

階段性原則在植物有機體的發育和抗性上的意義

波·阿·金傑里

植物有機體發育的階段性原則是米丘林在他關於果樹年齡變化的概念中首先確定的。1928年在李森科的工作中得到了進一步的發展，這些工作為1935年創立植物個體發育的新概念即階段發育理論打下了基礎。

在文獻中很公正地指出階段發育理論是米丘林的植物個體發育概念的繼續。但是最近有人對這個原理發生了懷疑，其根據是米丘林的個體發育概念是根據了植物發育的年齡時期而確定的。雖然這是一個明顯的矛盾，但可以認為這只是形式上的，而實際上這種矛盾是不存在的。

問題是在這裏，米丘林創立的植物個體發育概念是以多年生木本植物為例，而階段發育理論是以一年生、冬性及春性類型的栽培作物為例製定的。在後者的情況下階段和發育時期的交換極快，以致年齡變化已落後為其次的了。

同時米丘林製定的個體發育各年齡階段如幼年、青年、成年和老年時期與一年生植物的發育階段一樣具有質變的性質。米丘林在自己培育雜種實生苗（幼年時培育在較貧瘠的情況下，第一次結果時期給以豐富的營養等）的工作中廣泛利用了年齡階段——個體發育上質上不同的各階段的概念。

米丘林所確定的（在1948年出版的米丘林全集中）多年生植物發育的各年齡階段的質的特性與克林克（Н. П. Кренке，1948年）關於植物年齡的概念有顯著的區別。在克林克的概念中只指出衰老的量的性狀的增加和經常的不斷減低的復幼能力。這就是為什麼克林克關於年齡問題的很多重要著作和他的全部觀點中都看不到是在直接繼續米丘林關於多年生植物發育的各年齡階段間質上彼此不同的學說。

從我們的觀點看，那些研究者們也是不正確的，他們想把多年生植物的個體發育也歸之於一年生類型發育的質的時期。

遺憾的是對關於多年生木本類型比一年生類型和多次產果比一次產果在系統發育上要古老得多這點，很多研究者至今還是糊裏糊塗。所以，不能將木本植物的沙藏過程與一年生植物的春化階段相混淆。木本植物的沙藏只是一個過程，可以促成正常的生長過程，而不是導致繁殖器官發育的直接方法（金傑里 Генкель—1948；奧克尼娜 Окнина—1948）。

拉基奧諾夫（Родионов，1949）研究了一般在第三或第四年開花的桃樹在其生活的第一年及第二年在低溫影響後，開花的情況。這個很有意思的試驗說明了一點，就是某些結實很快的品種，低溫可以加強其生長過程，因此，間接地、而不是直接地通過生長過程也加速了這些植物的發育。

馬爾契夫斯基(В. П. Мальчевский)的試驗也證明了這點，他在不斷光照的條件下加速了野薔薇的發育。野薔薇在第一年就開花了，而不像往常在第三或第四年才開。在馬爾契夫斯基所作的松樹的工作中瞭解到，當給以不斷光照時，松樹在一年中可有三個年輪，即在此情況下其生長過程顯著加強和加速了。毫無疑問，多年生植物的生長與發育的關係比一年生植物更緊密。多年生類型須要長時期生長，以積累足夠的營養物質以便最大量地結實，而對結實較少的一年生植物，則較快地結束其生長反而可使植株完成結實過程。顯然，在進化過程中，很快即轉入結實階段的多年生植物假如出現的話，是適應性較小和生活力小的。果樹和樹木的所謂種子年(即結實的一定的週期性，可使多年生植物在幾年內大量地結一次種子)指出了多年生植物在生長與發育過程之間的關係比一年生植物更緊密。指出這點很有意義：在一定時期加強樹木的氮素營養，便可大大克服不利於果樹葉和林葉的結實週期性。意大利學者索馬尼(Сомани)施以大量氮後很成功地克服了意大利一種非常重要的作物——橄欖樹的結實週期性。

