

# 植物生命科学发展趋势<sup>\*</sup>

沈允钢 陈晓亚 文启光

(上海生命科学研究院植物生理生态研究所 上海 200032)

**摘要** 植物具有光合放氧功能的生命活动是生物圈进化及运转的关键环节, 并和经济及社会的可持续发展密切相关。目前, 与植物生命科学研究交叉的学科越来越多, 它正在将微观和宏观的探讨整合起来为 21 世纪人类的生存和进步做出更大贡献。

**关键词** 生物圈, 可持续发展, 植物结构和功能, 光合作用, 信号转导

## 1 引言

植物具有利用太阳能将二氧化碳和水等无机物合成为有机物并放出氧气的光合作用功能, 因此它在生物演化和生物圈形成中占有重要的

地位。可进行放氧光合作用的植物的出现既解决了合成有机物原料的广阔来源问题, 使各种生物得以大量繁衍, 又导致环境中氧气的积累, 这不仅有利于生物发展出能量利用效率高得多的有氧代谢, 促进演化朝多细胞、功能复杂的方向前进, 还有利于在大气上方形成臭氧层, 可吸收对生物非常有害的短波紫外线, 从而使生物得以出水上岸, 将活动范围几乎伸展到陆地的每一个角落并影响岩石的风化和土壤的形成。这样, 在地球表层逐渐产生了一个

由种类繁多的生物和无机环境组成的在物质循环和能量流动上彼此紧密联系的生物圈。其中, 植物是主要生产者, 通过其光合功能合成数量非常巨大的有机物以供无数生物生命活动之需; 动物是消费者, 直接或间接以食用植物为生; 大量异养微生物是分解者, 它们的生命活动最终将动植物的遗体 and 排出物等降解成无机物, 又可供植物同化。

生物演化至人类诞生后, 人类的生产和生活不断干预着生物圈的运转。过去影响较小, 可是近几百年来, 尤其是近几十年来, 由于人口急剧增加、大量开采利用矿产资源和化石燃料, 滥伐森林及乱垦草原, 不仅导致资源逐渐枯竭, 而且显著恶化了生态环境。这使得越来越多的人认识到, 长此以往, 物质文明将难以继。如何保证经济和社会可持续发展已成为世界各国的中心议题。其中, 非常关键的一环, 就是如何保护和加强植物的生命活动。这是因为植物是生物圈运转中的主要生产者, 它直接或间接供应着人类全部食物, 形成大量可再生资源, 同时还有助于环境的维护与改善。要更有效地加强和调控植物的生命活动就必须深入探讨植物生命科学。

\* 收稿日期: 2004 年 12 月 29 日

## 2 国际研究现状和发展趋势

当今植物生命科学研究着重在如下几个方面。

### 2.1 能量转换和物质代谢

与环境有频繁的物质和能量交换是生物生命活动的基础。从这方面来看,植物的光合作用是生物界中影响最大的自养代谢。光合作用有一项成果获得了诺贝尔奖,其基金委员会宣布得奖的评语中称光合作用是“地球上最重要的化学反应”。的确,光合作用改变了世界的面貌,而它与植物本身生长发育的关系更为密切。陆生植物演化成地上部和地下部都松散伸展、难于移动的形态结构均与利于进行光合作用有关。它的发育周期和其它许多特性的形成也和适应光合机构的运转有联系。当前人们对光合作用探讨的热点可以从2004年第13届国际光合作用会议看到大致的趋势。这次会议的主题是“光合作用的基础知识导致改善植物生产力和平衡全球气候”,既指出了研究光合作用的意义又表明了理论探讨与生产实践较好的结合。会议强调,对于全球光合作用不仅要注意植被覆盖,还要重视其效率;当大气二氧化碳浓度升高时,三碳四碳作物的光合机构有不同适应状况,这将对农业生产有显著影响。在机理探讨方面,有关类囊体膜上光合能量转换的各种蛋白复合体的研究,在腺三磷合酶结构功能的阐明有较大进展后,对光系统 I、II 反应中心、捕光叶绿素蛋白复合体和细胞色素  $b_6/f$  复合体都进行了纯化并进一步分析其结构和功能的联系。与光系统 II 结合的独特放氧反应是许多学者研究的重点,对光系统 I 则不少实验室在深入探讨多种电子传递去向的调节机理。关于和电子传递耦联的光合磷酸化,现在除了继续了解质子动力势如何导致腺三磷形成的详情外,还重视追究它对整个光合机构运转的多种影响,特别是它与多余激发能的耗散并从而防止产生破坏作用的关系。在光合碳同化方面,不仅在继续寻找改善

