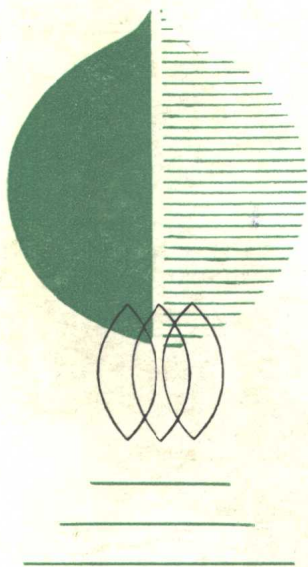




植物的氮代谢

〔美〕L. 比弗斯 著

科学出版社

植物的氮代谢

〔美〕L. 比弗斯 著

薛应龙 欧阳光察 译

科学出版社

1981

内 容 简 介

高等植物的氮素代谢与农作物的施肥,关系颇为密切。本书是近二十年来,较为新颖的一本有关植物氮素代谢的教科书。其内容分为9章:(1)氮的营养;(2)氨基酸;(3)氨基酸的代谢作用;(4)嘌呤、嘧啶、核苷和核苷酸;(5)核酸;(6)蛋白质;(7)种子中的氮代谢;(8)整体植物中的氮代谢;(9)果实成熟和叶子衰老时的氮代谢。从第1章至第6章,专门讨论植物中的氮素代谢及其生物合成和降解过程;第7章至第9章则强调这些代谢过程对植物生长发育中的重要性。

本书主要为介绍高等植物中氮素代谢作用的知识,提供一个较全面的最新的叙述。引用了七百二十多篇文献和大量的实验数据。

本书可作为从事植物生理学工作者、农作物栽培工作者以及大专院校生物系师生和农业院校师生的参考读物。

Leonard Beevers

NITROGEN METABOLISM IN PLANTS

Edward Arnold, London, 1976

植物的氮代谢

[美] L. 比弗斯 著

薛应龙 欧阳光察 译

责任编辑 黄宗甄

科学出版社出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1981年10月第一版 开本:787×1092 1/32

1981年10月第一次印刷 印张:11 1/2

印数:0001—4,540 字数:258,000

统一书号:13031·1726

本社书号:2353·13—10

定价:1.80元

序

鉴于最近的植物的氮代谢教科书是在 1959 年写的,当我被要求以这个题目为现代生物学丛书准备一本书时,看来这是一项非常值得并且适时的任务。最近的入门性的植物生理学和植物生物化学述及氮代谢;然而它们不可能充分包罗自 1959 年以来,由于前所未有的信息爆发而产生的对这个主题的增长了的了解。

因而这本书的目的是就我们对高等植物氮代谢的知识,提供我们一个全面的最新的叙述。在准备这份手稿时,注意力着重在与一般最常引用的细菌和动物系统不同的植物代谢的了解,用来证明一个可能的代谢途径,在植物中起着作用的知识,的总体常常要利用来源于一系列植物种和组织的数据。我试图把这些广泛而散布的知识,集聚成一种简缩连贯的形式。积累的材料来源是通过大量的文献征引表明的,因此本书除了满足氮代谢课程的需要外,将对在专门领域中的研究人员提供方便的文献来源。

本书可以分成两部分。起始的六章专用在氮代谢、生物合成和降解过程等的研究,最后三章则强调这些代谢过程在植物生长发育中的重要性。开端的一章叙述土壤中无机含氮组份的相互转变和讨论植物有效的氮源。接在无机氮吸收和向有机形式转变的评述之后,是关于氨基酸生物合成的一章。其后叙述了氨基酸代谢为其他细胞成分诸如生物碱、生氰的糖苷、生长激素、卟啉和辅助因子。接在讨论嘌呤和嘧啶核苷类和核苷酸类之后,是对核酸代谢的探讨。第六章讨论蛋白

