

豆科和非豆科植物的结瘤和固氮作用

On Nodulation and Nitrogen Fixation of Leguminous and Non-leguminous Plants

单雪琴

(中国科学院植物研究所, 副研究员 北京 100044)

荆玉祥

(中国科学院植物研究所, 研究员 北京 100044)

当前对于共生固氮研究有两方面:一是豆科植物,土壤中各种根瘤菌感染不同的豆科植物根以后,首先产生根瘤,然后固氮酶将空气中的氮转化成氨(称共生固氮),为植物吸收;二是非豆科植物,指木本植物的桉木、木麻黄、杨梅、胡颓子、沙棘等,其根能被另一种固氮微生物——弗兰克氏菌感染形成根瘤,然后固氮。

然而粮食作物稻、麦、玉米等植物,不能被根瘤菌和弗兰克氏菌感染、结瘤和固氮,每年要施大量化肥,因而人们研究共生固氮原理,在此基础上扩大根瘤菌或弗兰克氏菌的共生范围,向众多非豆科植物,特别是粮食作物进军,即非豆科植物结瘤和固氮工程。

本文以较大篇幅先从豆科共生固氮研究进展及其启示谈起,然后再谈非豆科“人工”根瘤和固氮。至于弗兰克氏菌在非豆科木本的共生结瘤固氮,由于进展缓慢,资料不多,就不加多述。

第一部分 共生固氮

豆科共生固氮研究有三个方面:一是根瘤菌,二是宿主豆科植物,三是在此基础上对两者的相互作用研究。三者都取得了深入的分子生物学水平的研究成就。

一、根瘤菌

1. 结瘤和结瘤基因(nod)

(1)结瘤过程和结瘤基因分析 使豆科植物结瘤的根瘤菌很多,但根瘤菌对豆科植物宿主有专一性,其程度有狭有宽。结瘤过程是根瘤菌侵入植物(大多数通过其根毛侵入),形成侵染丝,在皮层细胞分枝,细菌释放和繁殖,刺激细胞分裂,形成根

瘤。这时候根瘤中的根瘤菌,由于形态变化,又称拟菌体。不同植物的根瘤有特定的个体发生、解剖、形态和发育特征,如大豆根瘤圆球形,苜蓿、三叶草根瘤长柱形。根瘤的结构特征是宿主植物决定的,细菌的作用是打开植物遗传编排的节目程序。

根瘤菌对宿主的侵染和结瘤的专一性是由根瘤菌的结瘤基因决定的。结瘤基因多达20~30个,分为三类:结瘤调节基因,共同结瘤基因和宿主专一结瘤基因。

结瘤调节基因,即该基因表达产物能打开所有其他结瘤基因,表达产生的蛋白或酶参与代谢,合成结瘤物质。没有这种调节基因,或调节基因突变,就不能结瘤。

共同结瘤基因,即已研究过的根瘤菌中都有这些基因,其DNA顺序保守,在不同根瘤菌中可以互换。这些基因缺失,同样不能结瘤。如果有人工突变,则不能结瘤,或结瘤推迟。

宿主专一结瘤基因,意思是这些基因在结构和功能上没有共性,不能互换。这些基因突变,不破坏结瘤能力,只是结瘤推迟,或根瘤数量减少,或宿主范围变化,但仅限于豆科植物。

(2)结瘤基因产生的信号分子

存在结瘤信号分子的启示——根瘤菌接种豆科植物不久就出现根毛卷曲反应。用根瘤菌消毒过滤物培养植物也有类似现象,故提出了细菌胞外因子作用概念。但这种胞外因子必须要有相应宿主植物根分泌物的存在才有活性。后来用过滤膜将根瘤菌与其相应的宿主植物在同一条件下隔开培养,可见根皮层局部位点的细胞分裂,最终形成根瘤。

