

植物生理 生化进展

第 一 期



北京植物生理学会 编辑

科学出版社

植物生理生化进展

第一期

北京植物生理学会 编辑

1344121



278804

科学出版社

1982

内 容 简 介

本集为北京植物生理学会编辑的不定期刊物,是中国科学院植物研究所植物生理室曾编辑的《植物生理生化译丛》的继续。本刊物主要介绍国内外植物生理学及植物化学方面的发展动态、重要成就、新观点新理想以及新方法的基本原理、运用原则和主要成果等。

本集包括 11 篇文章,全部是撰写的。其目录如下:

怀念罗宗洛教授;生物固氮作用;植物呼吸代谢对生长发育的调节控制;植物光敏素;满江红的光合、固氮、放氢和共生;景天植物酸代谢研究进展;光周期与植物开花;植物激素的作用机理;细胞膜与离子吸收;植物体内硝酸盐和硫酸盐代谢;植物的微量营养。

本书可供科研、教学等部门专业人员参考。

植物生理生化进展

第 一 期

北京植物生理学会 编辑

*

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

*

1982 年 8 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

1982 年 8 月第一次印刷 印张:9 1/2

印数:0001—4,500 字数:219,000

统一书号:13031·1964

本社书号:2670·13—10

定 价: 1.50 元

目 录

怀念罗宗洛教授.....	黄宗甄 (1)
生物固氮作用.....	陈华癸 李阜棣 (8)
植物呼吸代谢对生长发育的调节控制.....	阎隆飞 (23)
植物光敏素.....	傅家瑞 (31)
满江红 (<i>Azolla</i>) 的光合、固氮、放氢和共生.....	施定基 汤佩松 (48)
景天植物酸代谢研究进展.....	张维经 (68)
光周期与植物开花.....	任锡畴 (75)
植物激素的作用机理.....	潘瑞炽 (90)
细胞膜与离子吸收.....	赵微平 (103)
植物体内硝酸盐和硫酸盐代谢.....	赵素娥 (118)
植物的微量营养.....	吴兆明 (131)

怀念罗宗洛教授

黄宗甄

(科学出版社)

罗宗洛教授(1898—1978),浙江黄岩人,是我国植物生理学的创始人之一。曾任中山大学、暨南大学、中央大学、浙江大学教授和台湾大学校长、中央研究院植物研究所所长。解放以后任中国科学院上海植物生理研究所所长、中国科学院生物学部委员,并当选为中国植物生理学会第一届、第二届理事长。又被选为苏联农业科学院通讯院士、日本植物学会名誉会员。早年研究氢离子浓度对植物细胞原生质胶体化学性质的影响,在当时,这是开创性的工作。以后从事植物对铵态氮和硝态氮的吸收以及各种金属离子对铵离子、硝酸根离子吸收的影响。后又开展了我国植物组织培养和微量元素、生长素等方面的研究。解放以后,研究水分生理、抗性生理、辐射生理等。晚年致力于植物细胞生物学的研究,重视植物生理研究与生产实际的联系,曾亲自参加苏北沿海造林、西北地区干旱和盐渍对植物生长影响的研究,到华南从事橡胶树冷害等问题的调查研究。



罗宗洛 (1898—1978)

正是隆冬的日子,一位八十老人,瘦骨棱棱,嚎啕大哭,流不尽的热泪,正如岚山泪雨,情深似海。这位正直的老科学家,为敬爱的周总理的逝世,如此悲痛、如此愤恨,这是可以理解的:他热爱祖国、热爱党、爱戴周总理,为祖国的科学事业,贡献了自己的一生。

正值周总理写《雨中岚山》的著名诗篇时节,年轻的洛师恰在日本读书。他在十多岁毕业于上海南洋中学,接受了该校校长的建议,东渡日本。先在东京学习日语,然后考入东京第一高等学校预科学习一年,转入仙台第五高等学校,毕业后入北海道大学农学部,读完大学,又进入研究院,随名师坂村彻教授专攻植物生理学。1925年他发表了第一篇论文,从这篇论文开始,他不断地从事矿质营养的研究。当时日本的大学教育和科学研究,受到西欧尤其是德国学派的影响比较深远,德国的萨克斯(Sachs)和他的学生菲费尔(Pfeffer)是近代植物生理学的先驱者,这两位科学家学风谨严,对学生的教育极为严格,对日本的植物生理学界有一定的影响。因此洛师在日本所受的大学教育与科学研究工作,奠定了较为坚实的基础。他在日本很早得到博士学位,这在当时的留日学生中还是罕见的。

二

1936—1937年，我在函馆北海道大学水产专门部读书的时候，他已在原中央大学担任植物生理学教授。日本的教授偶尔对我说起有一位姓罗的留学生，在札幌北海道大学农学部学习和工作很多年月，了不起，得了博士。嗣后我又在日文的《动物与植物》的杂志上，看到了日本生物学家去中国访问的文章，他们在南京参观原中央大学时受到了洛师的接待，在文章中刊登了好些与洛师一起活动的照片，其中有一张是洛师主持的植物生理学实验室的内景。便是说，在1937年，我就知道罗宗洛是我国著名的植物生理学家。