固定二氧化碳关键酶功能的途径,对光合产物的转化及运输问题也在利用分子生物学技术进行探索。

植物是自养生物,其显著特点是能利用无机物合成其体内所需的一切有机物,其中不少是植物特有的,包括构成细胞壁的纤维素和木质素等。值得强调的是,许多种植物可合成各自特有的次生代谢产物,包括萜类、生物碱和酚类中的许多化合物等,它们并不直接参与生长发育过程,但常和植物适应不良环境或防御病虫害有关,其中不少组分被人们当作珍贵药物。因此,对于植物形成各种特殊物质的分子机理和调控途径是世界各国研究的热点,不但有重大理论意义,并且还有助于从植物获得更多的人们所需要的产物。

### 2.2 环境生理和矿质营养

植物的自养代谢必需与环境有巨大的接触面,这导致陆生植物形成松散伸展、难于移动的结构。如何在周围环境中趋利避害,在漫长的演化历程中,不同植物对各种逆境产生了多种特有的对待方式,包括结构上的防护、代谢上的调节、生长发育上的适应等。

植物的逆境胁迫可区分为非生物因子和生物因子。非生物因子主要是光、温、水、气和一些矿质元素。它们常是植物生长发育所需要的,但过多或缺乏就会带来危害。太阳辐射中,可见光部分是植物进行光合作用所需要的,但晴天中午光照太强时,多余的激发能会产生破坏反应,人们正在探讨光合机构中一系列耗散保护机理;太阳辐射中的紫外线(特别是280—320nm部分,常称UV-B),对生物体有害,基于大气臭氧层的被破坏使紫外线增加,人们在努力研究不同植物的适应机理。植物的生命活动有适宜的温度范围,过高或过低都会引起损害。这常常成为各种植物分布于不同地区及有季节性生长的主要因素。人们在深入探讨植物遇到气温突变时的一些应激机理,同时也在农业生产中设法采取一些保护措施。水分是构成植物体的重要原料,可是其需要量仅占

植物根部所汲取水分的很小一部分,绝大部分被蒸腾掉了,这是因为叶片等光合器官从空气中吸收二氧化碳时必然会导致大量水分逸散,所以植物水分亏缺常常是影响植物光合作用和生长发育的重要限制因子。各种植物有许多抗旱或防止水分过度散失的适应机理,这是很多实验室深入研究的重点。

植物需要从环境中吸收一些营养元素来保证自养生命活动,包括碳、氢、氧、氮、磷、钾、钙、镁、硫等大量元素和氯、铁、硼、锰、锌、铜、镍、钼等微量元素共 17 种。其中镍是最近才肯定的,因为不但要证明它不可缺少,还得了解其功能。怎样保证这些元素的合适供应是农业生产中采取措施的重要依据,因此对不同植物如何从环境中获得和利用这些元素的机理是人们非常关心的问题。此外,植物吸收的无机物不仅为上述必需的营养元素,常还有多种其它元素,其中有的对某些植物是有益的,但有一些常常也会带来不利影响,不少实验室在研究其防御机理。

环境中与植物生命活动有关的生物因子很多,包括其它植物、动物和微生物。其中有的是彼此有利的,有的则对植物有害。不同植物有多种多样的应对方式,不仅在体内能产生一系列防御反应,而且还会向土壤和大气环境分泌特殊物质,引诱或阻挠其它生物的接近。很多学者正在深入探讨这些巧妙的途径,希望有助于在生产实践中加强生物共生和发展生物防治。

### 2.3 生长发育和信号转导

植物在漫长的演化过程中形成了有利于其生长发育并与多变环境相协调的遗传特性。虽然植物不能像动物那样通过移动来适应外部环境,但可以感受环境的变化并通过信号转导来调节其生长发育过程,从而达到适应外部环境变化的效果。例如,人们早就知道,植物在季节更迭时可灵敏地感受日照周期长短而调节开花时间,虽然当时对其机理

