

# 与植物生理学有关的重要研究进展

周 峰, 张 边 江, 周 泉 澄, 华 春

(南京晓庄学院 生物化工与环境工程学院, 江苏 南京 211171)

**摘 要:** 综述了 2009 年《Nature》和《Science》中, 在植物生长物质、光合作用、花器官和植物免疫等方面与植物生理学有关的重要研究论文和研究进展。

**关键词:** 植物生理学; 研究进展

**中图分类号:** Q 945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001- 0009(2010)09- 0212- 03

植物生理学是研究植物生命活动规律的科学。其目的在于认识植物的生长发育与形态建成、物质与能量转化、信息传递和信号转导以及植物体内外环境条件对其生命活动的影响。2009 年, 植物生理学相关领域又取得重要研究进展。介绍《Nature》和《Science》中与植物生理学有关的重要研究论文和研究进展, 供植物生理学同行们参考。

## 1 与植物生长物质有关的研究进展

经典的植物激素有生长素、脱落酸、细胞分裂素、赤霉素和乙烯。后来, 更多化合物被发现是激素, 其中包括油菜素内酯、茉莉酸、水杨酸、一氧化氮和独脚金内酯等。植物激素作为植物体内的微量信号分子, 对于调节植物的各种生长发育过程和环境的应答具有十分重要的意义。植物激素及一大批人工合成的生长调节物质的应用直接为作物和果蔬农业的化学控制作出了重要的贡献<sup>[1]</sup>。

生长素(Auxin)是人们最早发现的 1 种植物激素, 在植物生长发育的诸多方面发挥重要的作用, 如调控细胞的分裂、伸长和分化, 调节离子的跨膜运输, 影响胚胎发育和根系的形态建成, 促进某些植物的雌花分化, 诱导单性结实, 引起植物的向地性和向光性反应等。但对生长素作用机制和信号转导途径的了解仍然不是很充分。Santner 和 Estelle<sup>[2]</sup>报告了生长素活性的一种调控模式, 该模式的调控是在细胞内, 而不是在细胞间。这一机制涉及到 PIN5(输出载体), 它是生长素流出物

PIN 家族中的 1 个非典型成员, 位于内质网之上。

作为植物激素的赤霉素(Gibberellin, GA), 在植物生长发育的诸多方面起重要作用。它可促进植物生长和 $\alpha$ -淀粉酶的形成, 打破种子休眠和促进其萌发, 以及促进植物开花等。目前, 人们对赤霉素的生物合成过程已经有了较好的了解, 但对赤霉素信号转导途径尚未完全研究清楚。赤霉素受体的晶体结构的发现<sup>[3,4]</sup>, 有助于阐明赤霉素的信号识别途径, 帮助设计用于农业生产的更为有效或更为便宜的生长调控因子。Murase 等<sup>[3,4]</sup>确定了与 GID1 和来自拟南芥的 1 个 DELLA 蛋白碎片相结合的赤霉素的 1 种三元复合物的结构。赤霉素与其受体 GID1 的结合, 导致 DELLA 家族的转录调控因子被识别, 这些调控因子抑制赤霉素信号作用。

脱落酸(Abscisic acid, ABA)是 1 种重要的植物激素, 参与植物胚胎发育、种子休眠、果实成熟以及逆境胁迫等许多方面, 对植物生长发育起着调节作用。Melcher 等<sup>[5]</sup>报告 ABA 的受体是 PYR/PYL/RCAR 家族的蛋白以及 2 型磷酸酶 ABI1、ABI2(去磷酸化)和 PP2C(蛋白磷酸酶 2C), 它们抑制 ABA 信号作用。ABA 在非结合状态及在包括 PYL2-ABA-PP2C 和 PYL1-ABA-ABI1 在内的不同复合物中的晶体结构。这些结构表明, PYL/ABA 生成 1 个与 PP2C 和 ABI1 相结合的疏水穴, 同时结合生化研究, 这些结构还为 ABA 信号转导途径指出了可能机制。