回到多年生植物階段性的問題時可以談談古里沙斯維里(В. З. Гулиашвиль)關於樹種發育的大週期與小週期的觀點。根據這個概念，木本植物有二個週期：幼年、青年、成年和老年等年齡階段是大週期，和每個小枝條年年都要通過的小週期。只有通過了小週期(春化階段和光照階段)枝條才能開花結果。謝爾蓋耶夫(Л. И. Сергеев, 1953)和考津(А. З. Кожин, 1946)持有相似的見解，謝爾蓋耶夫確實地證明了秋天形成的桃樹的花芽只有在0—10°C的溫度影響下才能開花。被迫處於12—15°C溫度下的嫩芽春天就不開花，其有性器官也發生退化。

在過去的二十多年中階段發育理論有了很大的改變和補充，顯然，隨着我們知識的增長，會有更進一步的改變。但是理論基礎即階段性原則完全沒變。直到現在階段發育理論是植物個體發育的基本的一般生物學理論，在馬克西莫夫(Н. А. Максимов)和金傑里(П. А. Генкель)的工作(1949)中會及時地指出了這點。更詳細的春化階段的研究指出了，各種不同的植物通過春化階段是各不相同的。例如有很多二年生植物不在種子中通過春化階段而在幼苗中通過(Л. В. Михайлова; 1940)。根據伏洛達爾斯基(Н. И. Володарский, 1954)的材料，菸草的春化階段只有成年植株才開始進行。

拉祖莫夫(В. И. Разумов, 1954)的工作指出通過春化階段的溫度條件有非常大的範圍。冬小麥的春化階段可以進行得非常慢，不但可以在零上的溫度條件下通過，且可以在零下不多幾度的低溫條件下通過。

證明春化過程的可逆性是反對階段發育理論的基本論點。很多研究者(Ефейкин, 1939; Грегори 和 Первис, 1938, 等)根據自己的實驗材料企圖證明發育過程是可逆的。經過仔細的實驗檢驗瞭解到，發育的可逆性實際上並不存在。這些研究者只是不正確地論述了自己的試驗。就譬如大家都知道的，將冬小麥播種前的春化處理在很長一段時期內進行，則春播的情況下它就不抽穗。別列捷夫和謝爾蓋耶夫(Лебедев и Сергеев, 1936)證明了在這種情況下，通過了春化階段的生長點死亡了，植株的發育靠未經春化階段的再生組織進行。

阿瓦江和雅斯特列勃(А. А. Авакян, 和 М. С. Ястреб 1949)證明了，帶有普遍性的春化可逆性並不存在。阿瓦江認為春化階段由二個階段組成。第一階段是形成必需的

營養物質，第二階段是同化這些營養物質，而實質上就是通過春化階段。假如將預先春化處理了43天的冬小麥放在33°C溫度下加溫10天，則植株不能抽穗，因為營養物質已由於高溫作用而分解了。但是假如同樣地處理已春化時間更長的小麥，春化階段（即同化營養物質的階段——譯者）已經開始了，則33°C的加溫將不再能取消其春化過程。

阿瓦江（1950）發展了通過春化階段所需營養物質類型的概念，並指出將二年生植物嫁接在同一種（葫蘿蔔）同一品種的開花植株上則在低溫情況下第一年就開花了。

通過春化階段有二個小階段的概念解釋了階段發育理論上很多不明白的現象，例如，植物在黑暗中開花等。

阿吉尼揚（A. A. Агинян, 1950）的研究指出，受精後5—10天收下的冬小麥穗子發芽時春化階段通過的時間可以縮短10天。同時有些植物，除掉了穩定植物遺傳性的胚乳後，其類型形成就飛速地開始。從一個小麥變種變成另一個變種。阿吉尼揚以此來說明在山中常見的類型形成過程加強的現象，山中的不良條件使植物不能獲得成熟的種子。

階段發育的理論亦總結了光週期現象，指出了它的階段本性（光照階段）。沒有這種理解，光週期現象就始終是隔絕的現象，不可能創立個體發育的一般理論。和春化階段的情況一樣，通過光照階段時，整個過程是不可逆的。卡查良（B. O. Казарян, 1952）的試驗證明了當開花植株重新生長出營養枝來時所謂徒長的原因是由於並非全部生長點細胞都通過了光照階段，故當外界環境條件變化而不允許它們通過光照階段時，從這些細胞中就長出營養枝。細胞的異質性是由於蛋白質的等電點不同。