胞外结瘤信号分子的化学特性——最先从苜蓿根瘤菌分离纯化了胞外信号分子,经质谱和核磁共振谱分析,定为NodRm—IV(S)。其化学结构是一个N—酰基—三—N—乙酰基— β -1,4-D葡萄糖

胺一四糖(图1)。在还原糖C₅上有一个硫酸基团,非还原末端糖酰基部分有一个16碳链不饱和脂肪。C₅上为一个O-醋酸基团,则为NodRm-IV(Ac,S)。另外还有两个次要化合物,为NodRm-V(S)和NodRm-V(Ac,S),可能是NodRm-IV(S)和NodRm-IV(Ac,S)生物合成的中间产物,或是生物合成中酶的非完全专一性结果。后来陆续不断地从豌豆根瘤菌、大豆根瘤菌、广谱根瘤菌NGR234等得到了大同小异的类似分子。这类信号分子又称脂寡糖。

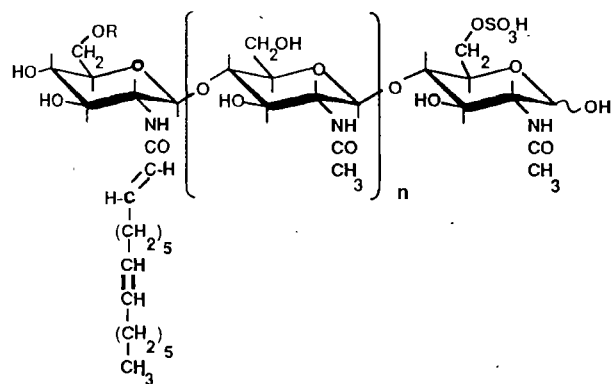


图1 苜蓿根瘤菌结瘤信号分子的结构。非还原末端糖C₅位OR的R可以是H或乙酰基(CH₃CO);m=2(NodRm-IV系列),或3(NodRm-V系列);NodRm-IV(Ac,S)中的Ac为O-乙酰基团,S为硫酸基团。

分别将从各种根瘤菌分离纯化的胞外信号分子加到培养相应宿主豆科植物的培养剂中,则可使它们的根毛卷曲和形成根瘤。这种根瘤的结构与正常的固氮根瘤结构相同,仅仅在前者无菌和后者有菌之差。

根瘤菌结瘤基因和信号分子的关系——研究结瘤基因产物的生化功能和基因突变体产物的分子结构,比较基因产物与已知酶的同源性,及生理生化分析,可知这些基因产物在合成结瘤信号分子中的作用。

上述的信号分子是分子量不大的代谢产物,是结瘤基因产生的蛋白、酶共同催化合成的结果。例如结瘤基因产物NodABC合成了寡糖骨架,NodL与乙酰基转移酶有同源性,参与葡萄糖胺的N-和O-乙酰化作用;NodFE与载酰基的蛋白同源,在脂肪酸合成中起作用;NodH是ATP-硫酸化酶,参与脂寡糖的磺基化作用。对其他结瘤基因产物的作用也作了研究,它们对合成有功能的脂寡糖起着不同的修饰作用,以适应不同需要。

根瘤菌宿主专一结瘤基因变化对宿主范围的影响——宿主专一结瘤基因决定根瘤菌对宿主侵入和结瘤能力,但却改变了宿主范围。如苜蓿根瘤菌nodH突变,不能使苜蓿结瘤,但能使豌豆结瘤。NodQ突变,既可在苜蓿,也可在豌豆上结瘤。如

果nodH和Q双突变,又恢复只能在豌豆上结瘤。从结瘤信号分子看,与上述关系也是一致的:NodRm-IV(S)、NodRm-IV(Ac,S)只对苜蓿根毛反应和结瘤,而nodH突变产生的NodRm-IV和NodRm-IV(Ac)只对豌豆根毛反应和结瘤,nodQ突变产生的NodRm-IV(S),NodRm-IV等混合分子可对两者反应和结瘤。