抗日战争开始以后，1937年冬天我回国了，经过几年的抗日战争生活，1939年我进入浙江大学生物系读书。这个大学在那几年一直在搬家，一直在日本侵略军狂轰滥炸之下。流离颠沛，凄风苦雨，但也确实锻炼了人，我们进一步认识了国民党统治者的真正面貌。1940年浙大迁到了革命名城的遵义，那年春天，生物系贴出了一张通告，通知说有重庆来的中央大学罗宗洛教授，作关于植物生理学的学术报告。那天下午校本部何家巷最大的教室挤得水泄不通，这个大教室只容有一百几十个座位，却来了二、三百人。他讲的是有关植物生长素与微量元素方面的，大部分是他自己与他的学生所做的研究工作，也谈到微量元素的硫酸锰对燕麦胚芽鞘的伸长试验中，与生长素一样也能引起弯曲。说实在的，我自己本是对动物学很有兴趣的，我还没有学过植物生理学，但听了他的讲演，第一次看到这样动人的场面，敬仰之心油然而生，何况几年之前我就知道有这么一位科学家。事后我才从贝时璋、苏步青、陈建功三位教授处知道罗宗洛教授是应这三位老朋友的邀请，特从重庆来到遵义访游，来了之后又经过这三位教授的联系，被浙大聘为植物生理学教授。从1940年秋季开始，他率领了两位助教与两位研究生与他的一家人，来到了贵州。一位教授来校开设专业课程，一来就带来四位助手，这在浙大的校史上还是首次。

三

1940年下半年，浙大生物系随农学院从遵义迁至离此城35公里的湄潭县（第二年理学院的数学、物理、化学等系也相继迁来），我才正式开始学习植物生理学。洛师专门给生物系开设的这门课程，每周四小时，做两次实验，需要学习两个学期。他每次上课，两个小时连续讲课，中间不休息。因为旁听的人很多，教室很大，可容纳四、五十人，旁听的大都是农学院各系的讲师与助教。他讲课不发讲义，让我们自己作笔记，他自己带有事先拟定的提纲，桌上放一只怀表，每次讲课，按计划有步骤地讲完某一节课。讲得很生动，有启发，引人入胜。对有争论性的问题，把几个方面的论点和实验数据都摆了出来，当然最后也提出他自己的见解和今后的展望。每讲完一节或一章，必将有关的主要的参考书刊和重要论文介绍给我们，并指出这些书的优缺点。他讲一次课，不折不扣的两小时，下一节课开始的铃声响了，才退出教室。

每年，农学院几个系的师生，总会请他作一次学术报告，为了要容纳较多的听众，张罗一个讲演场所，也煞费苦心，多半是借用浙大附中的大教室。

除了讲课之外，他的主要工作还是做研究工作和培养年青的科研人才。在浙大可以

说是白手起家，筚路蓝缕，以启山林。生物系在湄潭县城的西门外，渡过湄江，一个修葺过的破旧小祠堂里有几间实验室，其中一间植物生理实验室，还有一间因陋就简的暗室。书刊、药品、仪器还过得去，农学院实验农场和各系实验室，也都近在咫尺，物理系实验室设在秀丽的湄江之滨，化学实验室在城里，借用药品、仪器和查阅书刊也还方便。在我们实验室外面，建了一丈多高的小水塔，用大木桶盛了十五、六担水，用竹管通入实验室，那就是自来水了。做实验一切得自己动手，播种试验的植物材料，洗涤玻璃器皿，高压或高温消毒，秤天平，使用显微镜，进行化学分析等等，洛师总是站在实验室里，注视着我们操作，有时还得纠正或指出我们的忽略或不正确之处，同时他自己也亲自动手，每天听取我们的实验过程和所得的数据，在显微镜下亲自观察我们的实验结果。

他指导我们如何阅读有关的书刊（以英文为主），他与国外科学家不断地交换论文的抽印本，经过多年的交换与积累，把收到的抽印本，按各个领域分门别类汇集起来，置于特别的小木箱中，供我们阅读，这对我们选择研究题目，有很大的帮助。他要我们每周举行一次学术讨论会，每人轮流主讲自己对某些论文的阅读心得，在寒假、暑假中，也从不间断。

那几年在他的实验室里，经常随他学习和研究的有七、八个人。有的研究课程是他给我们选定的。罗师母曾告诉我们，有时他对才进实验室的研究生选择论文题目以前，总要先经过深思熟虑，甚至独坐木椅上半天不说一句话。说实在的，选择一个论文题目，并不容易，我自己有时心血来潮，随便去进行一个实验，常常遭到失败或走了不少弯路。

洛师在日本以及在广州中山大学时代，主要是从事矿质营养方面的研究，到了中央大学之后，便从事植物激素与组织培养的研究，来浙大之前，他把注意力集中在微量元素方面，那几年我们的工作大多围绕着这个课题。有一次，崔激同志对组织培养，颇有兴趣，跃跃欲试，洛师便亲自教他进行根尖的组织培养的试验，几乎是手把手地教崔激如何操作。又有一次他与倪晋山进行微量元素对萌发的小麦种子胚乳中淀粉分解与溶蚀的研究，为了保证实验的准确性，在小麦种子的消毒操作中，小麦种子尖端的茸毛密集的部位，发现有些细菌，便采取了有效措施，做到消毒以后，完全消灭细菌。他的精炼、热情、纯朴，确实经得起苦难的磨折，耳濡目染，足使青年们充满了刻苦学习的生命力。