并不了解。随着多种植物激素和其它信号物质的发现以及对它们如何参与植物生长发育和感受环境变化的研究,让我们能够将生长发育与信号转导逐渐联系起来。例如,赤霉素反应不敏感的突变体表现出植株矮化现象;乙烯能促进果实成熟,老化;光敏色素可感知光周期的变化等。这些现象已被广泛运用于农业领域,例如,对赤霉素感受性弱的矮化农作物的广泛种植,导致了所谓的绿色革命;乙烯常常被用来催熟水果,或是通过抑制乙烯的产生延长蔬菜和水果的保存期;利用植物对光周期的反应调节花卉的开花时间等。植物的激素与信号转导途径与动物有些类似,但存在着显著的差异和独特之处。例如,在已经发现的多种植物激素中,除了油菜素内酯是类固醇,与动物的有点相像外,其余都很不一样。关于信号转导途径也存在不少特殊之处,例如动物细胞主要依靠 G-蛋白耦联受体感知信号分子,而植物则可能主要依赖丝氨酸/苏氨酸受体激酶。

自从拟南芥被用作科学研究的模式植物以来,植物生长发育和信号转导方面的研究进展迅速。在拟南芥成花机理、顶端分生组织和逆境胁迫研究方面,通过相关突变体的分析和基因克隆等手段,使人们对植物生长发育的了解进入到遗传学和分子生物学水平。通过分析拟南芥基因组,已发现含有 400 个以上的丝氨酸/苏氨酸受体激酶基因。除了少部分受体基因的功能被报道外,绝大部分受体蛋白的功能仍是未知。这些受体激酶感知广泛的信号分子,例如 CLAVATA1 控制顶端生长发育;感应钙离子受体 CAS1 影响植株的开花;乙烯受体 ETR1、ETR2、EIN4、ERS1 和 ERS2 调控双子叶植物的三重反应,即乙烯抑制黄化苗下胚轴的伸长、生长、促进细胞的横向增粗及茎的横向生长。油菜素内酯受体 BRI1 的突变体长得非常矮小;改变拟南芥莲座及花苔形态的 ERECTA 基因也编码一个受

体激酶,但是,这个受体激酶的配体仍是未知。另外,植物除了感知单个信号分子调控与其相关的生理生化反应外,还具有同时识别和综合内外信号转导途径的能力。例如种子在土壤里什么时候发芽,它必须感知各种内外信息,做出是否发芽的决定。因为一旦发芽,种子不能回到原始状态。可是,我们对这样复杂的信号转导途径还知之甚少。已有的研究表明,植物生长发育和信号转导之间存在着紧密的联系。这方面的进一步研究将促进对植物发育及调控网络全面系统的了解。

## 2.4 植物分子生物学

分子生物学可较狭义地定义为从分子水平上研究携带遗传信息的基因的结构与功能。它是遗传学和生物化学交叉发展而形成的。谈到遗传学的发展,人们常首先提到19世纪中叶孟德尔利用豌豆杂交实验所观察到的遗传规律,20世纪初提出基因型和表现型重要概念的也是植物学家约翰森。20世纪中叶,麦克林托克通过对玉米遗传的研究发现了在染色体上存在着可移动的遗传因子。因此,遗传学中不少划时代的进展常与探讨植物生命活动有关。

在生物化学学科中,虽然在20世纪上半叶就有了分子生物学的名称,但是该学科兴起及其与遗传紧密联系起来是和1953年沃森和克里克阐明了脱氧核糖核酸的双螺旋结构密切相关,接着人们对脱氧核糖核酸序列与所携带的遗传信息的关系进行大量研究。测定了不少从低等到高等生物的基因组中的脱氧核糖核酸序列,其中包括低等植物蓝绿藻、双子叶模式植物拟南芥和单子叶重要作物水稻。基因组的大小一般被认为与生物体的复杂程度正相关,然而至今测得生物的最大基因组不是出现在高等动物而是在开花植物中,这是很值得关注的。植物的基因组还有一个特点,它除了和动物一样在细胞核中有一套大的基因组和在线粒体中有一套小的基因组外,还有一套