2. 固氮和固氮基因

根瘤菌侵入豆科植物形成根瘤后,就开始产生固氮酶。固氮酶有两个组分,一为钼铁蛋白,二为铁蛋白。只有当两者同时存在,才形成有功能的酶,将氮还原成氨。固氮酶是庞然大物,不仅因为分子量大,结构复杂,底物变通性大,而且受铵和氧的影响,特别是共生固氮,对氧敏感性更大,再加上其他生理生化反应因子,条件十分苛刻。

生物机器极为精细周密,尽管固氮酶形成和生物催化反应条件苛刻,至今从分子生物学角度研究,却寻找到了其相应的基因及其表达产物,共同参与这一复杂反应。根瘤菌的固氮基因至少有20个以上,可分为固氮酶调节基因(包括对氧调节)、结构基因、固氮酶活性中心合成基因、修饰基因以及与此反应条件相关的电子传递基因等。目前已对固氮基因表达,特别是氧敏感的调控作用作了十分深入的研究。

二、宿主植物

1. 根瘤素

如果把根和去除细菌的根瘤提取物,用凝胶电泳等方法鉴定,发现两者的蛋白有很大差异。除了共同的蛋白外,还有根瘤特有蛋白,他们与根瘤形成和固氮密切相关。这些根瘤特有蛋白称根瘤素。根瘤素也有20种左右。根瘤发育的不同阶段,根瘤素也有不同。根瘤素可分为早期根瘤素和晚期根瘤素。

早期根瘤素一般在根瘤菌接种数小时后到根瘤形成、固氮之前出现。根据不同根瘤形态,同一种早期根瘤素在圆球形根瘤中瞬时表达,在长柱形根瘤中则持续表达。现知的早期根瘤素,有的是阿拉伯半乳糖蛋白,参与细菌侵染和根瘤形态建成。有的富含羟脯氨酸蛋白、是根瘤薄壁细胞壁成分,参与细胞封闭,具有氧屏障功能。有的含半胱氨酸簇,是金属结合蛋白,参与向拟菌体输送金属离子。

晚期结瘤素则是根瘤固氮活性出现后才产生。现知有豆血红蛋白,含量约占根瘤总蛋白30%,参与氧结合。根瘤谷酰胺合酶,同化根瘤拟菌体固定的氮、变成谷酰胺。尿酸酶参与酰胺向酰胺转变。蔗糖合酶参与从植物地上部分运到根瘤的蔗糖裂解

反应。此外还有拟菌体周围膜上 4—5 种根瘤素,参与拟菌体与植物之间代谢物质交换。

所有根瘤素都与形成有固氮能力的根瘤密切相关,都属植物的多基因家族的蛋白。目前已对这些蛋白基因有了克隆,顺序分析和表达调控的深入研究。

2. 植物对结瘤的控制

近来实验证明豆科植物本身有结瘤的遗传系统,对结瘤有自动调控作用。根瘤菌只是起着信号交流作用。

(1)植物在无菌条件下的结瘤作用 除前述根瘤菌胞外信号分子—脂寡糖使植物结瘤外,也有用生长素运输抑制剂,或外多糖突变体菌株产生无菌的根瘤。最近几年用苜蓿作结瘤试验,发现在不接种根瘤菌的条件下也结了根瘤。根瘤的组织形态除了没有拟菌体外,与正常的根瘤完全相同。相当于正常根瘤的含菌细胞充满了淀粉体,微管系统的木质部和韧皮部伴细胞都有传递细胞,起短距离物质运输作用。这种属于植物固有的天然根瘤特性,说明它是修饰了的碳源贮藏器官,在有菌情况下演化成含根瘤拟菌体的器官。这种结天然根瘤的植物品种系是一小亚群体,约占 1—6%。将其杂交,后代的遗传分析符合孟德尔定律的分离现象。