四

洛师喜欢读诗词，在家里闲时卷不离手。他所写的信和文章，词藻简炼，生动隽永。他精通的外国语除英文、日文以外，也谙德文，解放以后又学会了俄文。他的第一篇论文，是用德文发表的。在日本北海道时，他勤学小提琴，回国以后才停歇了。他对学生亲如骨肉，朝夕相处，风雨同舟。在国民党统治区，局势非常沉闷，我们大都是从东南沿海，颠沛流离到贵州，岁月艰难，忧国，贫困，愤懑，他除了对我们的研究和教学工作谆谆教导以外，在日常生活中，也是无微不至地关怀，每逢节日，我们总是他家宴的成员，每宴尽醉，说的是真心话，襟怀坦荡，披肝沥胆，泾渭分明。

有一年，浙大校方为了褒奖贝时璋教授（系主任）长期在浙大的业绩，让他休假一年，由洛师暂代系主任职务。不久，他看到一张名单，之后，便悄悄告诉我，生物系学生某某人是三青团员，要我们提高警惕。他当时对共产党还是不太了解，但他不观风使舵，不因循

苟且,也没有颓唐。1942年2月的寒夜,国民党当局为了镇压广大学生反对孔祥熙的“飞机带狗”事件,竟遣派特务疯狂镇压进步学生和助教,黑云压城,在遵义和湄潭两城逮捕了三位学生与一位助教。当时洛师担任湄潭浙大教师会常务委员职务,与几位教授仗义执言,对国民党的罪行,提出抗议,强烈要求释放被捕者,在会议厅中,在座谈会上,他慷慨陈词,怒斥特务的诬陷,在竺可桢校长及其他教授们的声援之下,配合着学生们的有力斗争,迫使国民党反动当局收敛起进一步对进步学生的镇压,不得不先后释放了三人(另一位学生终于被害于狱中)。

他的一个学生赴美国留学,洛师帮助这位学生凑集外汇,把他自己所有的外文图书,全部卖给贵阳的一所大学。我仅仅为了包装这批书籍,就工作了四、五天。

湄江山青水秀,溶碕深邃,茂林翠竹,鸟语悦耳,每年春秋两季,洛师一家人总是邀集我们一起远足野餐。我看青山多巍峨,他的高风亮节,铁骨铮铮,可是又这样温暖,深情。

五

1944年夏天,洛师应聘担任前中央研究院植物研究所所长,当时该所所址暂设在重庆的北碚,日军投降后,所址转移至上海,他又前往台北,兼任短期的台湾大学校长。总的说来,我们离开了浙大,离开了与生气蓬勃的大学生们在一起的校园生活,对我自己来说,也有离群索居之感,可惜从那时起一、二年之后,我们便中断了与浙大的密切关系。解放以后,科学院的各个研究所与各大学之间,也由于相互的联系不是那么水乳交融,从年青人身上汲取青春活跃的养料少了,同时对一个大学来说,失去了有才能的教授,也是很大的损失。今天,春色满园,桃李成林,植物生理学的发展,虽然已不能与往昔同日而语,如果科学研究机构与大学之间,真正作到鱼水的关系,那么祖国的科学事业,必定臻于更完善更高的水平。洛师来浙大时,当时对我们说,浙大这个学校气派不算大,某些方面底子较薄,可是在竺可桢校长领导之下,提倡实事求是精神,民主空气好,学术自由,尊重教授,这是他所向往的。不错,短短的几年间,在非常困难的条件下,取得较突出的成绩,这除了他本人的勤恳努力之外,能善于依靠浙大的优点,也是一个重要因素,使植物生理学研究工作在浙大的发展,蔚然成风。

1945年秋天,洛师在前往台北兼任台湾大学校长时期,曾一度返重庆联系工作,当时在北碚的科研单位均未能复员东返,曾请他报告当时的上海和台湾的科学研究机构和教育情况,他在结束语中曾提到,“台湾人民和东南人民说,赶走了狼(指日本统治者),却来了猪(指国民党),此话很典型,猪非常贪馋,猪鼻子只能拱毁农田庄稼。”作为一个有影响的科学家,在当时的国民党临时首都,在公开的群众集会中,坦率陈辞,实不可多得。

1948年冬天,杭州浙大发生进步的学生会主席于子三同学被国民党特务杀害的惨案,激起白区学生 and 人民反抗国民党的如火如荼运动,国民党当局为了镇压这次运动,竟株连到在贵州湄潭浙大原址养病的一位青年,他是洛师亲自培养出来的有发展前途的青年,因患肺病,暂时在湄潭疗养,国民党竟以莫须有的嫌疑与株连,竟逮捕了他。消息传到上海,洛师气得发抖,亲自写信给国民党有关当局,声言以一生信誉与人格保证,要求释放。国民党对洛师的亲笔的郑重的要求保释信件,来了回信仅敷衍一番,这也使他进一步识破了国民党的丑恶面目。

六

1949年夏天,上海解放不久,中央研究院植物研究所经过改组,成立了中国科学院植物生理研究所,嗣后又创立中国植物生理学会,出版《植物生理学报》和《植物生理学通讯》两种期刊,由于党的英明领导,植物生理学的发展是迅速的,业务蒸蒸日上,人才辈出。他身为研究所所长和学会理事长,怀着对党对祖国的热爱和衷情,日夜奔忙,奋发勤恳,孜孜不倦,充满了生命力。