除了對遺傳及選種的意義外，階段發育理論在瞭解植物對不良環境條件的抵抗力現象上亦起了很大的作用。首先它論證了一個概念，即抗旱性及對土壤鹽化的抵抗性不是靜止的特性，而是動的、在植物個體發育中發展着的特性。階段性的原則也解釋了各臨界期的存在，臨界期是植物體各發育階段的反映。

同時應該指出，對抗旱性（抗脫水和過熱）具有巨大意義的原生質膠體化學特性如原

某些鹽生植物和淡生植物的呼吸強度

植物	一克物質每小時放出CO ₂ 的量(毫克)	
	濕的	乾的
Artemisia maritima L. var. salina (未開花的)	3.58	14.5
Artemisia maritima L. var. salina (開花的)	3.43	11.0
Artemisia sp. (未開花的)	2.92	8.5
Artemisia sp. (開花的)	2.01	4.6
Plantago salsa Pall (未開花的)	1.56	12.6
Plantago salsa Pall (開花的)	1.15	8.7
Plantago media L. (未開花的)	2.03	9.3
Plantago media L. (開花的)	1.37	7.2
Plantago major L. (未開花的)	3.17	15.3
Plantago major L. (開花的)	2.62	10.3

生質的黏性、彈性、束縛水的數量亦都符合於進行着的發育階段的變化。例如原生質的黏性是植物高度抗熱性的主要原因之一，在幼苗到分蘖期就增加而在禾穀類作物的孕穗期及雙子葉植物的結莖期顯著降低。在原生質的彈性特性方面亦可以看到類似的變化，這

種彈性特性在很大程度上決定着植物的抗脫水性(Генкель, 1956)。

不但是原生質的膠體化學特性,還有很多其他的生理過程亦反映了階段的變化。在上表中列出很多鹽生植物和淡生植物轉入開花期時葉子呼吸強度的變化(下降)。

由於植物在幼年時期有很高的可塑性,故曾製定了在播種前鍛練植物適應於乾旱和鹽鹹化的方法(Генкель, 1946, 1954)。

階段性的原則亦使我們能正確地分析植物的衰老與復幼的問題。從階段性原則的觀點來看,連續進行着的衰老過程的進行雖是連續的,但是不平衡的。假如冬小麥處於不適合的條件下(如高溫),則其衰老過程比正常進行其發育的植物較為緩慢。

多年生植物的衰老過程是連續地進行的,雖然像世界爺屬的衰老過程可以延長到幾千年。

按克林克的意見,衰老的過程不是連續地進行,而是與相反的復幼過程相間循環地進行的。根據理論,復幼不是回到原來的,而是新生。按克林克的意見,有機體的年齡是由進化上形成的生活勢所決定的。照這種概念看來,有機體的全部發育並不是指獲得新的東西,而是指有機體本身發育最初期所具有的生活勢的損失、耗費和揮霍。

克林克的一個重要的原理是關於生物年齡的概念和總的與個別的年齡性(Общая и Собственная Возрастность)的概念。日期的年齡並不能說明生物年齡。就如我們都清楚地知道,嫁接的蘋果樹遠較自根的蘋果樹壽命短。換言之,不是年份的數字而是有機體總的情況決定它的年齡性。生物年齡表示出年齡特徵,克林克就曾很巧妙地在某些形態特徵中進行挑選。克林克的理論認為總的年齡是整個有機體的年齡,而個別的年齡是個別器官的年齡。例如,下部葉子就是個別的年齡大而總的年齡小,因為它們是在母體的個別年齡性很小的時候長出來的。在實際工作中區別這兩種年齡性是十分重要的。例如要飼養蠶就必須從老桑樹上採個別年齡比幼年樹更小的葉子。

克林克確定了,桑的幼年樹、中年樹和老年樹的葉子彼此間有顯著的區別。老樹上的葉子蠶不吃,中年樹上採下的葉子蠶吃,但不如從幼年樹上採下的愛吃。因此,扦插桑樹時應取幼年植株。

能不能認為在一個個體的範圍內能發生個體發育過程中的真正的復幼?我們認為這未必有可能。

在克林克的理論中有一個十分有害的斷言,即承認發育過程有部分可逆性。李森科在其階段發育理論中指出,發育並不後退,而永遠只是前進的。假如承認在個體發育中有復幼過程,則必然只有承認發育的可逆性。