上述结果说明植物核基因组有根瘤发育和碳源移位基因。根瘤菌似乎只是一个访问者,以高频率引发根瘤结构,然后消耗可利用的碳源,与此同时,将所固定的氮供给植物。

(2)不结瘤和超结瘤突变体植物 很久以前就发现红三叶草不结瘤的突变体,后来又发现大豆、苜蓿、豌豆等的不结瘤突变体。对其分析都说明是单位点突变,近于等基因背景。从 1985 年后陆续分离到大豆超结瘤突变体,耐硝酸盐,其结瘤数为正常植株结瘤的数百倍。后来也发现了豌豆、菜豆超结瘤突变体。野生型大豆和超结瘤大豆的嫁接试验,证明植物的地上部分苗控制超结瘤表型,或称发育上位显性。分子遗传学研究,克隆到 DNA 片段与超结瘤位点相关,它是孟德尔隐性分离,有 12 个等位基因。通过基因转化培养的大豆能形成根瘤,但根瘤形态却由圆球形变成了长柱形。

由此产生一个新概念,即豆科植物本身有结瘤的遗传信息和结瘤数受到植物的遗传控制,又称结瘤自动调控或反馈调控。这种调控在植物的地上苗部分,是调节信号的来源。根皮层早期的细胞分裂与启动植物对叶通过自动调控信号起反应的发育阶段相关。植物自动调控假说实质上是生长素迸发控制(Auxin burst control)假说:植物对苗部供给根部的生长素变化起反应,阻断或放慢年轻组织中的细胞分裂,或重新启动细胞分裂。大豆超结瘤作用是因降低了植物产生生长素迸发的能力所引起。与

野生型大豆比较,超结瘤突变体的结瘤作用开始得快,未接种细菌的植物已经有低水平的生长素使根瘤迅速起始。硝酸盐提高组织对生长素的敏感性,抑制结瘤启动作用,而耐硝酸盐的超结瘤突变体就不抑制结瘤启动作用。

三、根瘤菌与植物相互作用

根瘤菌必需同宿主植物形成共生体系才能有固氮作用。共生体系是研究微生物与植物之间识别专一、信息交换和基因协同表达的好的实验系统。它们之间的相互作用是多方面的,仅举例说明:

1. 根瘤菌结瘤调节基因产物的活性受植物类黄酮制约

根瘤菌在自生状态下,结瘤调节基因低水平转录表达,但其他结瘤基因不表达。一旦根瘤菌在共生状态下,或在其宿主植物提取物的培养液中生长时就都能表达。原来结瘤调节基因产物有否功能与宿主提取物密切相关。在宿主植物提取物中有类黄酮物质。如果没有类黄酮物质,调节基因产生的蛋白质就没有活性,不能启动其他结瘤基因表达。有类黄酮物质存在,该蛋白就被激活,才能启动其他结瘤基因表达。

2. 根瘤的豆血红蛋白及其基因表达

豆血红蛋白结合氧,使有拟菌体的根瘤细胞处低氧环境,确保固氮酶不受氧破坏作用。豆血红蛋白是复合蛋白,由原蛋白和血红素辅基组成。前者的基因为植物所有,后者为根瘤菌提供。因此就豆血红蛋白本身而言体现了根瘤菌与植物相互关系。体内外试验证明细菌的原血红素促进豆血红蛋白合成,细菌血红素合成的基因突变,就没有功能性豆血红蛋白的产生。

豆血红蛋白只存在于根瘤细胞。只有当根瘤菌入侵根,形成根瘤,其基因才能表达,说明该基因表达一则有根瘤特异性,二则受根瘤菌因子作用。对大豆豆血红蛋白基因启动区核苷酸顺序分析,在第一—102—139 核苷酸区,与根瘤特异性表达有关,可以结合植物核提取物的蛋白。最近用毛萼田菁豆血红蛋白基因分析,在启动区第一—161—245 核苷酸区,为根瘤特异性表达区,与植物核提取物蛋白相结合,在第一—570—694 核苷酸区可以专一地结合根瘤菌提取物的蛋白,这样就找到了根瘤菌蛋白因子与豆血红蛋白基因表达相关的分子基础,但如何相互作用有待深入的研究。