1958年洛师应日本植物学会的特别邀请,前往东京参加该学会的年会,受到盛大的欢迎,他用日语宣读自己的论文,使与会的全体代表听来亲切欢欣。在那次大会上他被日本植物学会正式选为名誉会员。几天会期几乎把日本四面八方的老科学家都吸引来了。这些年来日本著名的植物生理学家如东京大学田村三郎教授与国际遗传学会主席、著名的遗传学家木原均等先后访华,都特地往上海访问洛师,他们返国撰文在报刊上发表访华收获,特别报道与洛师亲切会见的情况。这次洛师逝世消息传至日本后,也引起日本生物界的哀悼,如木原均教授亲自撰写悼念文章,寄交我国《植物生理学报》发表,可见他与日本科学界友谊的深远了。

可是有些年月,植物生理学与其他的生物科学一样,受到这样那样的干扰,比如李森科的阶段发育学说,这是一家之言,难免有强加于人的态势,阻碍了百家争鸣的精神,1957、1958年以后,科学家们噤若寒蝉,杯弓蛇影,余悸历历,尤其是浮夸风盛行,瞎指挥成风。他作为实事求是的正直科学家,针对那种不符合实际情况,不符合客观规律,以及某些部分的停滞倒退现象,他深感忧虑,此时此刻,要不要讲真话呢?他终于说了真话,也许有些话稍有点激动,没有得到相应的反应,而且引起了误解,因此他只好沉默了。1962年他出席北京召开的全国政协会议,在陈毅同志的再三鼓励之下,他和朱洗老师(当时的实验生物研究所所长,病危在沪,已不能来京出席大会)联名,在大会上对科学研究和教育事业作了直言不讳的发言。陈毅同志特别安排他在敬爱的周总理亲自来会听取发言的时候,让洛师登台发言,他站在总理面前,对基础理论在科学技术研究工作的重要性,对于教育工作中培养接班人,要择优选拔人才,不可仅重形式,仅做些表面文章的危害性,他以梅兰芳同志为例,名演员的一生是他从儿童时代开始一直到老年,与他终生精勤刻苦奋斗与名师传授分不开的。他对某些大学毕业生的分配工作,不重视本人的才能与业务水平,近似乱点鸳鸯谱。他再三呼吁,要遵照毛主席所提倡的“百家争鸣、百花齐放”的指示,真正做到学术民主,实事求是,反对弄虚作假,反对形式主义,反对报喜不报忧……”他的发言,震动了会场,反应强烈。这次会议以后,不久科学院党组当时负责人张劲夫同志,在几次的群众集会上,特地提到罗宗洛同志的某些意见,希望大家予以重视。

说实在的,洛师发言之前,他的挚友如陈建功教授(他当时任杭州大学副校长,也来京参加全国人民代表大会)等,还有我自己作为他亲近的学生,事先总是一再劝阻他的这次发言,可是他由于陈毅同志的鼓励,终于下了决心,抱着冒风险的心情上台发言。发言完毕感到失去知觉似的,一直回到住处之后,经过了好几小时,才算清醒过来,可见他当时的冒风险和紧张情绪。

七

解放以来,一直到1965年,他的工作除了领导植物生理研究所的科研业务以外,相当部分的精力在处理《植物生理学报》的编辑工作,每篇论文都要亲自阅读和修改。一个科学家对出版事业这样热心,也是少有的。他文笔精炼、简洁,我在阅读《植物生理学报》每期的全部校样时,深深地感到他编辑工作的认真细致。解放以前,他亲自主编过对国际交流的外文版的《中国实验生物学杂志》和中央研究院植物研究所印行的《植物学汇报》(也是外文版),尤其是前者,是私人出资印行的,在抗日战争期间,曾委托留在上海的朱洗教授协助印刷,该刊物出版后由巴金同志携带一大批,从上海经香港带到桂林,然后转运到贵州,也有一期是在福建印刷的,都是在千辛万苦的条件下印刷出版的,此刊物一直出版到解放以后,才改名为《实验生物学报》。一个科学家对于研究工作和出版事业同样的重视,对后者事必躬亲,字字珠玑,呕心沥血,也是罕见的。解放以后,他还从俄文翻译了好些书籍。1972年,劫后余生的老人,步履维艰,双手有点发抖了,但仍从事写作,1973年,科学出版社出版了他编写的《植物生理知识》,到1981年底印行了第四版,印数达十五万多册,此书写得简洁、精致、生动,从太阳的辐射能、温度和水、矿质营养、物质运输、生长发育等五个方面,深入浅出地阐述了植物生理学的基本知识。在叙述过程中多方面地涉及植物生理学与农业生产有关问题。在该书的排印过程中,他来信说,书中引用了一位外国作者较多的新近资料,书的封面只能署为“罗宗洛编译”,千万不可署为“罗宗洛编著”,这是写书的起码道德,必须办到,以正视听。(这封信迄今还保存在我们手中)。他为了有生之年从事著作,打算分册出版有关植物生理学的书籍,第一册先撰写植物细胞生理与组织培养方面,每天由家人扶着他上图书馆,精心阅读国外新到书刊,每读必作卡片,予以摘录。那是在金玉不振、瓦釜雷鸣的日子里,他的健康已经很坏,可是他每天坚持下去,没有多久,他积累的读书卡片,已充满了一个大抽屉。每张卡片,写满了蝇头小楷,字体工整,内容扼要,条理清楚。很可惜的是,他常常住医院。为什么这位老人的身体如此虚弱呢?因在“四人帮”横行的日子里,他长年被迫害,隔离在黑牢似的房子里,睡地铺,他本患过胃溃疡,动过手术,胃被切除了大部分,他被迫害时,吃的是那样粗劣的食物。1972年秋天,我在上海与他长谈时,他对自己的黑牢生活,却未提半句,仅说到金成忠同志被隔离在他卧铺不远,但押在另室,成忠患有极严重的肝炎,夜深万籁无声时,因肝痛而发出呻吟声,以及消化不良而发出长时间的打嗝声,听来颇为难受。从这几句对话中,便推测他的寝食和长夜不眠的情况了。他身体被摧残到如此地步,仍很顽强。