质合成和它的调节。

在讲代谢的各章中,只要情况合适,就尝试把植物中特殊组份的存在记载下来。先讨论了该组份的生物合成,接着描述它们的降解或次生代谢。注意力引向那些尚未被研究或可能值得进一步研究的代谢领域。最后的三章叙述种子中、整体植物中和果实成熟和衰老中的氮代谢。在这些章中,我试着指出增长的代谢知识,如何推进我们对植物生长和发育的了解。

很多人帮助过手稿的准备工作。多年来我感佩国家科学基金会研究经费的支持,它使我得以进行许多本书中引用的我自己的研究。我感激许多作者和出版者,他们允许我引用图解和书中插图所需的资料。我特别感谢 H. H. Mollenhauer 博士和 J. W. Bradbeer 教授善意提供的先前未发表的电子显微照片。我要感谢 Cynthia Collins 夫人——她准备过好几张原始的插图,和 Irene Hackett 夫人——她有把我难读的手书誊写为最后打字稿的无可羡慕的任务。我感佩 Edward Arnold 编辑部的耐心和宽容,还必须特别感谢 A. J. Willis 教授对手稿的编辑审查工作。Willis 教授和他的在布里斯托尔(Bristol)以前的同事们,在不小程度上,帮助我从事氮代谢这一道路。1959年在布里斯托尔大学植物系的两天的访问给我提供了当时是最新的技术,这些技术使我在阿伯里斯威思(Aberystwyth)的威尔士大学学院完成我的哲学博士研究。凑巧在到布里斯托尔访问前的周末我遇见了 Patricia,她现在是我的妻子。我感谢她和我们的儿子 Richard 和 Kevin,感谢他们经常的鼓励和帮助。

L. 比弗斯

美国,俄克拉何马城,1975

新 书 简 讯

(1) 植物生理学室内实验法

〔美〕 P. B. 考夫曼 J. 拉巴威奇 A. 安德森-普劳蒂 N. S. 戈希 著

陈小彭 林启汉 译

每册定价 2.20 元

这是一本国外 1975 年出版的植物生理学室内实验方法的指导书籍,共分 9 章,包括 41 个实验,内容遍及植物生理学中的各个主要领域。其中不仅概括了近年来的基础理论进展及研究成果,并且应用较新的科学技术如透射及扫描电子显微镜、原生质体培养等于植物生理学的实验研究。实验内容较为新颖而全面,可用于验证基本原理,并提供详细、丰富的研究方法。

此书可供大专院校从事植物生理学教学和学习的师生,以及有关科技工作者等的参考。

(2) 生物科学参考资料 第十三集

每册定价 2.75 元

本集一共有 28 篇文章,基本上都是 1979 年 3 月间,中国科学院于北京举行的“生物膜学术会议”中宣读的综述性报告。本集首先介绍了近年来研究生物膜新使用的实验技术;然后从细胞学、生物化学、生物物理、有机化学、动物生理、植物生理、药理学、免疫学、肿瘤学等方面来研究生物膜的最近成就,作了综述性的报道。关于生物膜的研究,近年来发展迅速,对许多基本的生命活动过程、能量转换、物质运输、信息识别和传递、细胞发育和分化以及神经传导、激素和药物作用、肿瘤发育等都和生物膜有密切关系。这些重要问题的解决,都有赖于生物膜基本结构和功能研究的深入发展。

本书可作为生物科学工作者的阅读资料。

科学出版社出版

新华书店发行

目 录

序

1. 氮营养	1
1.1 氮源	1
1.2 固氮作用	4
1.2.1 固氮作用的生物化学	11
1.2.2 固定产物的利用和结局	15
1.3 硝酸化作用	16
1.3.1 羟胺到亚硝酸	17
1.3.2 亚硝酸到硝酸	18
1.3.3 化能合成作用	19
1.4 脱氮作用	20
1.4.1 亚硝酸还原作用	21
1.5 硝酸代谢作用	22
1.5.1 硝酸还原酶	22
1.5.2 亚硝酸还原酶	26
1.6 氨的进入有机结合	28
2. 氨基酸	31
2.1 蛋白质和非蛋白质氨基酸: 存在和分布	31
2.2 氨基酸生物合成	37
2.2.1 转氨酶	38
2.3 甘氨酸和丝氨酸	41
2.4 谷氨酸的反应	42
2.5 天门冬氨酸代谢	46

