

科學譯叢

使用示蹤原子在植物生理學 研究中的新成就

417L

科學出版社

內 容 提 要

原子能的和平利用，在蘇聯已獲得很大的成就。近年來蘇聯科學家，已將原子堆的產物——示蹤原子，應用到農業生產和生物學的研究工作方面都已得到重大的成就。本書一共選譯蘇聯專門刊物上的三篇論文，第一篇使用示蹤原子等方法，在研究甜菜體內蔗糖的合成，可得到一些明顯的效果。第二篇文章是使用示蹤原子以及色層分離法來研究植物的根部營養，新的研究被所獲得的結果，當可在作物施肥工作上，得到好些幫助。第三篇文章是使用放射性鈣來噴射植物的葉子以後，來探討這些放射性鈣在植物體內是如何移轉的。第四篇文章是說明放射性碳素被植物吸收之後，在植物體內的運輸情況。

以上三文都是使用示蹤原子的方法來研究植物體內的各種生理過程，且獲得明顯的成就。此書可作為農學工作者、植物學工作者的參考資料。

使用示蹤原子在植物生理學 研究中的新成就

原著者 庫爾薩諾夫院士等
(Академик А. Л. Курсанова и др.)

翻譯者 劉 富 林 等

出版者 科 學 出 版 社

北京東四區帽兒胡同2號

印刷者 北 京 新 華 印 刷 廠

總經售 新 華 書 店

書號：0242

(譯)150

(京)0001—3,780

字數：35,000

1955年7月第一版

1955年7月第一次印刷

開本：787×1092 1/32

印張：1 3/4

定價：(8)二角七分

目 錄

糖用甜菜內蔗糖的合成和積累.....	
..... A. Л. 庫爾薩諾夫(1)	
植物的根部營養及其新研究法.....	
..... Е. И. 拉特涅爾、И. И. 科羅索夫(14)	
在根外施用放射性鈣 Ca^{45} 時,它在植物體內的移 動.....	
И. В. 莫索洛夫、А. Н. 刺普興娜、А. В. 帕諾娃(29)	
在田間條件下應用示蹤碳素觀察同化物的運輸...	
..... В. Н. 諾爾凱維奇(32)	
應用氮的同位素 N^{15} 來研究植物的氮素代謝.....	
..... Ф. В. 土爾曼、 М. А. 古明斯卡婭、Е. Г. 普累舍夫斯卡婭(37)	

糖用甜菜內蔗糖的合成和積累*

A. Л. 庫爾薩諾夫院士

多年來，在科學雜誌上關於綠色植物內形成蔗糖的方法問題從未絕跡過，但是在這裏尚未得到過決定性的成就。

關於轉化酶——一種在植物內分佈很廣的酶——的轉化作用過程中，蔗糖合成的最初概念，無論在實驗中和在這一反應的能量平衡的計算中，都遇到許多困難。因此這一觀點的擁護者逐年在減少着，甚至培根 (J. S. D. Bacon, 1952) 所做的新的研究工作也並未改變這方面所引起的普遍懷疑，這些研究工作指出，轉化酶不僅能引起蔗糖的水解，而且能把果糖的根轉移到其他的接受體上去。

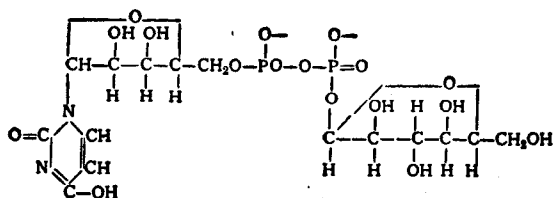
近來曾發表過這樣的觀點：在蔗糖的生物合成之前，先發生參與反應的一種或兩種單醣的磷酸化作用。這種概念在1931年為A. 奧巴林和A. 庫爾薩諾夫(1931年)所發展，經過各種演變而傳到我們這一時期，而在赫西德(Хассид)、杜多羅夫(Дудоров)和巴爾喀爾(Баркер) (Hassid, Doudorff and Barker, 1944)的研究工作中似乎已証明了這一概念，因為這些作者最後已能藉微生物 *Pseudomonas* 所分泌的蔗糖磷酸化酶之助，把葡萄糖和果糖的磷酸合成蔗糖。但是隨着這些成就而來的却是失望，因為如果不估計到若