八

粉碎了“四人帮”,他老人家又获得生机,充满了生命力,意气风发,不断地出席各种聚会,知无不言,言无不尽。拨乱反正之后,科学春天的到来,感到无限的喜悦,甚至与上海市的儿童少年们见面,发表了沁人心肺如清泉流淌似的谈话,对更年轻的一代寄以深情的热望,也激起了孩子们对科学的爱好与憧憬。1977年夏天,在植物生理学发展规划会议中,他作了两次发言,大家钦服他老人家,在极度困难的条件下阅读了大量的书刊,在浩

翰的书刊海洋中，看准了主流，摸索了近十多年来分子生物学、植物细胞生理学等方面的迅速进展的线索，紧跟时代，使在座的人们深为惊异他的深湛的见解。1978年春天，他来北京出席科学大会，应童弟周老师的邀请，在中关村作了有关细胞学研究某些动态的报告，那一天，他没有带讲稿，凭手中的笔记本，好象叙家常一样侃侃地谈论着，容纳二、三百人的讲堂，座无虚席，他作了两小时的报告，想不到这是他生前最后一次的学术报告了。他返沪对植物生理研究所全体同志作过讲话之后，又住院了。

1978年秋天，我们在南宁举行全国植物生理学会第二次年会，秋风拂面，邕江东流，“南国多红豆，此物最相思”。理事长罗宗洛老师病重未能亲临大会，他在上海中山医院里发来了恳切情挚的贺电，同时理事会也发给罗老师一个出自肺腑的慰问电。大会完毕后，我们得到洛师病状危笃的电报，我和崔激、陆定志同志便兼程赶往上海，到了医院，老人家依靠氧气和输液延续生命，他已不能说话，仅能睁大着眼睛，看着我们三个人，我们轮流靠近在他耳朵高声呼喊，他点点头，我们抚摸着他的手臂和大腿，已感到他的周身臃肿，生意尽矣，旦夕之间，多少生离死别，我们只能噙着泪，在病榻旁，伫立好久，后来又听了医院大夫们诉说病情的危急情况。出了医院后，立即与植物生理研究所的负责同志以及罗师母与洛师的子女们，商量下一步的安排。

当天我再也没有心情与其他友好见面，夜晚回到白渡桥的旅馆歇宿，与崔激共住一室，长夜回忆，四十年来师生间的苦难与共，寒窗聆教。这天夜晚，回忆着洛师爱徒如子的情谊，心潮汹涌澎湃和黄浦江的浪涛互相呼喊和冲击。我们之间从解放以后，也共过欢乐和喜悦，科学的春天来临以后，正需要洛师指点我们大步向前的时候，老人家却要离开了我们。彻夜难眠，第二天乘飞机北返途中，万里白云依依低徊。我却是下了决心，一定要尽我能力，来完成洛师的遗愿。中国科学院上海植物生理研究所已决定编纂《罗宗洛文集》与他的另一遗著——《植物生理学讲义》，予以增订，交科学出版社出版。此外，我们正在征集纪念罗宗洛教授的回忆文章。在四个现代化的事业中，进一步显现了他老人家光辉的贡献，以教育后代。

生物固氮作用*

陈华癸 李阜棣

(华中农学院, 武汉)

一、前 言

氮气(N_2)虽然占空气体积的 80 %, 但植物和大多数微生物都不能直接利用它作为氮素养料。自然界中只有一部分微生物具有利用氮气作养料的能力, 它们可以将分子态氮还原为氨, 然后进一步同化为氨基酸和蛋白质。分子态氮在生物体内还原为氨的过程, 称为生物固氮作用。由固氮作用所形成的氮素化合物, 是土壤中氮素的主要来源。

在农业生产条件下, 由于作物收获, 减少了土壤中的氮素含量, 如果不能弥补土壤含氮量的损失, 土壤肥力就会下降。合理的农业经营, 必须保证土壤肥力不断提高, 施用氮肥来弥补氮素的损失, 是一个方面; 而如何充分发挥生物固氮作用, 大量固定氮素, 则是解决这个问题的另一个方面, 从经济效益来考虑, 这是对人们更有吸引力的一个方面。

据估计, 生物固氮作用的潜力是很大的, 全球每年生物固定的氮素达 10,100—17,500 万吨(表 2.1), 单从耕地来看也达 2,000—4,400 万吨, 这同全世界每年施用的化肥氮素量(约 4,000 万吨)大体相当^[1,2]。

在农业生产实践中, 如何充分发挥生物固氮作用的潜力, 是一项重要的研究课题。对固氮作用的研究也具有重要的理论意义。本文仅重点介绍生物固氮作用的机理和共生固氮体系两方面近年来的主要研究进展。

表 2.1 全球生物固氮作用的估计 (Burn 和 Hardy, 1975)

土 地	面 积 10° 公顷	固 氮 率 kgN ₂ /公顷/年	固 氮 量 10° 吨 N ₂ /年
农 业	4,400		
耕 地	1400	175(80)	44(20) ¹⁾
草 地	3000	15(8)	45(24)
林 业	4,100	10(5)	40(20)
生荒地	4,900	2	10
冻 土	1,300	0	0
总陆地	14,900		139(83)
海 洋	36,100	1(0.5)	36(18)
总 计	51,000		175(101)