真正的復幼在有性繁殖時及較弱地在無性繁殖時可以觀察到。假如砍去樹木,在樹幹基部萌發出休眠芽,這些休眠芽仍保持着較年幼狀態的特點。但是這不是復幼而是被阻礙的衰老,因為休眠芽比植株衰老得慢得多,從階段發育觀點看來,它們之所以未衰老是由於沒有經過各相應的發育階段。卡查良(B. O. Казарян, 1952)對後者作了很好的說明,他解釋了奧地利學者摩利斯(Г. Молиш)的試驗實質。大家都知道,摩利斯摘下了木犀草的花且能在幾年內保持木犀草的一年生植株。卡查良指出,在這裏起作用的並不是摘去了花,而摩利斯認為摘去花是有根本意義的。根據他的意見,摘去花後植株沒憔悴,所以沒有死亡。而卡查良的許多試驗中說明了,摘去木犀草的花後植株憔悴得更甚,而不

是較輕，正好與摩利斯的證明相反。卡查良指出，木犀草所以不死亡是由於秋季和冬季在溫室內沒有通過光照發育階段的條件。

克林克認為年齡曲線可以表示出個體發育中形態特徵的變化。該曲線有上升分支與下降分支。在曲線的上升分支上“復幼”將減少該年齡特徵的表現，而在下降分支上則增加其表現。例如棉花下部的葉子幾乎是完整的，而以後幾層的葉子缺刻越來越增加，而後在曲線的下降分支上缺刻又開始減低。應用克林克的術語，環境條件影響着衰老和“復幼”。假如根據別爾斯卡婭（Н. Н. Бельская）的材料，灌溉糖用甜菜會引起復幼，硝酸肥料亦起作用，而磷酸肥料能加速衰老過程。“引起復幼”這個說法本身是不恰當的。關於這方面馬克西莫夫敘述得更正確得多（1948），他在自己著的教科書中這樣寫道：“克林克的同事們的研究工作說明了，含氮的肥料能阻止衰老，促使有機體較長期地處於較年幼的狀態，相反的，磷酸肥料却加速衰老過程”（432—433頁）。馬克西莫夫完全正確地談到有機體處於較年幼的狀態，而不是說復幼。克林克完全錯誤地論述了辯證的矛盾，按照他的意思，這個矛盾就是植物發育的動力。他將這個動力看成是處於衰老和復幼對立面的鬥爭和統一中。

只有在三種情況下可以承認有復幼現象：（1）在有性繁殖時；（2）在無性繁殖時；（3）生存條件改變而產生新類型生成時。

在所有這些情況下有機體已經超出個體發育的範疇而進入系統發育的範疇了，亦就是已經形成了另一個後代或甚至形成新的類型了。

克林克所謂的復幼並不是復幼，而只是生長過程強烈的再生。這時所見到的年齡特徵的微弱表現是由於進行着的生長過程的加強及分化的落後。從生理學觀點來講，幼年時葉子的缺刻小是由於最初二個發育時期進行的強度太大，以致分化期落後之故。而相反的，在老年時過慢的速度反使分化不能完成。可見不同的外界環境條件對各個生長時期的影響不同。

表面上看來這情況好像是回復到過去的，但這不是回復，而只是生長過程進行比較強烈。此時植株並不變得更年青而總是繼續衰老。衰老過程的強烈進展當植株從一個階段過渡到另一個階段時可以觀察到。在某一個發育階段的範圍之內衰老過程始終進行，但速度較慢。

可見較靈敏的年齡特徵不是形態上的而是生理上的，亦就是那些與膠體的衰老過程有關的特徵。葉內水分含量亦是這些特徵之一，它自下而上有規律地減少，即隨着植株總的年齡的增長而減少。每個葉片在其發育過程中亦改變水分含量。在幼年葉片內水分含量最高，以後就越來越降低，幾乎減少到幼年葉片的一半。因此年齡的變化雖然在植株生命中起着非常大的作用，但它們自己都跟隨着階段變化的進行。

