

# 豆科树木共生固氮的生态生理 及资源开发利用研究

黄维南

(福建亚热带植物研究所, 厦门 361006)

[关键词] 豆科树木, 共生固氮, 生态生理, 资源

固氮树种是一种重要的固氮资源,在陆地生态系统的氮素循环和生态平衡中起重要作用。据统计,全球林地面积约  $41 \times 10^6 \text{ hm}^2$ , 固氮量可达  $40 \times 10^6 \text{ t}$ 。近 20 年来,国际上对固氮树种研究已逐渐重视。我国固氮树种资源丰富,但过去对豆科树种共生固氮的研究几乎是空白。

1981 年以来,我们研究组对豆科树木共生固氮的生态生理及资源开发利用进行了研究,并先后得到国家科委、福建省科委和国家自然科学基金的资助。该研究成果曾获 1992 年度国家科技进步奖二等奖。成果内容包括以下几个方面:

(1) 我国具有经济价值的豆科树种有 46 属 270 多种,福建省有 33 属 90 种,大多是用材、能源、鞣质、饲料、紫胶虫寄主、绿化观赏、荒山造林和水土保持的先锋树种。我们调查了 29 属 67 种豆科树种的分布、生长习性、结瘤固氮和主要用途,其中,蝶形花亚科的 15 属 29 种,均可结瘤固氮;含羞草亚科 6 属 22 种中,除孔雀豆未发现根瘤外,其余 21 种均能结瘤固氮;云实亚科 8 属 16 种中,只有光叶决明和含羞草决明能结瘤固氮,其它 14 种则未发现结瘤。筛选出一些优良速生树种(如银合欢、灰金合欢、大叶相思、南洋楹、台湾相思、南岭黄檀等),作为绿化荒山和保持水土的先锋树种。从银合欢、灰金合欢、南洋楹、田菁等根瘤中分离、纯化出一些根瘤菌菌株,对其形态特征、生理生化特性及回接结瘤进行研究,筛选出一些抗逆性强、固氮效率高的菌株。这些工作为合理开发利用资源提供了有价值的基本资料,填补了福建省内的空白,所调查的树种数量居全国首位,有些树种的结瘤状况属首次报道。

(2) 在国内首先系统地研究了豆科树木共生固氮的生态生理,证明气候因子(气温、日照时数、光强和降雨量)和土壤因子(土壤温度、土壤湿度、pH 值、含氮水平)对豆科树木结瘤固氮有显著影响。发现豆科树木结瘤固氮有明显的季节变化规律:一般是夏秋结瘤多,固氮酶活性高,初春和冬季,新瘤形成少,固氮活性也低。豆科树木的固氮活性还存在昼夜变化规律,可能与寄主植株光合产物对根瘤的供应及其在根瘤中的贮备有关。

研究了不同立地条件下豆科树木的生长适应性的结瘤固氮能力,发现不同树种的适应性(耐酸性、耐寒性、耐旱性、耐瘠性)有较大差异。如银合欢在福建沿海丘陵低地,土壤 pH 值 5.5—7.0,水湿条件较好的生境条件下,表现速生高产特性,而在 pH 5.0 以下的酸性土壤

本文于 1995 年 3 月 9 日收到。

中或在 pH 8.0 以上的盐碱地上, 长势都很差, 结瘤固氮能力低。但是, 大叶相思在闽南沿海低丘水土流失地, pH4.5—5.5 的酸性红壤中却生长良好, 而且耐旱耐瘠。因此我们提出在选择先锋树种造林时, 必须考虑树种的适应性及立地条件, 因地制宜, 不应盲目推广。

(3) 固氮酶反应中普遍存在耗能的放氢现象, 而有些固氮生物具有吸氢酶, 能重新利用固氮反应所放出的氢, 以获得能量;  $H_2$  的氧化消耗  $O_2$ , 可保护固氮酶不受  $O_2$  的损伤;  $H_2$  的氧化还可防止  $H_2$  在细胞内的积累而对固氮酶进行抑制, 并可提供还原剂以用于需还原剂的反应中。在大豆等草本豆科根瘤中已发现有吸氢酶系统, 但在豆科树木根瘤中过去尚未见报道。我们对一些木本豆科植物的根瘤进行了吸氢酶活性的测定, 发现供试的 9 属 14 种固氮树种根瘤中均有吸氢酶活性, 其中灰金合欢、银合欢、毛萼田菁、有刺金合欢、黄檀等树种根瘤的吸氢酶活性均较高。在根瘤固氮系统中注入适当浓度的外源分子氢, 固氮酶活性明显提高, 表明分子氢可支持固氮酶活性, 吸氢酶有助于提高固氮效率。