1) 括弧中数字为 Burris (1977) 的估计。

* 本文是在 1979.8 中国植物生理学会全国学术讨论会上的报告, 所引主要文献仅到 1978 年。

二、固氮微生物和固氮体系

生物固氮作用是固氮微生物的一种特殊生理功能。自从人们第一次分离出固氮微生物 (Beijerinck, 1888) 以来的九十多年间,随着研究方法的不断改进,发现的固氮微生物种类越来越多,特别是采用乙炔还原法来测定固氮酶活性后,大大地推进了人们对固氮微生物的认识和研究。

现在已经发现和确认具有固氮作用的微生物已近 50 个属,包括细菌、放线菌和蓝藻(即蓝细菌);有固氮作用的豆科植物有 600 余属^[1],非豆科植物约 13 个属共 54 种植物^[2]。

根据固氮微生物与高等植物(或其它生物)的关系,可以将它们分为两个类型,即自生固氮微生物和共生固氮微生物,或自生固氮和共生固氮两个体系。相应地,将固氮作用分为自生固氮作用和共生固氮作用两个基本类型。下面是已知的固氮微生物的主要属(或种)^[4]。

(一) 自生固氮体系

(1) 好氧性细菌

固氮菌科 (Azotobacteriaceae) 全部属种

黄色分枝杆菌 (*Mycobacterium flavum*)

固氮刚螺菌属 (*Azospirillum*)

氧化亚铁硫杆菌 (*Thiobacillus ferrooxidans*)

自养棒状杆菌 (*Corynebacterium autotrophicum*)

甲烷氧化细菌

(2) 兼性厌氧性细菌

肠细菌科 (Enterobacteriaceae) 一些属和种

芽孢杆菌属 (*Bacillus*) 的少数种

(3) 厌氧性细菌

芽孢梭菌属 (*Clostridium*) 的少数种

脱硫弯杆菌属 (*Desulfotomaculum*)

脱硫弧菌属 (*Desulfovibrio*)

甲烷细菌

(4) 光合细菌

红螺菌目三个科中的许多属和种

蓝细菌(即蓝藻)的许多属和种

(二) 共生固氮体系

(1) 根瘤共生体

豆科植物 + 根瘤菌 (*Rhizobium*)

非豆科植物 + 弗氏菌 (*Frankia*)

(2) 红萍共生体

(3) 地衣共生体

(4) 根乃拉草 (*Gunnera*) 共生体

从上列固氮体系可以看出,具有固氮作用的生物类群是多种多样的,包括好气性、兼厌气性和厌气性生物,异养生物和自养生物(既有光能自养的又有化能自养的)。但是,这些生物都是属于原核微生物,真核生物都不能固氮,过去曾报道过菌根真菌和一些酵母菌能够固氮,现在已经否定了^[5]。也已证明根瘤菌和豆科植物共生体系中由根瘤菌进行固氮作用(见后)。

近年来在上述两个基本类型之间,提出了一个中间类型,称为联合固氮作用(或称联合共生固氮或半共生固氮)^[6,7]。有些固氮微生物能够生活在某些植物根的粘质鞘套内或者皮层细胞之间,它们与植物的关系具有专一性,但不如共生关系密切,不形成特殊的共生结构。一些研究工作指出联合固氮体系具有较高的固氮效率,引起了研究者的兴趣,不过它们对农业生产的实际作用还有待深入研究。

自生固氮和共生固氮相比,在具体条件下自生固氮作用所固定的氮要少得多(表2.2)^[8]。

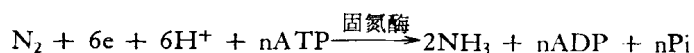
表 2.2 不同固氮体系的固氮作用比较 (Evans 和 Barber, 1977)

固氮体系(或生物)	固氮量(N公斤/公顷/年)
豆科植物: 大豆	57—94
豇豆	84
三叶草	104—160
羽扇豆	150—169
非豆科植物: 赤杨	40—300
沙棘	2—179
美洲茶	60
马桑	150
植物和蓝藻共生: 红萍(满江红)	313
地衣	39—84
根乃拉草	12—21
自生微生物: 蓝藻	25
固氮菌属	0.3
巴斯德梭菌	0.1—0.5

上列数据虽然是少数研究结果的汇集,但可以看出共生固氮作用(特别是根瘤菌和豆科植物共生体系)对土壤中氮素的累积具有最重要的意义,这同生产实际经验是一致的。

三、固氮作用的机理

各种固氮微生物进行固氮作用的总反应是:



每还原 1 分子 N_2 为 2 分子 NH_3 需要 6 个电子和 6 个氢离子(质子);由于 N_2 分子具有键

能很高的三键 ($N \equiv N$), 要打开它需要很大的能量。上列整个反应是由固氮酶 (N_2ase 或 $Nase$) 所催化的。

1. 固氮酶的性质

不同固氮微生物的固氮酶性质基本相同, 它含有两个蛋白组分, 组分 I 和组分 II, 一般称为钼铁蛋白和铁蛋白。两个组分单独存在时都不能固氮, 只有组合在一起才成为具有功能的固氮酶。钼铁蛋白含有 4 个亚单位, 铁蛋白含有 2 个亚单位。其它成分由于固氮微生物种类不同, 而有少许差异(表 2.3)^[9]。