小的基因组存在于叶绿体中。这套基因组虽不大,却和细胞核基因组有相互作用,与植物独有的光合功能的形成和调控有密切联系。

随着基因组测序的进展,人们对功能基因组的研究加强了,即正在尽力了解基因的表达及其调控、基因及其产物的结构与功能、分子间的相互作用、基因型和表现型的相关特性等。这就在基因组学的基础上有力地推动了转录组学、蛋白组学、代谢组学等的发展,力求把微观的分子调控机制和宏观的生命活动整合起来探讨。在植物科学中,有关植物生命活动的许多问题都在设法利用分子生物学技术并努力和有关基因的功能及其表达调控等联系起来探讨。因为核苷酸序列所携带的遗传密码就是植物表现生命活动的基础,人为地使它们部分缺失或变更又可成为了解各种生命活动分子机理的有效手段。所以可以说如今分子生物学和植物生命科学研究的各个方面都已密切结合成一体,并获得了许多有意义的成果。

## 2.5 细胞和组织培养与生物工程

植物细胞与动物细胞的重要区别在于具有“分化全能性”(totipotency)。许多植物的体细胞通过离体培养能够分化成完整植株,而目前只有少数动物体细胞可以培养产生另外一个动物(克隆),但克隆动物往往需要特定的细胞和苛刻的培养条件,并且主要只是将体细胞核基因组换入卵细胞中,并不能保证线粒体的基因组也全换成体细胞的。

植物细胞和组织培养不但使许多稀有植物(如武夷山的大红袍茶树)可借助无性繁殖而快速繁衍,它还提供了生产植物次生代谢产物的新来源。例如,抗癌药物紫杉醇(taxol)可以由红豆杉组织培养获得,从而减少稀有林木的损耗。此外,在育种技术上,通过花粉母细胞培养和染色体加倍技术,能够得到遗传背景完全纯合的重要材料。在品种保存方面,组织培养技术能够得到无病毒植株,使得一些遭受病毒危害的植物或农作物品种得以脱毒保留。组



组织培养技术还能改良现有品种,如培养“幼态化”的木本植物,使其具有更旺盛的长势,这对于造林有重要意义。对于无法通过有性繁殖产生后代的不同种植物,可以经由脱去细胞壁的原生质体融合技术达到杂交育种的目的。

细胞培养也随着植物分子生物学的发展,诞生了瞬时分析基因功能的新技术。利用报道基因的表达式,将目标基因转入原生质体,观察报道基因的表达式,可快速地反映转入原生质体基因的相互作用或是在信号转导途径中的关系。对于世代时间过长的植物,这种分析手段是跳过传统遗传学研究的一种新方式。

更重要的是,植物转基因技术就是在细胞组织培养和再生的基础上发展起来的,这使得植物基因工程迅速发展,并将大大影响未来的农业。通过原生质体,可以利用“转染”(transfection)技术将外源基因转入细胞,经由再生诱导产生转基因植株。利用农杆菌(agrobacterium)介导的转基因技术在20年前就开始建立。随着组织培养技术的成熟,以及对农杆菌转基因机理研究的进展,许多植物已经能够通过这个方法获得转基因。以前认为农杆菌只能转化双子叶植物,但现在已经能够利用农杆菌转化水稻等单子叶植物。此外,那些不易由农杆菌和原生质体转化的植物,也可通过基因枪转化技术而得到转基因植株。

尽管植物细胞组织培养是一门较老的学科,但其重要性和影响力依然深远。它不但在生产实践中已成为多种植物快速无性繁殖、异种植物的原生质体融合以及转基因等生物工程的重要手段,而且至今许多重要基础研究也必须借助于此项技术才能完成。正是通过组织培养技术,使得拟南芥的细胞分裂素(cytokinin)受体基因CKII被发现。因此,细胞组织培养今后仍将是探讨植物生命科学的一个重要技术。

### 3 我国植物生命科学的研究现状和对发展的思考

我国疆土广阔、地形和气候复杂,植物区

系丰富、种类繁多,且有不少独有的古老科属,因此加强有关植物的生命科学研究非常重要。我国各地的综合性大学、师范和农业院校均开设植物生命科学有关课程,而且结合各区域的植物开展研究工作。在中国科学院,不但各地的植物研究所都有植物生命科学研究,而且还专门成立了植物生理生态研究所,并设置植物分子遗传国家重点实验室,从事基础和应用基础研究。

我国在植物科学研究方面有过不少贡献,特别是近年来,又不断取得一些重大进展,国际地位显著提高。在完成了水稻全基因组测序和第4号染色体精确测序之后,我国启动了水稻功能基因组研究重大专项,并取得了可喜进展。我国科学家在水稻分蘖、植物激素作用机制与信号转导、质外体钙调素在植物生长发育过程中的作用、生殖发育与自交不亲和以及植物抗病抗逆、棉纤维发育等方面取得了一批重要成果。光系统II捕光色素蛋白复合体(LHCII)结构的解析,使我国在这方面的研究进入国际先进水平。我国植物生命科学工作者在*Nature*,*Science*等高水平杂志上发表了多篇研究论文。