2.6	苏氨酸和异亮氨酸	47
2.7	含硫氨基酸: 蛋氨酸和半胱氨酸	50
2.8	赖氨酸	52
2.9	缬氨酸和亮氨酸	54
2.10	组氨酸	55
2.11	芳香族氨基酸	56
2.12	氨基酸生物合成同呼吸作用和光合作用的相互 作用	60
2.13	氨基酸生物合成的控制	61
3.	氨基酸代谢	65
3.1	尿素循环	67
3.2	氨基酸的脱羧作用	69
3.2.1	胺的合成	70
3.2.2	二胺类	72
3.2.3	芳香族胺类	73
3.2.4	氨基糖类	73
3.3	氨基的代谢	74
3.3.1	胺氧化酶	74
3.3.2	氨裂解酶类	75
3.4	氨基酸的羟基化作用	78
3.4.1	二羟-苯丙氨酸	78
3.5	生物碱生物合成	79
3.5.1	二氢吡咯和六氢吡啶生物碱的生物合成	79
3.5.2	含苯乙胺和异喹啉基的生物碱类	84
3.5.3	吲哚和喹啉生物碱类	87
3.6	生氰糖苷和芥子油的生物合成	88
3.7	生长调节物吲哚乙酸和乙烯的生物合成	92
3.7.1	吲哚乙酸	92
3.7.2	乙烯	93

3.8 卟啉生物合成	96
3.8.1 δ -氨基乙酰丙酸的合成.....	98
3.8.2 胆色素原的合成.....	99
3.8.3 尿卟啉原III的形成.....	99
3.8.4 原卟啉合成.....	101
3.8.5 原叶绿素 $\rightarrow$ 叶绿素.....	102
3.8.6 叶绿素合成的控制.....	103
3.9 辅助因子的生物合成	104
3.9.1 生物素(促生素).....	104
3.9.2 四氢叶酸.....	106
3.9.3 硫胺素焦磷酸.....	109
3.9.4 磷酸吡哆醛.....	111
3.9.5 辅酶A	112
4. 嘌呤类、嘧啶类、核苷类和核苷酸类.....	116
4.1 嘧啶类	116
4.2 嘌呤类	117
4.3 核苷类	119
4.4 核苷酸类	121
4.5 嘌呤和嘧啶的生物合成	125
4.5.1 嘧啶生物合成.....	126
4.5.2 嘌呤生物合成.....	128
4.6 核苷酸生物合成的补救途径	132
4.7 嘧啶和嘌呤的降解作用	134
4.8 脱氧核糖核苷酸生物合成	137
4.9 核苷二磷酸衍生物	140
4.10 吡啶和黄素核苷酸.....	143
4.10.1 吡啶核苷酸	144
4.10.2 黄素核苷酸	146
5. 核酸.....	150

5.1	核酸的成分	150
5.1.1	增色效应	153
5.1.2	杂交	154
5.2	植物材料的核酸含量	157
5.2.1	DNA	159
5.2.2	RNA	162
5.3	核酸合成	169
5.3.1	DNA合成的时期	170
5.3.2	DNA合成的机理	171
5.3.3	DNA聚合酶	173
5.4	RNA 合成	175
5.4.1	RNA 合成的调节	176
5.4.2	RNA 聚合酶	179
5.5	转录和基因产物	181
5.5.1	基因产物	182
5.6	RNA 转换和降解作用	183
6.	蛋白质	186
6.1	蛋白质的含量	186
6.2	蛋白质的成分	187
6.3	蛋白质的结构	188
6.4	蛋白质的性质	191
6.5	植物蛋白质的分类	192
6.5.1	结合蛋白质类	194
6.6	蛋白质合成	198
6.6.1	转录和遗传密码	198
6.6.2	翻译-核糖体	200
6.6.3	翻译-转移 RNA 的氨基酰化作用	201
6.6.4	翻译-启动作用	203
6.6.5	链的延伸	207