植物激素及其信号转导的分子机制一直是研究热点, 目前有关植物激素分子机制的研究进展迅速, Santner 和 Estelle<sup>[2]</sup>发现, 泛素/蛋白酶体系统的蛋白泛素化和降解被发现是大多数激素的信号通道中的 1 个关键成分, 联系各种激素控制系统的 1 个复杂调控网络的详细机制正在引起人们的重视。

## 2 与光合作用有关的研究进展

PSII 起着质体蓝蛋白(Plastocyanin)-铁氧还蛋白(Ferredoxin)氧化还原酶的作用, PSII 吸收的光能诱导电子从膜内侧的质体蓝蛋白传递至基质侧的铁氧还蛋白,

**第一作者简介:** 周峰(1978-), 男, 博士, 现从事植物生理生化方面研究。E-mail: zfbcas@163.com。

**通讯作者:** 华春(1963-), 女, 教授, 现从事植物生理学研究工作。

**基金项目:** 江苏省高校自然科学基金基础研究资助项目(07KJD180126 和 08KJD180012); 南京晓庄学院植物生理与分子生物教学团队建设资助项目。

**收稿日期:** 2010- 01- 22

还原的铁氧还蛋白可被  $Fd-NADP+$  氧化还原酶所利用而生成  $NADPH$ 。

目前对  $PSi$  的研究已经取得了重要成果, 主要包括对  $PSi$  中多肽组分的结构与功能研究、 $PSi$  电子传递反应和天线系统激发能的传递等, 尤其是关于  $PSi$  晶体结构的研究取得重要进展。蓝藻  $PSi$  复合体的 2.5 Å 分辨率晶体结构显示,  $PSi$  晶体为三聚体, 其单体由 12 个蛋白质亚基以及 127 个辅因子组成。豌豆  $PSi$  的 3.4 Å 晶体结构显示, 该复合体包含 17 个蛋白质亚基、168 个叶绿素分子、2 个质醌分子、3 个铁硫簇和 5 个类胡萝卜素分子<sup>[6]</sup>。2009 年, Sharon 等<sup>[7]</sup> 发现  $PSi$  成分也存在于噬蓝藻体(感染蓝细菌的病毒)中, 可能具有帮助提高光合作用整体表现的功能。

### 3 与花器官有关的研究进展

开花是高等植物由营养生长向生殖生长转变的一个重要过程, 在合适的时间开花是植物生殖发育成功所必需的。植物的开花时间受环境因子以及内在因素的共同影响。植物在何时成花、分生组织如何完成转化以及环境条件如何影响成花等问题, 也一直是研究的热点。通过对大量拟南芥开花时间突变体的遗传分析, 确定至少有 4 条调控开花时间的信号途径, 分别为春化途径、光周期途径、赤霉素途径和自主途径<sup>[8]</sup>。

现在从“高山南芥”(1 种与拟南芥相关的多年生植物)的开花所做的一项研究中发现 1 个“永久开花”- 1 ( $PEP1$ ) 基因, 它调控多年生植物开花的 3 个特征<sup>[9]</sup>。该基因参与限制开花持续时间、彻底阻止某些枝条开花以及将开花限制在春天等。 $PEP1$  是拟南芥中  $FLC$  开花抑制基因的直系同源基因, 后者通过染色质修饰抑制开花, 直到植物暴露于低气温。 $PEP1$  在多年生植物中所具有的功能在 1 a 生植物中不存在, 这些功能似乎是通过在  $FLC$  和  $PEP1$  位点的组蛋白修饰的变化形成的。

花粉管是花粉粒在雌蕊柱头上萌发时, 其内壁经外壁上的萌发孔向外突出所形成的管状物。花粉管引导是开花植物成功受精的关键, 花粉管通过花柱进入子房, 通常是经过珠孔到达胚囊。一般认为, 胚珠分泌向化物质, 主要是钙和糖<sup>[8]</sup>。助细胞分泌一种可溶因子, 该因子可引导花粉管向胚囊生长。现在这些花粉管引诱剂被鉴定出来, 助细胞所分泌的引导因子是富含半胱氨酸的多肽, 属于类似防卫素的蛋白, 被命名为  $LUREs$ <sup>[10]</sup>。