* 1954年4月6日在全蘇植物學會全體會議上的報告。

干間接的指示(Meeuse, Eijk and Latuasan, 1952; Turner, 1953)則在高等植物內雖然非常詳細地找尋了這類酶,而終未得到良好的結果,這使我們不得不承認M. 杜多羅夫和其他作者所發現的蔗糖的生物合成法僅不過是自然界中的附帶作用,或在任何情況下,這不是自然界中的主要合成法。

布喀寧(J. G. Buchanan; 1953)對順利地解決關於植物內蔗糖合成的機轉問題,提供了新的希望,他觀察糖用甜菜葉內蔗糖磷酸酯的形成,並認為這種磷酸酯是從葡萄糖-1-磷酸酯(глюкозо-1-фос-фата)和果糖-1-磷酸酯(фруктозо-1-фосфата)合成的。因此,布喀寧的這些新材料使我們重新回到20年前為A. 奧巴林和A. 庫爾薩諾夫所創的最初假說,這一假說認為在形成蔗糖前先合成蔗糖磷酸酯(фосфоро-сахароза)。無疑,所得到的結果尚需要進一步加以仔細地研究和證明。

最後,刺蘆阿爾(Лалуар)和卡爾定(Кардинь)(Leloir and Cardini, 1953)的材料是更有希望的,他們發現在小麥、蠶豆的胚中以及馬鈴薯的幼苗中有一種酶能進行觸媒作用,而由尿核苷二磷酸葡萄糖(уридиндифосфатглюкоза)形成蔗糖:



以上的化合物是藉磷化物的葡萄糖根轉移到果糖上以後產生的。在同一年布喀寧和其他的學者(Buchanan etc.,

1953) 發現的事實也是非常有趣的, 他們發現在糖用甜菜葉內具有光合作用最初產物之一的尿核苷二磷酸葡萄糖, 這可以藉示踪原子 C^{14} 和色層分離法加以証實。

因此, 目前我們重新有理由希望這一複雜問題能得到迅速的解決, 那就是在植物生物化學中發生了巨大的事件, 可以說在實踐上, 影響我國農業植物內蔗糖積累過程的新可能性已被發現。

但我們卻從這些一般性研究 (這些研究我們的實驗室也參加) 轉到關於糖用甜菜中蔗糖積累的較個別的問題上去, 這類糖用甜菜植物基本上保證我國居民的蔗糖供應。

由於這個緣故, 我還希望對甜菜植株內蔗糖的形成問題報導一些新的研究情況, 這是近年來在我們實驗室內進行的。正如我們所想像的那樣, 雖然合成作用的機轉問題得到了最後解決, 但目前這些材料已使我們按新的方式來研究糖用甜菜內蔗糖的合成過程, 特別是甜菜植株內合成蔗糖的地點問題。

由於我想尽可能簡要地敘述所得到的結果, 因此我所談的僅是根據我們的試驗所作出的最重要的結論, 我將盡量避免對這一工作作詳細的敘述, 因為詳細情節在已發表的論文中部分地可以看到。

運用放射性碳同位素 (C^{14}) 和紙上進行色層分離, 我們發現, 在光合作用時, 在糖用甜菜葉內形成的最初游離糖便是蔗糖。土爾庚娜 (М. Туркина) 進行了這些試驗 (庫爾薩諾夫和土爾庚娜, 1954), 並指出, 在有 $C^{14}O_2$ 存在的情況下, 如果使糖用甜菜的葉子在光下曝露五分鐘, 則大部分放射性碳素存在於蔗糖的成分內 (圖1), 而只有在後來才有少量的 C^{14} 出現在單醣內。