綜上所述顯然可以得出結論，植物發育唯一的一般生物學原則是階段發育原則。年齡變化亦起重大作用，但它們是在階段變化的基礎上進行的。

雖然我們不同意克林克關於個體發育過程中有機體復幼的理論，但我們應該指出，在個體的生活過程中有機體內可以觀察到某些變異，這些變異與真正復幼時有些相像。

對這些變異我們建議採用以前應用過的有機體的更新這個術語。更新不是復幼，因為更新是在連續進行的衰老過程中在階段變化的基礎上進行的。

在復幼時出現新的個體，且發育的週期重新開始。而有機體的更新則動員自己所有的一切潛力及改組其細胞在原生質的膠體化學特性、亞顯微鏡特性以及生物化學特性的化變方面的內含物。細胞的任何分裂都是細胞的更新，因為在任何分離時均形成一個母細胞和一個子細胞，而不是二個子細胞。在染色體分離時常能看到有絲分裂的實質。從我們的觀點來看，更重要的過程是在有絲分裂的最初幾個時期中進行的，這時休眠的核重新改組，馬卡洛夫指出，在很多情況下亦形成新的染色體。

無絲分裂時更新的程度顯然要比有絲分裂時為小。這可以從下面情況看到，高等植物的無絲分裂常在須要迅速生長的地方進行，例如嫁接組織癒合處及受到傷害時(Михайлов Г. Р. 1955)，同樣的亦在形成多核細胞的情況下進行，多核細胞常在休眠狀態結束時形成(Петровская, 1954; Окнина 和 Борская, 1954)。特別強烈的，已經可以稱為復幼的更新在核的減數分裂時進行。未必要再去認為新的性細胞一定是由較簡單的非細胞物質形成的。在四分體和胚囊形成時形成新的結構是完全可能的和可以理解的。可見任何分裂都可以引起兩類細胞的更新，但子細胞的更新比母細胞的強得多。

只有在單細胞有機體分裂時方能見到真正的復幼，因為相應的實驗材料證明，在每一次分裂時都形成有機體子細胞。1947年金傑里證明了，將細菌在活着時染色，分裂後的細胞着色不同，即其生理上的不同性被發現了。以後斯脫列辛斯基(М. И. Стрешинский)和捷克學者馬拉克(И. Малак)證實了和發展了這些概念。

應該指出，在單細胞有機體分裂和多細胞有機體的細胞分裂間有很大的原則性的差別。在前一種情況下形成新的個體，而在後一種情況下只形成多細胞有機體的個別細胞。換言之，在前一種情況下有真正的發育，而在後一種情況下只是生長現象。無疑的，單細胞有機體完全可以與整個多細胞有機體相比，而不是與個別細胞相比。

應該強調指出，多年生有機體尤其是樹木品種的更新程度比一年生有機體的大得多，因為木本有機體是由第一、第二及其他層分枝組成的複雜的個體。我們並不同意一棵樹就是個體羣，但是我們強調其各個別部分的某種獨立性和它們的異質性，而就是這個使更新過程有了很大的可能。

多年生木本植物的更新過程在休眠狀態時進行得特別強烈。與細胞原生質的獨特性有關的休眠過程除了是形成植物很高的抗寒性的原因之一以外，同時還起另外的作用。在我們的工作中(Генкель, 1948; Генкель 和 Окнина, 1948)已經指出了有胚胎過程的存在，這個過程以後又成為生長過程正常進行的條件。

休眠狀態時核糖核酸和去氧核糖核酸的含量減少(Петровская, 1945)。核糖核酸的含量降低得特別多，為了能在結束休眠狀態前，即強烈生長開始以前迅速地生長。某些極簡單的有機體在受到外界不良影響而形成硬壳的過程中發生核分裂及在結束休眠時產生新生體。在冬眠狀態時進行的原生質亞顯微鏡和顯微鏡結構變化的過程，引起原生質內蛋白質及細胞其他細胞器的變化。

隨着新的，變小了的，形狀和結構都不相同的質體的形成，質體亦發生了部分破壞。它們的結構較更緊密(Генкель 和 Морозова, 1957)。阿歷克山德洛夫和舍甫琴柯(Александров 和 Савченко, 1950)發現了質體冬天凝聚的現象。