### 4 与植物免疫有关的研究进展

植物的自然免疫是适应自然环境逐步进化的必然结果。由于长期的自然选择, 那些对病虫害没有抵抗能力的植物陆续被淘汰了, 现存的植物一般都有很好的防御保护系统。植物的防御能力表现为植物的某些结构和功能, 以及生理生化反应可以随环境的不同、植物发

育阶段的不同而发生变化。

2009 年 5 月, Hines 和 Zahn<sup>[11]</sup> 在《Science》报道了植物免疫性, 讨论了植物防御功能中化学多元化的作用, 植物的激素与防御信号通路之间的串扰以及植物是如何形成并维持与微生物之间互利的相互关系。以期在未来几十年的农业环境中, 改善植物健康和生产率以及预测人类对疾病的不同类型进行干预的长期后果。

植物防卫通道中 1 个最早的步骤其涉及胞质溶解钙水平的增加。然而,  $Ca^{2+}$  信号导致有效植物免疫响应的机制尚不清楚。水杨酸是局部及系统抵抗力的一個关键信使。Du 等人<sup>[12]</sup> 报告了  $Ca^{2+}$  信号作用与由水杨酸调节的响应之间的联系。他们发现,  $AtSR1/CAMTA3$  (1 个  $Ca^{2+}$  / 钙调蛋白—结合转录因子) 通过抑制  $EDS1$  (水杨酸的 1 个关键调控因子) 抑制水杨酸的响应。 $AtSR1$  是植物免疫系统通过抑制水杨酸的生物合成来实施调控的负调控因子。

### 5 与植物抗性有关的研究进展

与植物有关的抗性生理主要有抗冷性、抗冻性、抗热性、抗旱性、抗涝性、抗盐性和抗病性。亚洲季风季节的洪涝灾害会对水稻作物造成广泛破坏。一些品种的水稻已通过形成使茎秆迅速加长的能力而适应了这种环境压力, 当发生洪涝时, 其茎秆会发生迅速的、急剧的中间节增长, 能长到几米高, 其高度由水位决定。Hattori 等人<sup>[13]</sup> 鉴定出触发深水水稻中间节增长的基因, 它们分别是  $SNORKEL1$  和  $SNORKEL2$ 。这 2 个基因编码调控气态植物激素乙烯信号作用的转录因子。将这些基因导入高产栽培品种中, 有可能帮助易发生洪涝地区水稻增产。

Fu 等人<sup>[14]</sup> 克隆了  $Yr36$  基因, 该基因会给予小麦抵抗 1 种叫做条锈病的破坏性真菌病害的能力。该基因编码 1 个激酶区以及 1 个脂质结合区, 这表明在细胞信号传递机制中的植物脂质可能会给予作物抗病的能力。Krattinger 等人<sup>[15]</sup> 克隆了  $Lr34$  基因, 这种基因与作物抵抗叶锈病、条锈病和白粉病的能力有关。 $LR34$  蛋白与所谓的 ABC 转运蛋白相似, 该转运蛋白可跨膜转运不同的化合物。

通过 2009 年在《Nature》和《Science》上发表的有关植物生理的重要研究进展可以看出, 植物激素及其信号转导的分子机制的研究仍然是热点, 既包括经典的五大激素, 也包括后来发现的激素如独脚金内酯等。光合膜蛋白晶体结构的研究是一个十分活跃的研究领域。从 1994 年, Klbrandt 等<sup>[16]</sup> 通过对  $LHC$  晶体结构 3.4 Å 分辨率的解析到现在, 每种组分的高分辨率空间结构的解析, 都能发表在高水平的学术刊物上, 同时也为我们提供了更精细的膜蛋白复合体的结构和功能信息。但是膜蛋白晶体生长技术仍未获得突破, 优质晶体的获取