因為在糖用甜菜的葉內，單醣一般比蔗糖佔優勢，因此在葉內單醣的積累乃是次生的，這是酶分解蔗糖的結果，或者說是乙醣磷酯去磷酸作用的結果。

因此，這些結果指出，糖用甜菜內蔗糖的最初合成早在其葉內進行光合作用時即已進行。但是，這種植物的葉還能從葡萄糖和果糖第二次形成蔗糖。這一過程早在1937—1941年時期蘇聯科學家曾進行過特別詳細的研究，那時他們應用真空滲濾法（метод вакууминfiltrации），這一方法很容易觀察到活組織內酶的作用（庫爾薩諾夫，1936，1940年）。我並不預備敘述這些早已發表過的材料，但我要說明糖用甜菜葉內能夠從葡萄糖和果糖合成蔗糖的事實，這是帕夫苓諾娃（Павлинова）（1954年）在我們的實驗室內所進行的新實驗中得到證明的，她為了得到這種糖而應用了示蹤原子 C^{14} 和紙上進行色層分離。在用放射（同位素）顯跡譜法（радиоавтограмма）時很簡單地可以得到這些結果，並且具有很確切可靠的證據，這種方法顯示出糖用甜菜葉內由放射性葡萄糖和果糖轉化成工業上有價值的蔗糖（圖2）。

因此，我們應當得出這樣的結論：糖用甜菜的葉是一種能夠強烈形成蔗糖的器官，無論在光合作用過程以及次生過程——由葡萄糖和果糖都能在葉內形成蔗糖。但是要作出這一結論，還應該說明為什麼在糖用甜菜葉片內，蔗糖含量總是那麼低。對這一事實的說明具有這樣大的意義，以致使庫倫（Colin, 1916）對它構成這樣的結論：在甜菜植株內合成蔗糖的主要地方是短莖和根而不是葉子。這種意見幾乎為大家公認，而到了最近正是由於這種觀點，甜菜栽培農學家和製糖廠的技師在研究了甜菜植株後，認為根是一

种能够强烈合成蔗糖的特殊腺体，而葉子却是供給合成用原料(葡萄糖和果糖)的器官。

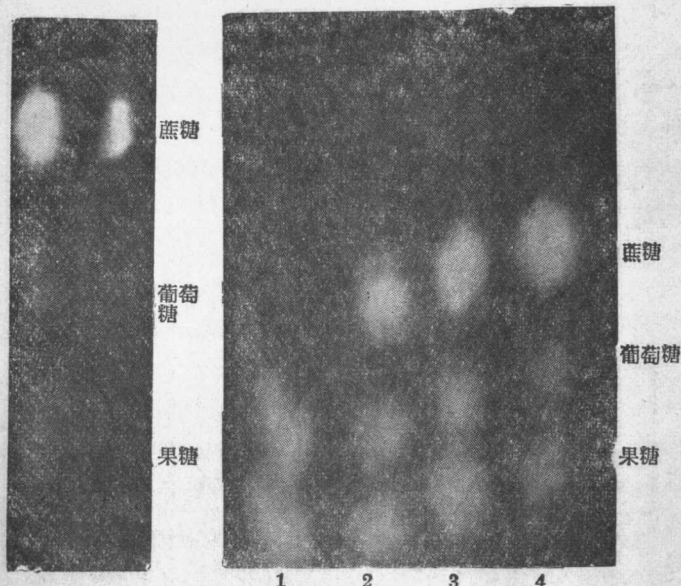


圖1 在有 $C^{14}O_2$ 存在時，糖用甜菜葉子在光下曝5分鐘後，葉內糖類的放射(同位素)顯跡譜。後兩種糖幾乎無放射性。

圖2 取自糖用甜菜葉內的糖類的色層分離譜(хроматограмма)。由於這些糖類具放射性，所以在放射(同位素)顯跡譜上糖類的斑點是發亮的。
1. 單糖滲透後不久的情况；2. 經過1小時的情况；3. 經過2小時的情况；4. 經過3小時的情况。

我們在利用示踪碳素(C^{14})和色層分析的情況下，在與M. 土爾庚娜和杜比尼娜共同進行的研究中(庫爾薩諾夫、土爾庚娜和杜比尼娜，1953年；庫爾薩諾夫和土爾庚娜，1954年)發現，蔗糖不僅是光合作用時葉內最初生成的糖

類，而且在頗大程度上是一種能動的化合物（подвижное соединение）；蔗糖很易從葉肉滲透到維管束的輸導細胞中去，並在維管束內很快地向根部移動。正由於這個緣故，所以在糖用甜菜葉片內蔗糖的含量很低。往往在有 $C^{14}O_2$ 存在時葉子在光下曝露 5 分鐘，如果葉子與植株不分離的話，則在維管束的中間部分可發現大量放射性蔗糖，同時葡萄糖和果糖（一般在糖用甜菜的運輸道路上不多見）在維管束內却出現得很晚，並且其量也不多。