6.6.6 链的终止	209
6.6.7 核糖体循环	210
6.7 按照描述的顺序产生蛋白质合成的证据	210
6.8 蛋白质合成的调节	213
6.9 酶诱导作用	214
6.10 蛋白质转换	219
6.11 蛋白质降解作用	222
7. 种子的氮代谢	224
7.1 种子形成	224
7.2 种子蛋白质	226
7.3 种子中的核酸	230
7.4 可溶性氨基酸	230
7.5 种子发育时的氮代谢	230
7.5.1 蛋白质合成的体外研究	233
7.5.2 蛋白体的形成	235
7.5.3 非贮藏蛋白质的合成	241
7.5.4 种子发育时的氨基酸代谢	242
7.6 萌发	244
7.7 萌发时含氮组份的变化	246
7.7.1 蛋白质	247
7.7.2 萌发时氨基酸的代谢	251
7.7.3 核酸	253
7.8 非氮组份的变化	255
7.9 萌发种子中酶的来源	256
7.10 萌发时蛋白质合成的开始	258
7.11 种子贮藏和休眠时的氮代谢	260
7.11.1 生活力	260
7.11.2 休眠	261
8. 整体植株的氮代谢	265

8.1 胚的发育	265
8.2 脱-黄化作用和绿化	268
8.2.1 绿化	271
8.3 一年生和多年生植物氮的安排	277
8.3.1 苍耳的氮代谢	278
8.3.2 野生紫花豌豆的氮代谢	281
8.3.3 多年生木本植物的氮代谢	283
8.4 影响氮代谢的环境因子	286
8.4.1 光	286
8.4.2 湿度	289
8.4.3 温度	292
9. 果实成熟和叶子衰老时的氮代谢	294
9.1 果实成熟	294
9.1.1 RNA	294
9.1.2 蛋白质	295
9.1.3 氨基酸	295
9.2 衰老的特征	296
9.3 叶子衰老时的生物化学变化	297
9.3.1 蛋白质变化	297
9.3.2 氨基酸代谢	302
9.3.3 衰老时的核糖核酸代谢	303
9.4 衰老的调节和它的逆转	306
参考文献	309
索引	342

1. 氮 营 养

1.1 氮 源

作为植物代谢的需要,大多数植物从土壤溶液中获得氮.土壤氮的大部分主要是通过同“氮循环”相联系的生物的活动得到的.

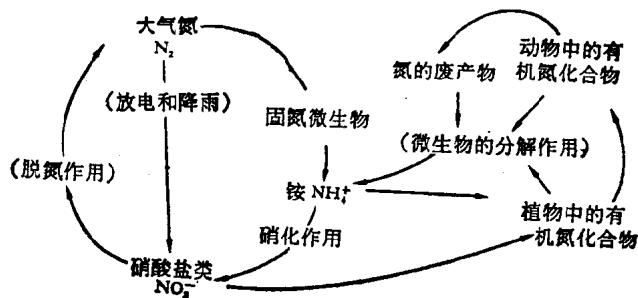


图 1.1 氮循环

这个循环的细节在后面予以讨论,但这一点是清楚的,所有的土壤氮最终是从大气氮发生的.土壤氮状况是一个固氮、微生物分解、硝酸化和脱氮过程的作用.从包含许多反应的观点来看土壤的总氮量和土壤氮的成分,同时存在巨大变化是不奇怪的.目前的土壤分析把土壤氮分为有机和无机部分,以及如表 1.1 所指出的大部分土壤氮是以有机形式存在的.无机氮进一步再分为结合氨、可交换氨、硝酸盐和亚硝酸盐;然而,在大多数土壤中亚硝酸是常常被忽略的.结合氨是从粘土矿物的扩展晶格中的层间阳离子 Ca^{++} 和 Mg^{++} 被氨替