我国人口众多,要以不到世界十分之一的耕地养活五分之一的人口,因此,我国植物生命科学的发展更重视联系农业生产实际,并做出了不少重要贡献,包括群体光能利用概念的提出和许多栽培管理措施的创新改进,如在西北半干旱地区用赤霉素和钙离子处理小麦种子,播种后无论碰到干旱或湿润环境均可早发增产等。

在进入21世纪后,有人把生命科学称作时代的特征,这显然和生命科学研究的飞跃进展及其对经济和社会可持续发展的推进作用有关。其中,植物生命科学的作用尤其突出。因为可持续发展中最迫切的问题是资源可再生和生态环境维护,这都和植物的生命活动密切相关。例如,当前大量利用的石油和天然气等化石燃料在21世纪将耗竭,人们正在寻求的

各种可再生能源中,植物吸收太阳能转化无机物合成的有机物中所包含的可再生能源是最值得重视的,不仅潜力巨大(目前地球上植物每年所形成的可再生能源约为人类每年所消耗全部能源的十倍),而且它是吸收二氧化碳所形成的同化产物,利用后不会像燃烧化石燃料那样增加大气中二氧化碳的浓度而对环境产生不良影响。巴西早已在利用甘蔗生产酒精来替代石油。我国吉林、河南等地也在利用陈粮等生产酒精来加入汽油中使用。德国、法国等大力利用植物资源生产生物柴油、沼气等作为生物燃料,我国也在积极开发。要更大规模地利用植物的可再生能源,就必须提高植物的生产力,并且使其形成的产物除作能源外还可高度综合利用以达到经济核算上切实可行,这就需要加强植物生命科学研究。又如要改善生态环境,人们很自然会想到绿化,可是在水土流失严重、气候等条件较差的地方植树种草是很困难的,必须要深入了解有关植物的生理特性才能有希望成功。

我国植物资源非常丰富而且和国民经济的发展关系十分密切,必须努力推进我国植物生命科学研究的发展使之和这些需求相适应。要重视探讨我国各种稀有野生植物的生命活

动特性,这既有理论意义又利于资源保护和开发利用。要密切关注国际生命科学研究的各个发展前沿,同时更要注重我国的需求和已有的基础与优势相结合,如对水稻功能基因组的了解和许多作物的逆境生理研究等,又如,种类繁多的中草药中绝大多数都来源于植物,这显然是值得从植物生命科学的许多方面进行探讨的。可以期待,我国植物生命科学的不断发展将会为经济和社会的可持续发展做出越来越大的贡献。

#### 主要参考文献

- 1 武维华等. 植物生理学.北京:科学出版社,2003.
- 2 刘良式. 植物分子遗传学.北京:科学出版社,2003,第二版 1-217.
- 3 Buchanan B B,Gruissem W, Jones R L. Biochemistry & Molecular Biology of Plants. Amer.Soc.of Plant physiologists, 2000.
- 4 杨胜利. 系统生物学研究进展.中国科学院院刊, 2004,19:31-34.
- 5 Sheen J. Kay S(eds) Cell signaling and gene regulation. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7:487-609.

### The Prospect of Plant Life Science Research

Shen Yungang Chen Xiaoya Wen Chikuang

(Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes of Biological Sciences, CAS, 200032 Shanghai)

The activity of photo-oxygenic plants is a critical step for the evolution and operation of biosphere, as well as closely associated with the sustainable development of finance and society. The plant life science has been cross-linking with multiple disciplines, and its research is integrating from molecular research to ecological study to make a great contribution to the survival and progress of human being in 21st century.

**Keywords** biosphere, sustainable development, Photosynthesis

**沈允钢** 中国科学院院士,上海生命科学研究院植物生理生态研究所研究员。曾任中国科学院上海植物生理研究所所长,联合国环境规划署的热带、亚热带草地生态系统的生物生产力和光合作用项目中国区域中心负责人(1985—1991),国际光合作用委员会委员(1986—1992)等。主要从事光合作用能量转换机理和生理研究。