上述情況可以用一個試驗來說明（見表）。

糖用甜菜在有 $C^{14}O_2$ 存在時於光下曝露 5 分鐘後，其葉內和維管束內所含的示踪性糖（每克鮮重的 記數計次數/分鐘）

	蔗 糖	葡 萄 糖	果 糖
葉片	29,600	3100	6060
葉柄下端的輸導束	993	微 跡	微 跡

在韌皮部的篩形細胞內是否有游離的蔗糖在移動，或與磷酸化合（庫爾薩諾夫，1952；庫爾薩諾夫和土爾庚娜，1954；Street 和 Lowe，1950），或與硼酸化合（gauch 和 Dugger，1953）（糖類能與這些酸形成酯）所形成的酯是否有離子的性質？這一問題目前我們正在研究中。

暫時我們只能判斷，蔗糖在糖用甜菜運輸導路上移動的速度為每小時 70—100 厘米，這使得篩形細胞內溶液流動流轉的假說成為可靠性很少（例如，見 Münch，1930 年），並使我們推測與活原生質接觸的分子進行移動的代謝性質。

特別值得注意的是，在維管束內糖類的移動不管怎樣強烈，但這種移動總是在運輸的道路上當糖類總含量幾乎

完全不變的情況下進行的，並且只有藉示踪原子之助才可能發現糖類的移動，因為示踪原子給我們一種可能性來觀察輸導系統中光合作用產物的出現和移動（圖3）（庫爾薩諾夫，土爾庚娜和杜比尼娜，1953）。

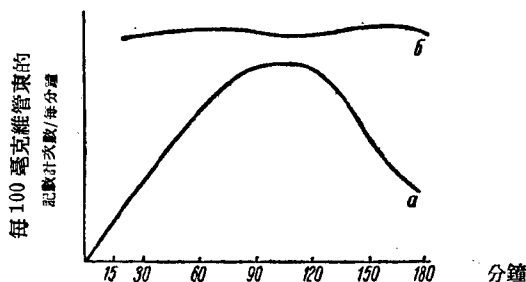


圖3 在糖用甜菜維管束內，示踪性糖類從葉子向根部移動的圖解。

- a. 含示踪性 C^{14} 的蔗糖；
- b. 糖類的總含量(毫克)。

這種結果指出，糖在篩形細胞內並不是成波浪形移動，而是根據如 П. 阿法納斯也夫 (1952) 所稱的一種“推移 (проталкивание)”原則而移動的，同時物質的移動是沿輸導系統的整個縱長進行，而並不破壞濃度遞減的恒定性與連續性。

我們與 M. 土爾庚娜共同進行的工作 (庫爾薩諾夫和土爾庚娜, 1952a, 1952b) 指出，輸導組織的活細胞具有很旺盛的呼吸作用，這種呼吸作用超過植物其他組織的呼吸。蔗糖移動的同時使輸導細胞的呼吸繼續高漲，這說明需要消耗大量能，這種能量用於分子在篩形細胞內的轉移 (圖4)。這裏使我們注意到維管束的呼吸在頗大程度上是依靠含鐵的氧化酶 (железосодержащий окислительный фер-

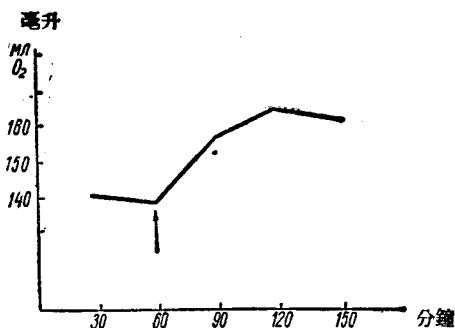


圖4 糖用甜菜維管束的呼吸(每克鮮重所需的O₂毫升數)。
箭头表示与蔗糖接觸的時刻。

мент) 來進行的, 这种酶在与有机物質接觸時还負有提高輸導組織的呼吸作用的任務 (M. 土爾庚娜和 И. 杜比尼娜, 1954)。

最後應該指出, 在糖用甜菜的維管束內, 情况与葉片組織內相反, 轉化酶的活動性幾乎与根內一樣不顯著 (土爾庚娜和杜比尼娜, 1954)。这保證了蔗糖在向根部移動時不会被水解分離。

因此, 我們便能作出第二個結論, 糖類是成蔗糖形態或某种最近似於蔗糖的衍生物形態从糖用甜菜的葉子移動到根部去的。这一結論在我們面前提出了最新和最尖銳的問題: 在这种情况下, 是否能在甜菜根部由葡萄糖和果糖合成蔗糖?