非豆科植物是否也有豆血红蛋白及其基因呢?榆科的 *Parasponia* 木本植物在自然界迄今为止唯一表现了可被根瘤菌感染结瘤,有血红蛋白及其基因。弗兰克氏菌结瘤的非豆科植物也有血红蛋白基因或同源顺序,更惊奇的是近来发现小麦、玉米和

水稻也有血红蛋白基因的同源顺序。根据这些,人们认为豆血红蛋白及基因,可改称植物血红蛋白及基因。这无疑为非豆科植物结瘤的固氮作用提供了一个潜在条件。

第二部分 非豆科植物结瘤和固氮

一、目前的进展

虽然豆科共生固氮研究有了长足的发展,取得很多结果,但仍有许多问题不清楚。根瘤菌和豆科植物相互作用所涉的基因及其表达,可能远远超出现有的知识。弗兰克氏菌在非豆科植物上结瘤固氮的分子生物学研究尚未有突破性进展。因此,要扩大根瘤菌和弗兰克氏菌在非豆科植物,特别是粮食作物上结瘤和固氮,谈何容易,真正的成功和广泛应用,需要经过几代人的努力。

当前在国际上有探索性工作和进展。前面已提到根瘤菌对豆科植物的侵染,最先表现根毛卷曲反应。将有三叶草根毛卷曲基因的三叶草转移接合子接种水稻和玉米,结果根毛有卷曲反应。将有苜蓿根瘤菌结瘤基因的巴西螺菌转移接合子接种玉米,根毛有卷曲。这些试验表明上述基因的表达诱导了类似豆科植物上所见到的反应。用苜蓿和豌豆根瘤菌加豆科类黄酮物质培养,使燕麦根毛有大范围的变形和卷曲;不加类黄酮物质培养就没有这种反应,说明类黄酮物质启动了结瘤基因的表达。在根瘤形成方面,用纤维素酶和果胶酶处理水稻、小麦、油菜等植物根毛,接种根瘤菌,7.3%的植物结瘤,瘤内有1%的细胞受菌感染。近来直接用根瘤菌接种水稻、小麦等植物,得到粗短的变形侧根,根顶端区域被细菌感染。

在国内,用水稻提取物培养的田菁根瘤菌,使水稻结出瘤状物(图2),内有细菌存在(图3),但瘤状结构内未见有微管组织,极容易老化和剥落。用磁处理,紫云英根瘤菌接种,在大麦上形成透明的拟瘤状物(Pseudonodunle),其内有细菌,被膜包裹,有侵染丝(图4)。用果胶细菌介导,将根瘤菌引入油菜根系,结瘤并含有细菌。最有趣的是用外源激素2,4-D处理小麦、水稻、向日葵、甘薯等多种植物,然后接种根瘤菌,或其他不结瘤的自生固氮菌,所结的瘤状物,有的报告瘤内没有细菌,当然没有固氮作用;有的报告瘤内有细菌,有的试验测出有一定的固氮活性。笔者在这方面用水稻也作了试验,结有瘤状物(图5),但它是修饰了的膨大侧根(图6),在微管组织细胞中有大量细菌(图7)。

上述工作应该是个开始和苗头。以后用分子生物学等高科技方法验证,深入进行,自会去伪存真,

去粗取精。

二、非豆科植物结瘤和固氮工程的战略设想

对豆科共生固氮研究,一方面是提高本身固氮效率,另一方面是为非豆科植物结瘤固氮提供信息和借鉴。上述已经表明豆科植物结瘤固氮的内外因子,根瘤菌与植物相互作用的一些分子基础。因此,已有可能对非豆科植物,特别是粮食作物结瘤固氮作如下的战略设想。

