

Plant Biotechnology and Agriculture
Prospects for the 21st Century

植物生物技术与农业
展望21世纪

Arie Altman, Paul Michael Hasegawa



**Plant Biotechnology and Agriculture
Prospects for the 21st Century**

**植物生物技术与农业
展望 21 世纪**

Edited by

Arie Altman

Robert H. Smith Institute of Plant Sciences and Genetics in Agriculture
Hebrew University of Jerusalem
Rehovot, Israel

Paul Michael Hasegawa

Bruno C. Moser Distinguished Professor
Horticulture and Landscape Architecture Department
Purdue University
West Lafayette, Indiana, USA

科学出版社

北 京

图字：01-2012-2726

This is an annotated version of

Plant Biotechnology and Agriculture: Prospects for the 21st Century

Edited by Arie Altman and Paul Michael Hasegawa.

Copyright © 2012 Elsevier Inc. Except chapter 8 which is in the Public Domain.

ISBN: 978-0-12-381466-1.

All rights reserved.

No part of this publication may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopy, recording, or any information storage and retrieval system, without permission in writing from the publisher.

AUTHORIZED EDITION FOR SALE IN P. R. CHINA ONLY

本版本只限于在中华人民共和国境内销售

图书在版编目(CIP)数据

植物生物技术与农业：展望 21 世纪=Plant Biotechnology and Agriculture Prospects for the 21st Century: 英文 / (以) 奥尔特曼 (Altman, A.) 等编著. —北京：科学出版社，2012

ISBN 978-7-03-034291-1

I. ①植… II. ①奥… III. ①植物—生物技术—介绍—英文②农业技术—生物技术—介绍—英文 IV. ①Q94②S188

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2012) 第 093545 号

责任编辑：孙红梅 / 责任印制：钱玉芬

封面设计：耕者设计工作室

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码：100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2012 年 7 月第 一 版 开本：787×1092 1/16

2012 年 7 月第一次印刷 印张：42 3/4

字数：1 014 000

定价：180.00 元

(如有印装质量问题，我社负责调换)

前言

早在 20 世纪 70 年代,伴随着对于细菌和酵母的基因克隆和 DNA 测序研究的突破,有人就曾预言后续的应用前景不可限量,并将改变人类的生活。迄今为止大量的研究突破验证了这一预言,其中包括通过蛋白合成技术生产治疗人类和动物疾病的药物或疫苗,在食品、饮料和其他工业产品生产中使用的酶类,改良的作物新品种,以及生产生物燃料等生物制品的新途径等等。以上这些成果只是 35 年前大量研究发现的一部分,因此说这些研究发现带来了科技的巨大进步毫不为过。

20 世纪 70 年代和 80 年代在科学技术领域的投资在其后的 20 年间显现出了明显效果,尤其在农业等领域。例如,在玉米遗传和育种领域的投资促进了后来在超级杂交种和骨干种质改良中发挥了重要作用的遗传工程(GE)和其他一些生物技术研究,并已经取得很大进展。同样由投资支持的由 Mary Dell Chilton, Josef Schell, Marc Van Montague, Rob Schilperroot 等人领导的团队与孟山都公司(St. Louis, MO) Robb Fraley, Steve Rogers, Rob Horsch 领导的团队相互合作,从研究根癌农杆菌的作用机理开始,直到获得转基因农作物植株。上述科学家的研究引领了全球科学界通过基因工程技术培育和改良农作物和非农作物植物性状的研究潮流。

在后面的论述中,将向读者介绍植物生物技术的背景知识,当今遗传学、基因组学以及其他各种组学的研究状况,以及目前对于遗传工程的理解。其后的章节将介绍种质资源的改良和保存、植物育种、种子改良,以及孤雌生殖等方面的科技进展,这些内容都与农业和农业生物技术的短期和长期的成功密切相关,同时为读者深入理解后面关于新科技应用前景的章节提供背景知识。如果能够满足相关安全条例并被消费者接受,这些前景应用将继续改变全球农业的未来。