當我們根據文献上的材料來分析这一問題時, 我們与 O. 帕夫荅諾娃 (庫爾薩諾夫和帕夫荅諾娃, 1952) 作出如下的結論: 在實驗上, 尚未有人能在糖用甜菜的根內或短莖內發現过从單醣合成蔗糖的事实。在文献中所看到的許多相

同的指示(这些指示中所記述的是類似的一些情况)帶有方法上的錯誤,因此是不值得注意的(索科洛娃, 1951年, 1954年)。因此必須承認,在糖用甜菜根內或短莖內合成蔗糖的这一概念在頗大程度上是基於任意的假設而來的。

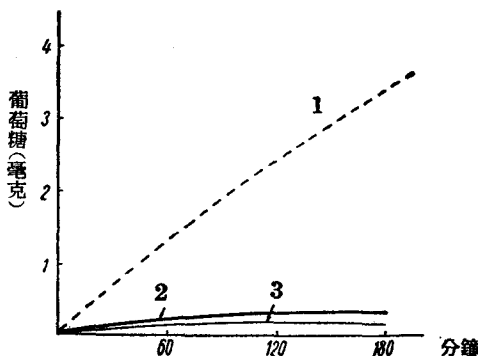


圖5 在糖用甜菜的各器官內由放射性糖類合成蔗糖(1953年8月)。

1. 葉; 2. 根; 3. 塊根的頭部。

爲了較合理地研究這一問題, O. 帕夫琴諾娃(1954)應用了同位素和色層分離的技術, 用這種技術便能很精確地証明, 糖用甜菜的根組織實際上是不能從葡萄糖和果糖合成蔗糖的。只有很幼嫩的小根(其重量爲10—20克)才被發現能合成蔗糖, 但在這樣的根內這一過程的速度不快於葉內合成速度的7%。到後來, 當根增大時, 在其中開始特別強烈地積累蔗糖, 而根組織內合成蔗糖的能也完全消失(圖6和圖7)。

O. 帕夫琴諾娃在甜菜生長最旺的時期, 對根和短莖各個部位的合成蔗糖能力進行了類似的研究, 並未發現任何地帶能從葡萄糖和果糖合成蔗糖。

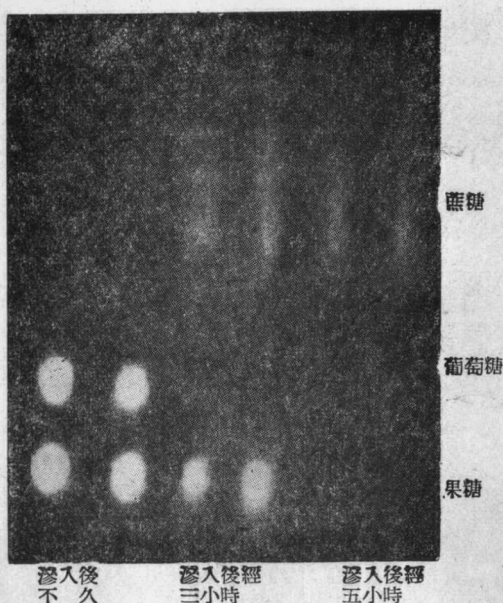


圖 6 取自糖用甜菜幼根(11 克重)的糖類之色層分離譜。由於葡萄糖和果糖具有放射性的緣故，所以這兩種糖在放射(同位素)顯跡譜上的斑點是相當光亮的。而所形成的放射性蔗糖是很少量的。

在圖 5 中所描繪的圖表是指 8 月中在糖用甜菜葉內、短莖內和根內，從葡萄糖和果糖合成蔗糖的平均速度。

因此，我們得出結論，在甜菜植株上，葉子是合成蔗糖的場所，在葉內，在光合作用時所形成的蔗糖是最初的游離糖，同時還能從葡萄糖和果糖第二次合成蔗糖。蔗糖以很大的速度從葉內移動到短莖和根部去，而事實上，短莖和根部本身已失去由單醣合成蔗糖的能力，它們只能接納來自運輸道路的蔗糖並加以貯藏。

