在休眠狀態，並且僅在次年開綻。

意大利的馬爾庫西(Marcucci, 1940) 的研究指出，齊墩果的芽，僅在春季生長時形成花朵，而在秋季生長時則不生成花朵。在卡普斯克省(Капская область) 的東部區域也得到了類似的結果的密勒(D. Willer, 1947) 在那兒曾經確定，梨的結實與冬天寒冷的日數有關，冷天愈多，果樹的產量照例愈多。溫暖的冬天以後，下述幾種果樹就可能不結實，如梨、蘋果、桃、杏、李子、扁桃等。蘋果冬天需要 10°C 以下的溫度的時期，不少於兩個月。有幾個作者柯維爾(Coville, 1920) 肯定地說，沒有低溫時期，甚至在最適宜的條件下也不能進行生長，在德克薩斯(Texas) 用桃子所作的試驗也表明了，桃子要正常

的結實，每年需要一定時期的低溫（約納爾 Jarnell, 1940），這樣的觀察亦見於福洛利達（Florida）及某些南方區域。但是，在上述任何一個工作中，都沒有對確定了的事實作過深刻的理論分析。

文獻中也有這樣的指示說，在溫暖的冬天以後，葡萄也不結實（莫羅茲 Мороз, 1948）。

從尼基茨考的莫洛托夫植物園梁包夫（К. К. Рябов）的觀察中也可以獲得許多重要的事實。例如，櫻桃李和山桃的雜種夏天形成大量的花芽，這些花芽不知什麼原因每次在次年春季都乾枯而落掉了；摩爾根分子企圖用“致死因子”來解釋這個現象，但是，毫無疑問，在另一種氣候條件中，要是滿足了它的生物學要求，這個雜種就可正常的開花、結果。中亞品種的杏，渡過了對克里米亞來說很溫和的 1947—1948 年的冬天以後，比較經過寒冷的冬天後開花遲，而同時大多數杏的品種，在溫和的冬天後，比較在較寒冷的冬天後，開花來得早。有趣的還有費多羅維奇（Федорович Симферополь）的試驗，這個試驗表明室內（冬天的溫度不低於 15°C）木桶中栽植的葡萄藤次年不開花。莫羅茲（Мороз, 1949）在他最後用 123 種木本觀賞植物的枝條和用 116 個不同果樹品種所作的試驗指出，所有這些植物只有在相當長的低溫時期以後才開花。丘瓦耶夫（Чуваев, 1948）先用薔薇做試驗，後來又用黃錦雞兒和椴做試驗，結果指出，為了開花植物需要一定的低溫時期。大家都知道，在暖房和溫室內進行果樹和漿果的催育時，在一定時期要保持 0—10°C（李赫諾斯 Лихнос, 1949）。