从一种固氮微生物中抽提出来的固氮酶钼铁蛋白, 能同另一种固氮微生物中抽提出的铁蛋白互补, 组成具有功能的固氮酶, 只是不同组合的活性大小有所不同。

表 2.3 固氮酶的性质 (Burris, 1976)

	巴斯德芽孢梭菌		棕色固氮菌	
	MoFe 蛋白	Fe 蛋白	MoFe 蛋白	Fe 蛋白
分子量	220,000	55,000	216,000	64,000
亚单位	2×59,500			
	2×50,700	27,500	4×56,000	33,000
Fe	22—24	4	24—32	3.45
Mo	2	0	1.54—2	0
—SH	30	12	37	—
S ²⁻	22—24	4	20—25	—
EPR ¹⁾ (还原时)	无讯号	$g = 2.05, 1.94, 1.89$	$g = 4.3, 3.67, 2.01$	
EPR (氧化时)	$g = 4.3, 3.7, 2.01$	无讯号	$g = 4.3, 2.01$	

1) EPR 为电子顺磁共振。

固氮酶的另一重要性质是氧敏感性, 必须在无氧条件下或低氧压条件下才能进行催化反应。固氮酶还具有底物的多样性, 除了将分子态氮还原为氨外, 还能催化许多其它底物的还原作用(表 2.4)^[4]。

表 2.4 固氮酶还原的底物 (Postgate, 1978)

底 物	产 物	说 明
$N \equiv N$	NH_3	
$HC \equiv CH$	$H_2C=CH_2$	迅速
$CH_3-C \equiv CH$	$CH_3CH=CH_2$	缓慢
$H-C \equiv N$	$CH_4 + NH_3$	还形成 CH_3NH_2
$CH_3-C \equiv N$	$C_2H_6 + NH_3$	缓慢, 还形成 $C_2H_5NH_2$
$CH_3N^+ \equiv C^-$	$CH_3NH_2 + CH_4$	迅速, 还形成 C_2H_6 和 C_2H_4
$N \equiv \overset{+}{N}-\overset{-}{N}-$	$NH_3 + N_2$	N_2 与 NH_3 比例可以不同
$N \equiv \overset{+}{N}-\overset{-}{O}$	$NH_3 + H_2O$	—
H^+	H_2	迅速

用乙炔 (C_2H_2) 还原法来测定固氮酶活性, 就是根据这种酶的底物变通性。固氮酶还原 C_2H_2 所形成的 C_2H_4 , 能够很容易用气相层析仪来测定。这种方法既简便又灵敏, 已

广泛地应用于实验室、田间和植物根际固氮酶活性的测定。

2. 固氮酶的催化反应

固氮酶将 N_2 还原为 NH_3 , 需要能量和电子。由电子供体所提供的电子, 通过电子载体转移到固氮酶, 最后转给 N_2 分子。现在对整个催化过程的细节还没有全部了解, 但对基本反应过程已有了明确概念。

(1) 催化反应所需的能量与电子

将 1 分子 N_2 还原为 2 分子 NH_3 需要 6 个电子, 而将 6 个电子转移到 N_2 分子上共需要 12—15 分子 ATP (每对电子需要 4—5 分子 ATP)^[10]。不同固氮微生物的生理特性不一样, 它们产生 ATP 的途径也不同, 通过氧化磷酸化或光合磷酸化作用。电子供体通过发酵作用或呼吸作用产生。

不同来源的电子供体都是强还原剂。固氮微生物细胞中主要电子供体有丙酮酸、烟酰胺腺嘌呤二核苷酸 (NADH) 和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (NADPH) 等, 它们能够还原低电位的电子载体。

ATP 只有同二价镁离子结合形成 $Mg \cdot ATP$ 复合物时才起作用。 $Mg \cdot ATP$ 再同铁蛋白特异地结合形成复合体。还原了的 $Mg \cdot ATP$ 铁蛋白复合体具有非常低的氧化还原电位, 能够还原钼铁蛋白。

(2) 电子载体

电子供体不能直接将电子转移给固氮酶、必须经由电子载体传递。这是因为要进一步降低氧化还原电位才能将电子转移上去。

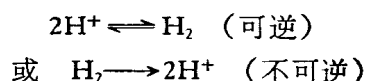
固氮生物中已发现的电子载体有铁氧还蛋白 (Fd) 和黄素氧还蛋白 (Fld)。 Fd 是含铁的电子转移蛋白, Fld 是带有还原基黄素单核苷酸 (FMN) 的电子转移蛋白。这些电子转移蛋白的氧化还原电位极低, 常常可达 -380 至 -460 mv, 能够将电子转移给固氮酶^[9]。

(3) 固氮作用的抑制剂及氢 (H_2) 的作用

有许多化合物是固氮作用的抑制剂, 除 N_2 以外的固氮酶的其他底物都抑制固氮作用, 它们同 N_2 竞争电子。CO 抑制除 H^+ 以外的所有固氮酶底物的还原。

氢气 (H_2) 是固氮作用的专一竞争性抑制剂, H_2 和 N_2 在固氮酶上结合的位点是相同的, 所以氢的抑制作用是高度专一的, 它不抑制其它底物的还原作用, 也不抑制 ATP 的水解。另一方面, H_2 也是固氮体系中代谢作用的产物, 并且在特定条件下, 它还能作为固氮作用的还原剂。因此, H_2 同固氮作用密切相关。