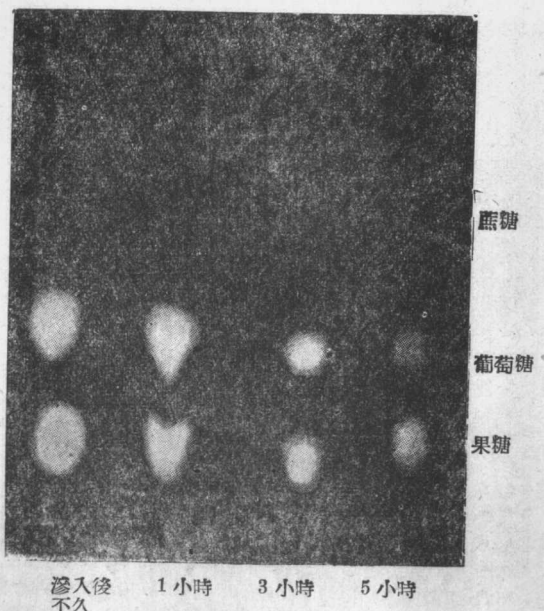


圖 7 情况与圖 6 同，但試驗所用的是成長了的根，而且正是强烈積累糖的時期(8 月)。

最後，我想再提一下，日拉爾(Жирар)和其他某些較老的研究工作者就是這樣來想像甜菜內糖的積累过程的。因此我們的研究工作僅在於：這些工作並不以間接的方法使我們作出這一結論，而是根據直接的實驗材料來作出這一結論的，而這些材料是利用近代技術獲得的，因此使我們相信我們的結論是正確的。

可以相信我們所得到的材料將引起製糖工業的工作人員注意，並使他們藉以進一步改善選種、栽培、保藏糖用甜菜的方法。

參考文獻

- [1] П. В. 阿方納斯也夫(Афанасьев); 1952. 論生物化学过程的若干理論問題。現代生物学的進展, 第 34 卷, 328 頁。
- [2] А. Л. 庫爾薩諾夫(Курсанов); 1936 年. 应用滲濾法來定量測定活植物組織中轉化酶的合成和水解作用。生物化学, 第 1 卷, 269 頁。
- [3] А. Л. 庫爾薩諾夫; 1940. 活的植物細胞內酶的可逆作用。苏联科学出版社。
- [4] А. Л. 庫爾薩諾夫; 1952. 植物內有机物質的移動。植物学雜誌, 第 5 卷, 585 頁。
- [5] А. Л. 庫爾薩諾夫和 О. А. 帕夫荅諾娃(Павлинова); 1952. 甜菜植株內合成蔗糖的地點問題。生物化学, 第 17 卷, 446 頁。
- [6] А. Л. 庫爾薩諾夫和 М. В. 土爾庚娜; 1952a. 維管束的呼吸。苏联科学院報告, 第 84 卷, 1073 頁。
- [7] А. Л. 庫爾薩諾夫和 М. В. 土爾庚娜; 1952 6. 輸導組織的呼吸和蔗糖的移動。苏联科学院報告, 第 85 卷, 649 頁。
- [8] А. Л. 庫爾薩諾夫和 М. В. 土爾庚娜; 1953. 应用同位素法來研究植物內糖類的移動。苏联科学院報告, 第 93 卷, 1115 頁。
- [9] А. Л. 庫爾薩諾夫和 М. В. 土爾庚娜; 1954. 糖用甜菜的輸導系統內能動糖類的類型問題。苏联科学院報告, 第 95 卷, 885 頁。
- [10] А. И. 奧巴林和 А. Л. 庫爾薩諾夫; 1931. 蔗糖的酶合成作用。製糖工業雜誌, 第 5 卷, 333 頁。
- [11] О. А. 帕夫荅諾娃; 1954. 应用同位素法來研究甜菜植株內蔗糖的合成。生物化学, 第 19 卷, 第 3 期。
- [12] В. Е. 索科洛娃(Соколова); 1951. 糖用甜菜溫度的適應和醣類代謝的特性。“果蔬的生物化学”集, 第 2 卷, 67 頁。
- [13] В. Е. 索科洛娃; 1954. 在糖用甜菜內最後合成蔗糖的地點。生物化学, 第 19 卷, 116 頁。
- [14] М. В. 土爾庚娜和 И. М. 杜比尼娜; 1954. 維管束呼吸系統的一些特性。苏联科学院報告, 第 95 卷, 199 頁。
- [15] J. S. D. Bacon: 1952. Transfructosidation by yeast invertase preparation. *Bioch. J.*, 18, 50.
- [16] J. G. Buchanan: 1953. The path of carbon in photosynthesis. XIX. The identification of sucrose phosphate in sugar beet leaves. *Arch. Bioch.-Biophys.*, 44, 140.
- [17] J. G. Buchanan, V. H. Lynch, A. A. Benson, D. F. Bradley and M. Calvin: 1953. The path of carbon in photosyn-