仍然是膜蛋白空间结构与功能研究中最关键的限制性因素。有关植物成花机制及抗性有关的分子机制一直在不断取得突破, 这些研究都以微观分子水平为主流研究方向。而全球生态学及生物多样性的研究在《Nature》和《Science》报道也较多。这表明, 在研究层次上, 微观和宏观的二个研究方向具有同样的竞争力。此外, 如植物免疫等新兴的植物生理研究领域也越来越多的为人们所重视。总之, 微观和宏观二个研究层次上的快速发展使得植物生理学成为一个非常活跃的研究领域, 并与其它学科相互交叉。迄今为止, 诺贝尔奖中与植物生理学有密切关系的奖项达 26 项之多, 获奖人数达 40 多人。说明包括植物生命活动在内的生命科学研究越来越受到人们的重视, 并对植物生理学研究起着推动作用<sup>[17]</sup>。

### 参考文献

- [1] 许智宏, 李家洋. 中国植物激素研究: 过去、现在和未来 [J]. 植物学通报, 2006, 23(5): 433-442.
- [2] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling [J]. Nature, 2009, 459: 1071-1078.
- [3] Murase K, Hirano Y, Sun T, et al. Gibberellin-induced DELLA recognition by the gibberellin receptor GID1 [J]. Nature, 2008, 456: 459-463.
- [4] Shimada A, Ueguchi-Tanaka M, Nakatsu T, et al. Structural basis for gibberellin recognition by its receptor GID1 [J]. Nature, 2008, 456: 520-523.
- [5] Meldner K, Ng L M, Zhou X E, et al. A gate-latch-lock mechanism for hormone signalling by abscisic acid receptors [J]. Nature, 2009, 462: 602-608.
- [6] 周峰. 光合膜蛋白晶体的结构与功能 [J]. 生命的化学, 2007, 27(5):

370-372

- [7] Sharon I, Alperovitch A, Rohwer F, et al. Photosystem I gene cassettes are present in marine virus genomes [J]. Nature, 2009, 461: 258-262.
- [8] 潘瑞炽. 植物生理学 [M]. 6 版. 北京: 高等教育出版社, 2008: 254-255.
- [9] Wang R, Farrona S, Vincent C, et al. PEP1 regulates perennial flowering in Arabis alpine [J]. Nature, 2009, 459: 423-427.
- [10] Okuda S, Tsutsui H, Shina K, et al. Defense-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells [J]. Nature, 2009, 458: 357-361.
- [11] Hines P J, Zahn L M. What's bugging plants [J]. Science, 2009, 324: 741.
- [12] Du L, Ali G S, Simons K A, et al.  $Ca^{2+}$ /calmodulin regulates salicylic acid-mediated plant immunity [J]. Nature, 2009, 457: 1154-1158.
- [13] Hattori Y, Nagai K, Furukawa S, et al. The ethylene response factors SNORKEL1 and SNORKEL2 allow rice to adapt to deep water [J]. Nature, 2009, 460: 1026-1030.
- [14] Fu D, Uauy C, Distelfeld A, et al. A Kinase-START gene confers temperature dependent resistance to wheat stripe rust [J]. Science, 2009, 323: 1357-1360.
- [15] Krattinger S G, Lagudah E S, Spielmeier W, et al. A putative ABC transporter confers durable resistance to multiple fungal pathogens in wheat [J]. Science, 2009, 323: 1360-1363.
- [16] Khlbrandt W, Wang D N, Fujiyoshi Y. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography [J]. Nature, 1994, 367: 614-621.
- [17] 邱念伟, 王兴安. 与植物生理学有关的诺贝尔奖简介 [J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(1): 169-164.

## Important Research Advances in Plant Physiology

ZHOU Feng, ZHANG Bian-jiang, ZHOU Quan-cheng, HUA Chun

(School of Biochemical and Environmental Engineering, Xiaozhuang University, Nanjing, Jiangsu 211171)

**Abstract:** Important research paper and research advances about plant hormone, photosynthesis, floral organ and plant immunization published this year in Nature and Science were introduced in this paper.

**Key words:** plant physiology; research advances