许多固氮微生物具有氢酶, 它催化



它的作用不依赖 ATP。固氮酶也有放 H_2 作用, 但必须依赖 ATP。所以固氮酶放 H_2 就消耗了能量 (ATP), 影响了固氮效率。如果细胞中有氢酶存在, H_2 可以作为固氮作用中的还原剂, 氢酶加 H_2 可以还原 Fd。

分子态氧抑制固氮作用, 即使是好气性微生物 (如 *Az. vinelandii*) 在氧压太高的情况下固氮作用也受到影响。但 O_2 对生活细胞固氮作用的抑制是可逆的, 而对提纯固氮酶的抑制效果是不可逆的。

(4) N_2 还原的机制

还原过程就是电子转移到 N_2 分子的过程。已证明巴斯德梭菌 (*Cl. pasteurianum*) 中电子转移顺序是: 丙酮酸 $\rightarrow$ Fd $\rightarrow$ Nase; 在氢酶催化下 H_2 可以代替丙酮酸, $H_2\rightarrow$ 氢酶 $\rightarrow$ Fd $\rightarrow$ [Fe 蛋白-MoFe 蛋白] $\rightarrow N_2$ 。在棕色固氮菌 (*Az. vinelandii*) 中电子转移顺序可以是: $NADPH\rightarrow Fd\rightarrow Fld\rightarrow$ [Fe 蛋白-MoFe 蛋白] $\rightarrow N_2$ ^[11]。现在流行的关于 N_2 还原过程的概念可以用下图表示(图2.1)^[9]。

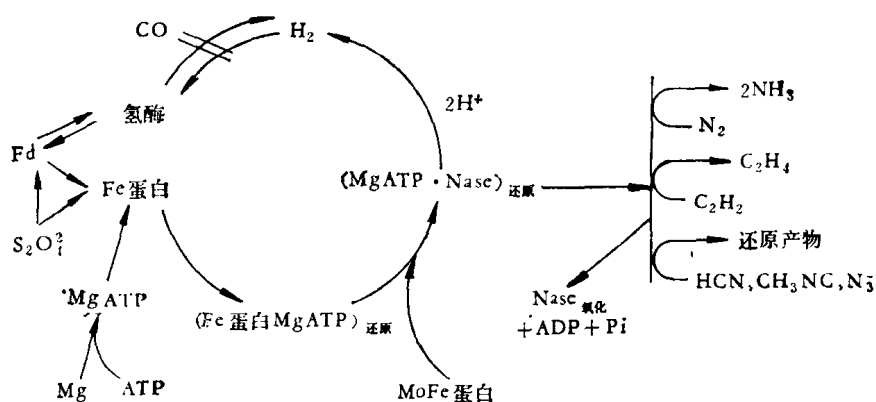


图 2.1 固氮酶的催化反应 (Burris, 1976)

根据上图, 催化步骤是这样: (I) Fd 还原 Fe 蛋白, $Mg\cdot ATP$ 结合到还原的 Fe 蛋白上面, 这时 Fe 蛋白的构型起变化, 分子中的 Fe 活化了。还原了的 Fe 蛋白- $Mg\cdot ATP$ 复合物获得了非常低的氧化还原电位(可能低于-490 mV)。(II) 还原的 Fe 蛋白- $Mg\cdot ATP$ 复合物将电子转移给 MoFe 蛋白。(III) 还原的 MoFe 蛋白同底物结合, 将底物还原, 本身又被氧化。这一循环重复进行。

氨 (NH_3) 是固氮作用的产物。虽然电子的转移是分步进行的(图 2.2), 但现在还没有测定出游离的中间产物, 也可能是中间产物同固氮酶紧密结合, 现有的技术还测定不出来。

整个催化作用中关键的一步, 即电子转移到氮(N_2), 是在固氮酶的活性中心进行的。现在一般认为活性中心是铁钼辅因子 ($FeMo-Co$), 但对 $FeMo-Co$ 的结构和作用过程的细节还不清楚(如每一步到底是转移 2 个电子还是 1 个电子), 只提出了一些学说来作解释。最近有人提出 (Burris, 1978) 钼铁蛋白本身就是固氮酶, 而铁蛋白只是固氮酶的还原酶。但这没有改变整个催化反应的机制。

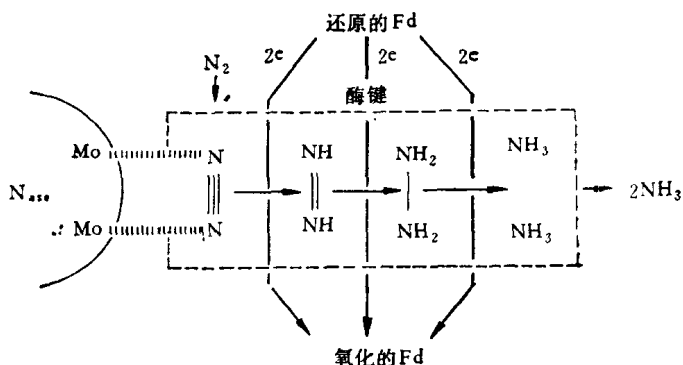


图 2.2 N_2 的分步还原示意图(据 Campbell^[12] 改制)

3. 固氮作用中的氨效应

氨是固氮作用的产物, 但在培养固氮菌时如果加入铵块, 则固氮作用终止, 这时固氮菌利用现成的化合态氮进行生长。现在已知氨不是抑制固氮酶本身的活性, 它的效应是阻遏固氮酶合成基因的表达, 具体作用是停止固氮基因的转录^[13]。整个阻遏过程的机制