- thesis. XIX. The identification of sucrose phosphate in sugar beet leaves. *Arch. Bioch.-Biophys.*, **44**, 140.
- [18] J. G. Buchanan, V. H. Lynch, A. A. Benson, D. F. Bradly and M. Calvin: 1953. The path of carbon in photosynthesis. XVIII. The identification of nucleotide coenzymes. *J. Biol. Chem.*, **203**, 936.
- [19] H. Colin: 1916, Le saccharose dans la betterave. Formation et disparition. *Rev. gen. Botan.*, **28**, 289, 321, 368.
- [20] H. G. Gauch and W. M. Dugger: 1953. The role of boron in the translocation of sucrose. *Plant physiol.*, **28**, 457.
- [21] W. Z. Hassid, M. Doudoroff and H. Barker: 1944. Enzymatically synthesized crystalline sucrose. *J. Am. Chem. Soc.* **66**, 1416.
- [22] L. F. Leloir and C. E. Cardini: 1953. The biosynthesis of sucrose. *J. Am. Chem. Soc.*, **75**, 6084.
- [23] B. J. D. Meeuse, A. Van der Eijk and H. E. Latuasan: 1952. Sucrose synthesis in higher plants and high energy phosphate. *Bioch.-Biophys. Acta* **8**, 478.
- [24] E. Münch E.: 1930. Die Stoffbewegungen in der Pflanze Iena.
- [25] H. E. Street and Y. S. Lowe: 1950. The Carbohydrate nutrition of tomato roots. II. The mechanism of sucrose absorption by exised roots. *Ann. Bot.*, **14**, 307.

(刘富林译自“苏联植物学雜誌” *Ботанический журнал*, 1954年, 39卷, 第4期, 著者: А. Л. Курсанов, 原題: Синтез и Накопление Сахарозы у Сахарной свеклы, 原文出版者: 苏联科学院出版社)

植物的根部營養及其新研究法

И. Е. 拉特涅爾 И. И. 科羅索夫

根部營養是植物生活活動的最重要過程之一，它決定着收穫的多寡和收穫的質量；同時，由於我們能够使用各種不同的施肥方法，根部營養過程最容易受人的影響。

作為施肥的科學根據的植物營養，對於它的各種問題的研究，到現在已經取得了一些不小的成就；這些科學成就在很大的程度上應該歸功於 Д. И. 門捷列夫，А. Н. 恩格爾加爾特，К. А. 季米里亞捷夫、И. В. 米丘林、Д. Н. 普里里尼施尼科夫、В. Р. 威廉斯這些傑出的俄羅斯學者的活動。他們的科學思想，在蘇維埃研究人員的工作中，日益獲得更大的發展，不論是在理論方面，還是在實踐方面。在我國，現在正在研究農業生產中更有效地利用肥料的新方法，化學肥料工業也正在以廣大的規模發展着。

與此同時，農業生產不斷給科學工作提出越來越多的任務，而植物營養這一門科學的發展也在這一複雜過程中發現更多的亟待解決的問題。

為了在這一知識領域進一步取得成就，採用新的研究方法以使我們能够解決許多植物營養的複雜問題，將會起重要的作用。在這些方法之中，佔首要地位的是在植物生理研究工作中越來越廣泛而有成效地使用着的示踪原子法。