将从上述一些豆科树种根瘤中分离出的 16 株根瘤菌, 分别培养在马铃薯汁培养基或吸氢培养基上, 进行自生条件下氢酶诱导, 菌株 84L (银合欢), 38L, 38M, 38S (南洋楹), 46 (大叶相思), 47 (肯氏相思), K164, K794 (异叶银合欢), 52 (田菁), 53 (毛萼田菁根瘤) 和 54 (毛萼田菁茎瘤) 等在固、液相培养条件下均可测出吸氢活性, 其中菌株 53 和 84L 表达较高的吸氢酶活性。

(4) 从形态解剖和生理生化方面研究根瘤发育与固氮功能的关系。大多数的豆科树种根瘤为无限生长型。根瘤从产生到衰败, 外部形态由单生圆球形或圆柱状到复生多叉状, 分叉数目决定于顶端分生组织细胞的活动。每个次级根瘤都有一个顶端分生组织, 分生组织细胞的活动非同步化, 使次级根瘤的形成和发育不平衡, 导致不规则根瘤的出现。根瘤外部形态由单生发育成复生的过程中, 其内部结构保持一定模式, 即在可见根瘤出现后, 内部结构发育已完成, 而固氮功能的表现却落后于结构的发育。

固氮酶活性与根瘤的豆血红蛋白含量呈正相关。根据根瘤切面红色深度和形态特征, 将根瘤分为不同的生理阶段, 即幼龄瘤、成熟瘤和衰老瘤。固氮酶活性以成熟瘤最高、幼龄瘤次之, 衰老瘤最低。不同发育程度的根瘤固氮活性的差异, 主要取决于含菌组织细胞中类菌体的发育程度和数量, 以及与类菌体发育相关联的生理生化因素的变化。根瘤细胞的亚显微结构研究表明, 幼龄瘤中可见到根瘤菌侵染线, 含菌细胞中类菌体数量少, 且大部分呈短杆状; 成熟瘤中含菌细胞充满棒状的类菌体; 衰老瘤的含菌细胞中类菌体有的已解离。

豆科树木生长期中, 不同生理成熟度的根瘤分布曲线不同, 只有基本结构发育和生理因素均达到成熟阶段的根瘤比例占优势时, 固氮活性才达最高值。

(5) 对几种豆科树种人工林的生长量、生物量及凋落物进行测定, 并对种植豆科树种林地的土壤理化性质和营养成分进行分析, 结果表明, 固氮树种造林后可改良土壤、提高肥力、减少水土流失、改善生态环境。在有关部门的协作下, 已在闽南推广种植大叶相思、银合欢、灰金合欢等树种数万亩, 取得显著的生态效益和社会效益。

(6) 银合欢等豆科固氮树种的叶片富含蛋白质、氨基酸和其他营养成分。利用豆科树种叶片代替麸皮栽培食用菌获得成功, 这不仅可以缓解食用菌生产与饲料工业争原料的矛盾, 而且可以提高食用菌产量, 增加农民收入。

综上所述, 该项研究成果包括基础研究、应用研究和开发研究三部分; 系统性和连贯性

较强, 理论研究和生产应用紧密结合, 有较高学术水平和创新, 取得了显著的生态效益、经济效益和社会效益。

我国固氮树种资源丰富, 但至今被研究和开发的仅是少数, 大多数树种的结瘤固氮状况还有待调查研究。有些豆科树种, 特别是大多数云实亚科的树种不能结瘤, 其原因尚未查明。对根瘤菌分类的研究历史虽久, 但随着研究的深入, 以互接种族为基础的分类系统已受到挑战。在根瘤菌基因型与表型相一致的基础上制订的新分类系统仍不完善, 很多已知菌株的分类地位尚未确定, 尤其是多年生豆科树种的根瘤菌分类的研究资料很少。树种与固氮微生物共生固氮体系的生理生化(识别问题、氧防护、CO<sub>2</sub>与光呼吸、氢酶与氢代谢、氮代谢及固氮产物的转移、根瘤细胞结构与固氮功能的关系)有待深入研究。根瘤菌结瘤固氮的遗传因子、基因定位, 以及参与共生作用的宿主基因的表达, 都是当前研究的热点。应用基因工程和细胞工程进行遗传改良, 扩大固氮生物群体, 是人们研究的远景目标。不同生态环境条件下, 树木固氮的效率不同, 如何根据不同立地条件, 选择抗逆性强和固氮效率高的树种, 以及采取有效的农业措施, 尤其是人工接种菌剂或VA菌根共接种, 提高现有共生体系的固氮效率, 则更有重要的现实意义。

## ECOPHYSIOLOGY OF SYMBIOTIC NITROGEN FIXATION AND UTILIZATION AND DEVELOPMENT OF RESOURCES IN LEGUMINOUS TREES

Huang Weinan

(*Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen 361006*)

**Key words** leguminous trees, symbiotic nitrogen fixation, ecophysiology, resources