包括笔者在内的许多科学家投身于遗传学研究,我们希望:1)取得新发现;2)改善人类生存条件,科学家通常在这些目标中的某一个方面有所作为,而难以兼顾。取得新发现固然令人兴奋,当多数科学家们得知其新发现能够转化为现实应用时会感到十分欣慰。自从 1996 年首个产品进入市场以来,农业生物技术确实对我们的生活产生了重大影响,同时使得人们对科技的未来充满遐想。那些抗虫、抗除草剂、抗病毒的农作物的产生和应用,使人们相信生物技术在其他方面同样可以获得成功。而农民、农业经济、环境、消费者、种子公司都能从中获益。事实上,我们对于这些研究的前景很有信心:研究工作将取得更快的进展,而且将培育出更加抗病、抗虫、需要较少化学保护剂的农作物,能够更好地适应高温、低温、干旱和盐碱的种植条件;更加富含蛋白质、维生素、矿物质,培育出的某些特殊作物将满足不断增长的世界人口在制药、化工以及能源等方面的需要。

当我们的新发现被某些人认为可怕,被认为对人类、动物和环境有害时,我们感到十分吃惊和失望。这种失落现在仍在继续,尤其是在一些刚开始推广基因工程作物的国家。对于一项尚未得到公正评价的技术来说,这曾经并仍然是一个出乎意料的结果。认为这项技术不安全和可怕的人做出这种评价所基于的原因五花八门,以至于无法在此详细讨论。比如有些人无视科学界对于其安全性的广泛共识,认为基因工程的安全性会带来法律问

题，有人从哲学角度考虑反对在动植物身上使用基因工程技术，还有人认为除非基因工程产品能够拥有迎合消费者的特性，否则他们不会购买含有基因工程原料的产品。

在生物技术产品生产过程的很多环节已经受到了这种恐惧带来的影响，笔者就曾经遇到过大学教授反对学生参加能够促进农业生物技术发展的研究；有些研究者对于他们的研究成果能否被承认缺乏信心，担心其研究工作会受到基因工程产品反对者的阻挠；对于基因工程产品批准的程序和代价的担心可能使得一些潜在的投资人放弃投资；负责产品上市的管理官员发现会有对相关科技一无所知的地方法官来评价新产品或是新技术的安全性并压制管理机关的决策；种子公司出于对上市程序及消费者反应的担心而放弃采用基因工程技术，转而选用突变和高级育种来得到需要的性状。这些对于创新的负面作用已经影响了不少产品的研发工作。

本书介绍了一些新技术和新产品，我们相信科技发展不会停止，因为这些科技对环境、对发明者、对消费者和生产者都是有利的。笔者认为自己有时是个谨慎的乐观主义者，有时是个轻微的悲观主义者，其原因可能与农业在解决人类要实现可持续发展所面临的重大挑战中的角色有关。这些挑战包括在气候变化背景下的世界粮食安全，生物能源的发展，以及人类的健康和繁衍。随着人口的不断增长，要满足需求的增加需要有新科学技术的参与，这不仅是科学界的共识，也是人类的共识。

从后面的内容中，有人看到的是战胜挑战的机会，有人看到的则只有挑战和困难，不论是满怀希望还是愤世嫉俗，笔者都希望读者能够从本书中有所收获，经过思考，在相比阅读之前有了更全面的了解之后再决定你应该如何行动。面对挑战，我们需要行动。

Roger N. Beachy

*President Emeritus, Donald Danforth Plant Science Center, and
First Director, National Institute of Food and Nutrition, U. S.*

Department of Agriculture

(王斌 译)

序

当今世界人口增长的速度已经超出了食物生产增长的速度，因此必须加快新的农业技术尤其是植物生物技术的应用，以尽量减小人类需求和生产能力之间的差距。据预测世界人口将很快达到 70 亿，到 2050 年将超过 100 亿，而目前农业产量的年均增长只有 1.8%~2%。农业为人类提供动物饲料，植物纤维，而且是人类食物的来源，既为人类提供热量和常量营养元素又为人类提供微量营养元素。生物技术为农作物的增产和食品生物安全性的提高提供新方法，还能生产植物来源的生物新材料，包括潜在的生物燃料作物。农业同时从经济学的角度对人类生活质量发挥着巨大影响。毫无疑问，单靠传统农业将无法满足人类的需要，人类必须依靠植物生物技术。