1. 构建根瘤菌工程菌株

(1)有组成型结瘤调节基因的菌株 结瘤调节基因产物需要根瘤菌同源宿主的类黄酮激活,但目前也得知这种产物不需要类黄酮激活而起作用,它可以结合在所有已测试过的调节基因 nodD 盒上,起动其他结瘤基因的表达。如果把这种结瘤调节基因工程化地转移到所有的根瘤菌中,可以不受宿主类黄酮的影响,又组成型地产生脂寡糖分子信号,可能会对包括粮食作物在内的许多非豆科植物有活性,导致结瘤和固氮。

(2)测试各种已知的脂寡糖生物学效应,构建产生广适应性脂寡糖的根瘤菌 现在已经从很多根瘤菌中分离纯化了胞外脂寡糖,可以用其在非豆科植物上试验,看其生物学效应。由于已知结瘤基因产物在脂寡糖合成中的作用,如 NodABC 合成寡糖长链, NodL 使寡糖 O-乙酰化, NodH 使寡糖磺基化, NodE 合成脂肪链等,可以用它们构建一个产生适应广泛的脂寡糖工程菌株。

2. 开展与结瘤有关的植物遗传学研究

(1)利用植物凝集素基因,构建菌株或获转基因植株 植物凝集素可能是一种受体分子。将豌豆凝集素基因转化到三叶草,豌豆根瘤菌可使三叶草受感染和结瘤,并提高了固氮作用。这就支持了一种假说,即植物凝集素参与了根瘤菌和豆科植物专一性识别作用,也说明植物凝集素基因可以去除根瘤菌的宿主专一性屏障。植物凝集素在根毛顶端和质膜外表面颇为丰富。脂寡糖在结构上有己糖胺特性,可以作为凝集素的有效配位体,因此它可以成为脂寡糖受体复合物一部分。如果将已知豆科植物凝集素基因转入非豆科植物,或接到根瘤菌 nod 盒后,使菌自身分泌植物凝集素,将有可能达到使非豆科植物结瘤或固氮的预想结果。

(2)植物内源脂寡糖研究 现在还不知道植物是否也有内源脂寡糖存在,以及这种脂寡糖是否是使根瘤器官发生的一种激素。现知烟草中有脂寡糖起某种作用,所以应该开展对植物脂寡糖研究,并阐明其结构,是否会对结瘤起作用。

(3)开展豆科植物结瘤的遗传研究,改变非豆



图2 水稻根瘤状结构的扫描电镜图。

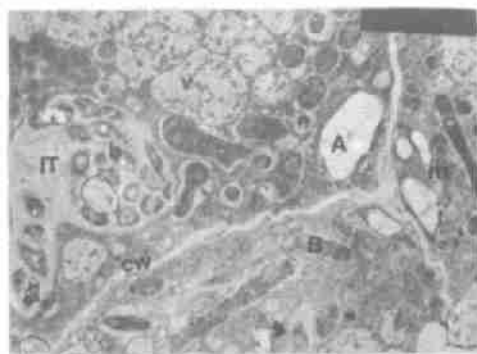


图4 大麦根瘤状结构三个受根瘤菌感染的细胞——部分。A—淀粉体；B—拟菌体，被周膜包围（小箭头所示）；b—细菌；cw—细胞壁；IT—侵入线，其内有细菌（b）；m—粒线体；v—液泡 X6 900

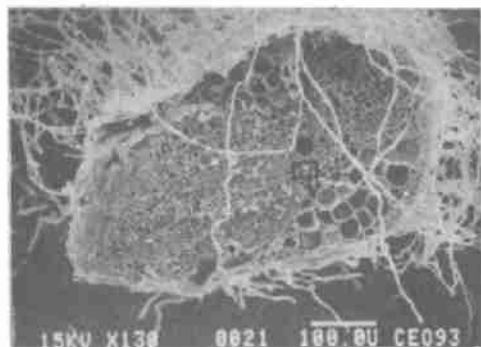


图6 水稻根瘤状物剖面的扫描电镜图，示瘤状物为膨大的侧根，有中柱微管系统。

科植物的遗传信息 转基因植物已成为一项比较成熟的技术，不论用转基因的原生质体再生植株，或是转基因的愈伤组织产生的植株，都可以得到结果，但是在目前所得到的转基因植株基本上是外源单基因植物，而且以报告基因为主。考虑非豆科植物结瘤，可转移豆科植物与结瘤相关的多个基因，获得豆科植物的多种性状。因此要加强豆科植物结瘤过程中基因表达的研究，获得更多信息。在此基础上对非豆科植物进行转基因，获转基因植株，有可能会结瘤，甚至固氮。