换的结果。这个氨氮作为植物营养可能是无价值的。相比之下可交换氨和硝酸盐可以被植物利用和在植物营养中充作氮的主要来源。

表 1.1 土壤分析显示总氮量和氮部分成分的变化

土 壤	总 氮 (干重%)	无机氮 (ppm)			有机氮 (ppm)
		可交换氨氮	硝酸氮	结合氨氮	
衣阿华州					
克莱德*	0.402	6	31	124	3859
韦伯斯特*	0.233	3	6	117	2204
瑟曼 (Thurman)*	0.056	0	10	28	522
伊迪纳*	0.164	7	10	126	1497
海登 (Hayden)*	0.164	8	5	61	1566
俄克拉何马州					
高草大草原†	—	5.1	1.2	—	—
星毛栎, 马里兰栎林†	—	4.2	0.9	—	—
栎-松林†	—	5.5	1.0	—	—

* 数据引自 Nelson 和 Bremner^[456]。

† Rice, E. L. 个人交流: 从六个双月样品平均计算。

结合氨氮、有机氮是由差数计算的。

在许多土壤中硝酸盐存在的量比氨大。然而, 在有些草原野和硬木及松柏类森林中, 氨似乎是可利用的无机氮的主要形式。有人已经提出^[522], 生长在那种产地的某些草类和树木品种, 抑制了硝酸化作用过程, 因而停止了从氨到硝酸盐的正常转变。

已出版的大量的文献证实硝酸盐或氨, 对维持植物生长比较适宜。当然, 在土壤培养中, 引导的对比试验极难解释由于施用的氮源, 可能被土壤微生物有效地转变成其他形式的事实。

为了克服这个论点, 有人已经试图用营养溶液培养技术比较两个氮源的效果。然而, 尽管已做了许多这类比较, 它常

难于解释结果。由于硝酸盐或氨离子被生长的植物从营养基中取走时,有一个营养基 pH 的变化,因而这就难于判断在两个氮源中生长的相对差别是由于氮的可利用性的变化,还是由于对不同溶液 pH 的忍耐。从营养溶液中消耗硝酸氮造成向碱性移动;反之,植物用氨培养基生长时造成向酸性移动。这些 pH 的移动是由于阳离子和阴离子吸收率的差异。当氨盐存在时,阳离子吸收占优势;当硝酸盐存在时,阴离子吸收占优势。分析了大量文献,指出两种形式的氮都能被植物所利用。然而,吸收和同化这些离子受植物的碳水化合物状态,植物品种和植物年龄的影响^[606]。

在紫萍 (*Spirodela*)^[183] 和小麦 (*Triticum aestivum*)^[430] 的研究中,出现了氨离子阻止对硝酸盐的吸收和代谢。然而,组织分析显示硝酸盐在植物材料中的存在,清楚地表明硝酸盐是容易从土壤溶液中吸取的。硝酸盐的吸取似乎要依赖某些载体机理的发展,从而使硝酸盐容易进入组织。

虽然组织培养试验已清楚地证明植物细胞具有在无细菌污染时,从某些有机来源如氨基酸、酰胺和尿同化氮的能力,土壤中的有机氮化合物不像是代表对高等植物氮营养的主要来源。另一方面许多真菌可能大量地依赖那些氮源。

在寄生植物中例如槲寄生 (*Viscum* sp.)、美洲寄生子 (*Phoradendron* sp.), 氮是通过导管流的方式供给的,而这个来源可能包含有机和无机两种形式。在半寄生中,它们部分寄生在其他寄主的根上和产生与寄主根系相联系的吸盘,寄主也可能产生有机氮的组份以充作对氮的需要。然而,此外,半寄生的根系有可能吸取土壤的无机氮。在绝对寄生中,氮营养主要依赖寄主植物供应,因而氮的相当部分,即使不是全部,是从存在寄主植物维管束系统中的低分子量有机组份同化的。