尽快广泛地推广农业生物技术和推广医学生物技术同样重要，或者说更加重要，世界范围内死于饥荒和营养不良相关疾病的人数远超过死于“现代”“西方式”疾病的人数。粮食紧缺是巨大的灾难，但与其他自然灾害不同的是，我们可以针对这场灾难进行准备，甚至是预防。

农业起源于对野生动植物的驯养和培育以及长期对产量和质量性状的逐渐选择。在其后的食物存储过程中，伴随着对于微生物的应用，代表着最早期生物技术的传统食物发酵技术产生了，并应用在食物生产和保存过程中。现今传统农业显示出 3 个方面的局限性：1) 市场的局限性（在全球化的背景下，商品的自由流通使得商品的区域定价已经失效，取而代之的是对于全球化贸易策略的需求）；2) 自然资源的局限性（以沙漠化、干旱和盐碱化为代表的全球气候变化以及伴随的工业化和城市化进程已经造成了土地和水资源的短缺及土壤、水质、空气质量的恶化）；3) 固有生物遗传资源的局限性（通过传统育种提供改良基因型进展缓慢，无法满足要求，而且由于缺少合适的天然基因和等位基因，传统的杂交育种受到很大限制）。

目前在植物生物技术领域取得的进展已经超出了之前的所有预期，而且未来必将更加美好。植物和农业生物技术革命的完全实现有赖于创新的研发工作能够不断取得成果，对产业有利的监督管理环境和大众接受程度的提高。过去十年间在植物分子生物学和生物技术方面取得的新进展使得这些科学与经典的生理学、生物化学和育种等科学有可能有效结合，产生如下结果：1) 更好地控制植物的发育（生长和繁育）；2) 使植物能够更好地抵抗不同的生物的和非生物的胁迫；3) 对传统育种提供帮助；4) 生物工程改造生物；5) 促进特殊种类食品和新的生物材料的生产。

因此，本专著希望能够向读者提供在植物生物技术本身及其成果方面权威的 and 最新的知识、技术方法和进展，内容涵盖从基本的生物学发现到其在农业和其他生命科学中的应用。本书内容由相关领域专家精心撰写，包括对取得成果的评述，新的植物生物技术方法、产品在促进经典植物科学和农业科学的发展和在作物及其产品改良上的应用前景，植物生物技术和实用农业技术之间彼此配合、相互促进。

本书还可以作为植物生物学、农业科技、植物分子遗传学、植物育种、食品科学、生物材料科学等领域的研究者的参考用书，以及用作农业、植物、食品 and 生物技术领域研究

生的教学辅助用书。

本书的第一部分（植物生物技术方法简介）主要介绍与生物技术相关的重要生物学进展，内容包括基因组学，蛋白质组学，代谢物组学，组织培养和遗传转化。第二部分的内容将介绍育种生物技术，包括体细胞培养，分子标记辅助选择，杂交种生产，自发变异的鉴定和开发，表观遗传学和表观基因组学。第三部分介绍与种质相关的内容，包括无菌苗的大孢子培养和再生，孤雌生殖的调控，种质资源的收集和保存。之后的两部分内容介绍控制植物对环境中的非生物和生物胁迫的应答反应的控制，非生物胁迫包括干旱、盐碱、极端温度条件、污染等，还将介绍植物修复相关的内容，生物胁迫包括真菌、细菌、病毒引起的疾病以及虫害，还将介绍杂草控制方面的内容。第六部分内容介绍用生物技术对产量和品质性状进行改良，将讨论与根系、茎和果实发育，控制开花，以及采收后存储和控制质量性状的次级代谢产物相关的修饰。最后一部分内容介绍与转基因的漂流、知识产权、管理制度相关内容以及作物生物技术在发展中国家的现状。