3. 外源激素对植物结瘤原理研究

前面已述根瘤菌结瘤的胞外脂寡糖，或结瘤的

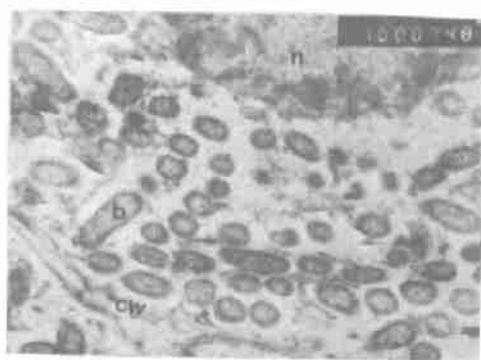


图3 水稻根瘤状结构内受根瘤菌感染的细胞。
b—细菌；n—细胞核；cw—细胞壁；X14 000



图5 水稻根瘤状物(2,4-D 处理,接种根瘤菌), X130

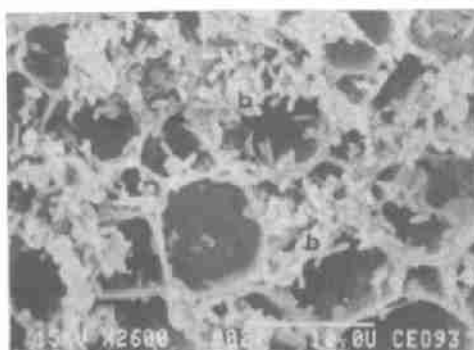


图7 图6黑框的放大,示接种感染的众多细菌(b)。

信号分子,实质上是一种植物激素类物质。用生长素运输抑制剂结瘤和对结天然根瘤的豆科植物和超结瘤突变体研究提出的生长素进发控制假说,都涉及到与激素的关系或激素在结瘤中的作用。国内对2,4-D结瘤的问题,也属于激素作用。

2,4-D结瘤是外源激素的作用。在目前看来,表象是用2,4-D处理植物,接种的根瘤菌或自生固氮菌似乎处在一种被动状态,或者各种类型的细菌因组织增生被动卷入等等,因而有不同看法。不同看法是客观存在的。在学术报告中提出不同问题也是不同看法,有利于工作的深入。所以应该深入

(下转第15页)

上述两大类的地下经济现象具有相当的普遍性,表现形式多种多样,并非简单划一,而是互为“补充”,互为“渗透”,互为“联系”,已经不能简单地用权力寻租的腐败现象加以概括,必须从地下经济共性的角度,全面探讨社会资源在非理性、非秩序市场配置上对经济、社会产生的负作用。

从地下经济所产生的收入构成的来源看,现阶段我国地下经济产生的途径,主要表现在以下几方面:

一是权力经济仍在运行,政治权力关系对社会经济关系“非合理性”的支配性影响尚未完全清除,以权谋私、权钱交易仍然存在;“市场竞争”游离于经营者主体之外,产品竞争等演变成为向行政主管部门的“竞争”,争项目、争投资、争材料、争配额、争外汇,无须经营即可获利,成为滋生地下经济的温床。因此,必须遏制行政权力的无限膨胀状态,在规范市场行为的同时,也要把政府行为规范在法律监督的范围之内。