在食虫植物中,氮营养是不局限在对低分子量组份的利

用,因为那些植物能水解蛋白质,它们氮营养的来源扩大到大分子氮的化合物。

有如以后讨论的,某些植物能从它们的固氮共生者那里获得相当数量的氮。这个氮可能是在固定过程中产生的氨或由共生者代谢活动的结果产生的有机氮如氨基酸或酰胺。

1.2 固氮作用

有人曾经估计在这个行星上每年固定一亿吨大气氮^[57]。这些大气氮转变为氨,是由自由生活的细菌和蓝藻以及由这些微生物同植物的共生联合完成的。

最初测出有机体有固氮的能力,是根据在固定过程中产生的氨的不那么敏感的实验室方法的化学估计,或利用氮的稳定的同位素 N_2^{15} ^[50]。然而,1966年证明固氮的有机体也有还原乙炔为乙烯的本领^[150]。产生的乙烯可以被灵敏的气相色谱技术很快地测出,从那时以来这个方法已被广泛应用。同有机体有能力进行固氮作用的扩展的知识一样,技术已允许进行植物、土壤、水等固氮活动的分析,因此目前有可能评价生物圈成员的固氮势。有人估计^[57]共生的豆科植物固定100—200磅 N_2 /英亩/年(112—224公斤/公顷/年),共生的非豆科植物50—100磅 N_2 /英亩/年(56—112公斤/公顷/年),蓝绿藻10—70磅/英亩/水稻作物(11—78公斤/公顷/水稻作物)。

在最近的评论中,Stewart^[59]已列出显示固氮的15属细菌。所有光合细菌加上各种兼性的好氧生物和绝对的厌氧生物具有这种能力。大部分详细的研究已在固氮菌(*Azotobacter*)和梭状杆菌(*Clostridium*)中进行。

在蓝藻中许多品种有固氮的能力。有意义的是这一群中

大部分自由生活的固氮成员以及念珠藻目 (Nostocales) 和多列蓝藻目 (Stigonematales) 的成员产生异形胞 (图 1.2a、1.2b)。已发现这些蓝藻产生的异形胞与它们的营养有关, 因而具有异形胞不再被认为是这些有机体分类的形态标准。更可靠的是, 异形胞的存在是自由生活形式固氮能力的指示, 而且有突出的证据表明异形胞是固氮的部位^[342]。在蓝藻和真菌的共生联合中, 如地衣类中发生的, 异形胞的形成并不是固氮的先决条件^[425]。

大量的固氮作用发生在高等植物同微生物的共生关系中。这个现象是产生根瘤的豆科植物的经典特性。根瘤代表根瘤细菌侵入豆科植物的位置。

自由生活的细菌在土壤根圈(根围)中存在。细菌共生者进入寄主常常是从根毛处发生的, 显然是由于细菌产生生长素而常常引起根的变形。细菌的侵入容易使细胞壁松散, 显然是由于同生长素的反应, 以及寄主对细菌联合的反应产生多聚半乳糖醛酸酶而消化细胞壁果胶质。在光学显微镜下, 进入根毛的位置像一个小折射点那样可以辨认。

它们进入根毛以后, 细菌开始组织成线状排成一行, 向细胞的基部直接延伸。侵染丝穿过根皮层组织的细胞, 并被纤维鞘包围。细菌所埋藏的线中的衬质或菌胶团物质, 是密度均匀没有可见结构的并可能是细菌粘液的组份。在侵染丝中每一细菌埋在一个囊中; 然而, 细菌即将从侵染丝中释放到寄主细胞时, 并没有可测出的囊。

侵染丝穿过或在寄主皮层细胞间直到它进入皮层组织的里层。已普遍承认线透入到散离在寄主组织中的四倍体细胞如图 1.3 所表明的。然而, 更新近的研究^[377]指出进入到四倍体细胞是不必要的, 而皮层细胞的多倍体可能是由前部侵染线分泌的产物所诱导的。细菌被释放到皮层细胞中, 在释放点