笔者希望对所有参与编写的来自全球各地的在植物学和农业生物技术领域做出瞩目贡献的杰出先锋科学家表示感谢。书中这些作者表达了各自的观点，我们已经尽力保持风格一致，各章中所列举的结果和观点可能反映了作者各自的偏好。

笔者希望对在本书编纂过程中提供了帮助和宝贵意见的朋友和同事表示感谢，并感谢 Elsevier 的工作人员尤其是 Rogue Shindler 的耐心和所提供的帮助。

最后，笔者希望感谢编写者的家庭为他们提供的理解和支持。

Arie Altman

Paul Michael Hasegawa

（王斌 译）

植物生物技术简介 2011：概况和在农业上的应用

Arie Altman, Hebrew University of Jerusalem, Israel

Paul Michael Hasegawa, Purdue University, Indiana

1. 植物的作用及农业：食品安全，环境变化及新的生物材料

现在的农作物是植物经过长期驯化和对质量、数量性状的长期自然选择和人为定向选择的产物。动、植物的某种最初的改良可能是源自单一的偶然机会，早期的农民或科学家的眼力和大脑在优良性状选择上起到了决定性作用。因此，农业和植物科学的发展主要是科学的发现和判断，以及长期创新的结果，有些起到了革命性的作用，如食品发酵，无机肥料的使用，和近期的遗传转化技术的应用。

人工技术和生物技术，包括食物和纤维，自古以来就造就了人类的生活。发酵生产的动、植物产品（面包，奶酪，葡萄酒），农业生产出现以来的常规育种，后来的绿色革命，分子标记辅助选择以及重组 DNA 技术等都属于生物技术范畴（Meiri and Altman, 1998; Altman, 1999; Chrispeels and Sadava, 2003; Science, 2010）。人们迫切需要寻找新的生物技术，从 1982~1983 年最初获得转基因植物的重大突破开始，实际上加速了植物分子生物技术的应用，主要有以下四个原因：

(1) 世界人口的增长需要更多的食物。

(2) 人们认识到病原菌侵染和食品营养质量（特别是维生素和矿物质）会影响人类的健康。

(3) 不利的气候变化及有害生物和非生物危害威胁着农作物和生态系统。

(4) 人类社会要寻求新的植物产品，如生物材料，治疗药物和生物燃料。

在人口增长速度超出了食物生产增长（包括产量和质量）速度的当今世界，需要农业和生物技术的迅速发展。

1.1 世界人口和食物供给

根据联合国粮农组织（FAO）2009 年的估计，到 2050 年世界人口总数将达到 91 亿，比现在增加 34%，而且主要集中在发展中国家。它还预测由于城市化的加速，随着收入水平的提高，大约 70% 的人口将为城市人口（目前是 49%）。为了供养这样巨大的城市人口，食物供给必须增加 70%，例如谷物的年产量必须从目前的 2.1 亿吨提高到 3 亿吨。FAO 进一步指出只有对农业生产必要的投资、政策、法规都能得到实施，上述供应的提高才可以实现。据估计在发展中国家，80% 所需产品的增加来自产量的提高和种植密度的增加，20% 来自种植面积的扩大。完成上述任务对改进农业技术和生物技术提出了更大的需求。应当指出的是讨论食物供给不只是指热量需求，还包括维生素、矿物质，和其他营养因素的摄入，通过生产生物强化食品改善营养不良人群（尤其是儿童和贫穷国家的人