二是国有资产所有权的管理还没有完全到位,缺少监管、督查国有资产运营的有效机制,国有资产流失严重。一些人在市场经济活动中,利用办公公司、办实体的机会,把国有资产无偿变为“公司”的资产,再通过“法人股”转“个人股”,化公为私;一些人在合资、出卖和出租过程中,低估国有资产的价格或资产的租金,以达到侵吞国家财产的目的。据初步评估,目前我国流失的国有资产每年大约在1 000亿元以上。

三是社会集团采用不合理及非法手段,乱摊成本,转移利润,私设小金库,制造帐外帐,挪用、挤占专项资金,扩大集团消费,并将相当大部分变相成为个人消费,这已成为我国地下经济一个显著的特征。

四是市场经济活动的指标体系还没有系统建立起来,长期的计划经济又遗留有较多的信息误区,非法的市场交易无法测量;社会经济统计的人为虚报行为较严重,使地上经济的精确性和可靠性发生问题。这就必然误导改革,加剧地下经济的活动。

在当前构建社会主义市场经济体制的过程中,一般都局限于借鉴西方新古典经济学派“市场”与“国家”的理想模式对经济活动的指导与调控作用。虽然我国现阶段地下经济现象和权力寻租的腐败

现象紧密联系,但不可忽视的是地下经济还包括有大量企业、公众个人参与的不规范市场行为。仅仅把“寻租理论”与腐败之间的关系进行评价是远远不够的,必须从整个社会经济生活的实证方面出发,结合我国具体国情来系统探究地下经济的运行方式及根源,给出全面完整的地下经济定义,设计、评价和实施不同的科学测度方法,为我国有效防范和遏制地下经济提供理论根据和可行对策。

三、讨 论

1. 地下经济是当代世界各国经济生活中普遍出现的现象。我们没有必要讳疾忌医,否定它的存在,也没有必要将其简单地全盘归类到腐败现象或经济犯罪上。要清楚地认识到地下经济是我国社会转型期间出现的新问题、新现象,要认真地借鉴国外有关理论与经验,针对我国地下经济的特征与特点,有的放矢地研究、探讨,为完整快速地建立社会主义市场经济体系提供理论指导。

2. 地下经济是市场经济发展过程中出现的产物。市场经济不是万能的,政府宏观调控也不是万能的,两者的缺陷是产生地下经济的主要起因,我们没有必要把“市场经济”与“国家宏观调控”过分理想化或者走向极端。我们要根据现实经济生活中市场经济这只“看不见的手”和“地下经济”另一只“看不见的手”的共同作用及表现形式,有针对性地充分发挥经济建设的“两手抓”和“两手硬”。切忌迷信地应用西方宏观经济理论的“灵丹妙药”。要根据我国经济发展的阶段特点、社会总体生活水平、资源配置机制及公众的法制、道德水准,有步骤、有重点地防范和遏制住地下经济。

3. 加速社会主义市场经济体制的建设是消除地下经济的重要途径之一。经济发展严格地决定于并服从于经济利益的动机。从亚当·斯密到当代,人都被首先看作是“经济人”,市场经济发展到不同阶段,地下经济也将具有不同的表现形式与效应。在当前,进一步明确产权,建立经济法规,消除权力对经济的不正当干预,解除不合理的行政管制,健全和完善监督检查机制和信息系统,加强公众的法制观念和道德观念,积极全面地推进改革,将有助于我国在本世纪末初步建立起新的社会主义市场经济体制。
(责任编辑 蔡 今)

(上接第34页)

开展2,4-D等外源激素研究,阐明它对细菌的生理生化 and 遗传效应,它对植物结瘤的原理。此外,也应开展其他理化因子对结瘤和固氮作用研究,使目前工作引向深入,有所发现,有所创造。

至于非豆科植物根瘤的固氮问题,能固氮是最

理想的结果。但对根瘤共生体系相对来说,首要问题是结瘤,瘤中有菌,然后是菌能否固氮。没有结瘤的成功,就谈不上有固氮的可能性。

(责任编辑 肖庆山)