所有這些再一次證明更新，在某種情況下還有復幼(減數分裂)可以在細胞內部進行，

在復幼的情況下導致階段的取消，而在更新的情況下則是在進行着的階段變化的基礎上加強生長過程。

上述所有的問題着重指出了階段性的原則在認識很多重大的生物學問題上的意義。我們闡述的許多原理是以大量的實驗材料為根據的，我們認為，另一些原理應該成為進一步地證實自己及進行辯駁的將來試驗研究的出發點。

蘇聯科學院季米里亞席夫植物生理研究所(蔣諧音譯)

參考文獻

- [1] Авакян А. А. и Ястреб М. Г. 1949. О необратимости Стадийных процессов. "Агробиология" N. 6.
- [2] Агинян А. А. "Агробиология" N. 3.
- [3] Александров В. Г. и Савченко М. И. 1950. О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимний период. Труды биологии АН СССР. серия VII. выпуск 2.
- [4] Володарский Н. И. 1954. Теория стадийного развития и возрастность растений. Успехи современной биологии т. 37, выпуск 3.
- [5] Генкель П. А. 1946. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Труды института физиологии растений т. V, Выпуск 1.
- [6] Генкель П. А. 1947. О физиологической неоднородности разделившихся клеток у одноклеточных организмов. Бюллентель Московского общества испытателей природы.
- [7] Генкель П. А. 1948. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы. Вестник. Академии наук СССР N. 8.
- [8] Генкель П. А. 1954. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения. Издательство АН СССР.
- [9] Генкель П. А. 1956. Диагностика засухоустойчивости растений и способы ее повышения. Изд. АН СССР.
- [10] Генкель П. А. и Окнина Е. З. 1948. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы. Труды института физиологии растений. Т. 6, Выпуск 1.
- [11] Генкель П. А. и Окнина Е. З. 1954. Диагностика мороноустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. Издательство Академии наук СССР.
- [12] Генкель П. А. и Морозова Р. С. 1957. Электронномикроскопическое исследование хлоропластов *Bellis perennis* в связи с переходом в состояние зимнего покоя. "Физиология растений" N. 6.
- [13] Есрейкин А. К. 1939. Доклады Академии наук СССР, 25—308—310.
- [14] Козарян В. О. 1952. Стадийность развития и старение одноклеточных растений.
- [15] Кожин А. Е. 1946. Вопросы изучения стадийности развития однолетних растений. Известия АН Арм. ССР. И 5.
- [16] Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. Сельхозгиз.
- [17] Лебедев А. М. и Сергеев Л. И. 1936. Регенерация Яровизированных растений после повреждения точек роста. Дан, т. II, № 1.
- [18] Лысенко Т. Д. 1948. Агробиология. Сельхозгиз.
- [19] Максимов Н. А. 1948. Краткий курс физиологии растений. 8-ое изд. Сельхозгиз.
- [20] Максимов Н. А. и Генкель П. А. 1949. Теория стадийного развития и ее значение для физиологии растений. "Журнал общей биологии". т. X, № 1.
- [21] Михайлова Г. Р. 1955. Цитофизиологический анализ процессов, происходящих при ранениях и прививках растений. Автореферат кандидатской диссертации, Москва. Институт физиологии растений АН СССР.
- [22] Мичурин И. В. 1948. Сочинения т. I. Сельхозгиз.
- [23] Окнина Е. З. 1953. Процесс стратификации семян косточковых и съмячковых плодовых растений при прорастании. Труды института физиологии растений. т. 8, выпуск 1.
- [24] Раузумов В. И. 1954. Среды и особенности развития растений. Сельхозгиз.
- [25] Петровская Т. П. 1954. Изменения нуклеиновых лислот в цветочных почках в состоянии

- покоя. ДАН. СССР. 99, № 3.
- [26] Родионов А. 1949. Изучение стадии яровизации у плодовых растений. "Сад и огород" № 6.
- [27] Сергеев Л. И. 1953. Выносливость растений. Изд. Советской науки.
- [28] Gregory F. golnol Purvis O. N. 1938. Ann. Bot. London. N. 6. 2. 237—251.
- [29] Окнина Е. З. и Борская Е. И. 1954. Многоядерность в клетках семян и почек плодовых культур. Известия АН СССР. сер. биологическая, № 5.