们)的健康。这方面内容在后面还要进一步讨论。

1.2 气候和环境变化

气候变化和沙漠化通过影响植物生理特性和增加土壤侵蚀加重了食物保障的风险。二氧化碳浓度大大提高,从 1750 年的 $270\mu\text{mol mol}^{-1}$, 增加到目前的 $385\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Solomon et al., 2007; Le Quéré et al., 2009)。同时由于加剧燃烧矿物油和其他人为活动,使甲烷、臭氧和一氧化氮等温室气体也随之增加,到 2050 年将超过 $550\mu\text{mol mol}^{-1}$ (Raven and Karley, 2006; Brouder and Volenec, 2008)。由于二氧化碳浓度提高造成的温室效应是导致全球气候变暖的主要原因,有人预计温度年均升高,在今后 50~100 年会升高 $3\sim 5^{\circ}\text{C}$ (Solomon et al., 2007)。气候变化、全球变暖、干旱、盐碱等的综合作用已经使地球上许多地方发生了荒漠化。另外由于当地居民的过度开发引起的荒漠化,也导致土壤侵蚀,使耕地减少和农业生产下降 (Altman, 1999; Reynolds et al., 2007)。干旱地区占全球面积的 41%,目前 65 亿世界总人口的 38% 居住在这些地区。其中 10%~20% 的地区土地严重退化,直接影响到发展中国家大约 2.5 亿人口,预计气候变化和人口增长的威胁还会不断加剧 (UNCCD, 1994; GLP, 2005; MEA, 2005; Reynolds et al., 2007)。气候变化和荒漠化不仅导致土地干旱,还会导致盐碱化。估计今后 25 年这一地区将上升到 30% 耕地丧失,到 2050 年将上升到 50% 的耕地丧失。

1.3 新的生物材料

采用植物和农业生物技术增加粮食生产是主要的目标,但是在过去 20 年中,农产品生产已经开始从低价的、大宗商品逐步走向生产高价的、专业化的植物副产品,以及新的非食物产品,这些产品统称为生物材料。这种转移是与消费市场对新的生物技术开发出来的工业产品(如生物塑料,生物胶)、药品、医药用品(疫苗,治疗佐剂,胶原蛋白)以及生物燃料的需求相符的。用粮食作物生产生物燃料不仅价格贵而且影响食物供应,因此,目前用于生产生物燃料的第二代植物不再用农作物了。

除了对传统农业继续进行改革,仅有两种途径可能提高食物供应和农业供给:(1)寻找替代的食物源,例如海洋或地球外的产品,单细胞蛋白;(2)利用转基因作物和分子标记辅助选择等新的生物技术来提高植物育种效率,加强作物改良。目前为止,有可靠的替代食品的期望还未能实现。与此相反,农业生物技术和 DNA 重组技术的产品,从 1996 年开始进入市场以来已经发挥了重要作用。全球 29 个国家约 1540 万农民种植了超过十亿公顷的遗传工程改良作物 (James, 2010),种植者主要是小型的,资源匮乏的发展中国家的农民,目前种植的作物主要有四种,不久就会有更多种类投入商业化生产。值得一提的是 2010 年发展中国家种植的生物技术作物占全球的 48%,2015 年将超过发达国家。生物技术作物只经历 30 年就对农业产生了革命性影响,这是前所未有的。

2. 需要配合: 综合了解植物机理和先进技术与生物技术互相配合

传统农业已经不能充分满足世界上发达国家和发展中国家对粮食和新植物产品的需

求。为了使农业生产力连续增长，人类生存要依赖于传统育种和现代生物技术有效的配合。以绿色革命为例，它使印度和其他东南亚国家小麦产量提高了 10 倍，可供养的人口数量提高了两倍。随后矮秆水稻品种在农业生产中的应用对于增加粮食生产起到了相同的作用。绿色革命的小麦和矮秆水稻的优点都已被充分开发利用了，农作物品种改良急需新的替代方法。现在传统育种和现代生物技术的配合可能就接近了创造“常绿革命”的边沿。

在过去的十年，对于植物生物学的认识有了很大的长进，这为以后从植物生产食物、纤维、生物聚合物、生物燃料和代谢物等产物打下了坚实的基础。对分子遗传学和组学的了解和运用能力推动着农业生物技术革命往前发展。进一步的发展取决于目前的基础，持续的科技投入以及科技的新发展，这是推动力。一场重大的变革正在酝酿中，就像当年人类从狩猎和采集到耕种的过度一样，这种变革是社会结构变化的最高形式，它使人口巨增，并发展成为地球上的统治物种 (Doeley et al., 2006)。我们的祖先通过对自然存在的遗传变异进行农艺性状的选择，对植物和作物进行驯化培育 (见第 1 章)。人类的选择逐步改变了未种植作物的遗传结构，开始了驯化过程，大幅度提高了以植物为基础的食品、纤维和饲料的产量。

在我们的祖先开始驯化千年以后的今天，我们正处在一个新的纪元，组学技术将为技术提升和资源改良做出贡献，最终获得对农作物做出我们现在想象不到的重大改良。这将使得对遗传变异的开发利用更适合未来的社会对食物 (作为热量和营养来源)、生物聚合物、生物燃料以及植物代谢物等的需求。在过去的十年中，对基因组学范例的了解有了长足的进展，使得人们对生长和发育、对生物和非生物因子的反应在遗传和表观遗传上是如何调控的有了更根本的、深入的、综合的了解和认识 (见第 2 章)。新的基因组测序技术、同线性连锁数据采集和代谢途径整合等新技术对于深入了解生物体内和生物体间复杂的过程 (如高产机理，对生物胁迫和非生物胁迫的耐受机理) 起到了巨大的推动作用。组学 (包括基因组学、转录组学、表观遗传组学和蛋白质组学) 正在促进农作物的生物技术改良，特别是那些受到复杂遗传和表观遗传机制和过程控制的表型性状。

表观遗传组学对植物育种和品种培育具有重要影响 (见第 14 章)，许多发育的或对环境的反应是受表观遗传控制的，预计表观基因组的重新编程是通过生物技术改良农作物的重要因素。基因组技术正在从模式植物转向农作物 (见第 6 章)。高通量的测序和数据分析技术使研究人员完全可以获得某种新的作物品种 (即使其基因组很大) 及其相关品种的基因组信息，因此，建立它们的比较图谱、确定它们间的共线性关系、鉴定重要性状间的等位性都是可行的。

植物基因组学和转录组学的重大进展促进了人们对蛋白质组学和代谢组学的兴趣。当今，现代先进的方法可以对蛋白质组进行结构和数量上的详细分析，还可以对任何一个对代谢和生物功能具有重要作用的翻译后修饰进行分析研究 (见第 4 章)。蛋白质组学可以对植物代谢系统提供详细的了解，从而通过改变代谢途径的流向生产目标产物。蛋白质组学研究将有助于实现对那些能够增强重要农艺性状表型表达的代谢网络 (无论在遗传学上是多么复杂) 进行生物技术改良。生物技术也将促进利用植物作为生物工厂生产各种蛋白质产物 (见第 3 章)，诸如疫苗、抗原、抗体、肽类激素、酶、试剂以及储存蛋白。这种

能力是几十年来,分析机理和过程得来的,涉及对细胞内蛋白跟踪和定位,对细胞、组织、器官研究的积累,也包括开发出能把有用信息转化成大规模和小规模的、在经济上可行、对社会有用产品的研究。估计植物代谢组包含 200,000—1,000,000 个不同的分子(见第 5 章)。这些代谢物代表了细胞的化学能力。一些特异的代谢物及其浓度就形成了指导植物对发育和环境条件做出相应反应的特定代谢信号。代谢图就是植物所处状态和可能的调节过程的明确指示。代谢产物是生成食物、营养品、药品、纤维、生物燃料及其他一级和二级产物的原料。依据调控产品前体物和改变代谢流向来调控代谢图可以影响生物分子的形成,从而改变应对发育和环境反应的途径。

通常提到的组织培养技术是最突出的、最早发展起来的植物生物技术。最初的组织培养是用作细胞和组织分化研究的平台,也用于形态建成、激素鉴定和功能研究(见第 9 章)。在组织培养基础上衍生发展起了生物技术的许多新分支学科,包括快速无性系扩增,体细胞育种(原生质体融合、通过花粉培养产生单倍体、细胞筛选等),疾病剔除,转基因植物以及种质资源保护(见第 10, 15, 17 章)。

植物生物学的一项重要成果就是分子遗传资源和细胞基因转移技术的建立,细胞基因转移包括转移基因成功地整合到受体的基因组,并能稳定地复制(见第 7, 8 章)。结合使用组织培养的知识,从那些导入基因能在后代稳定表达并遗传下去的转染的细胞可以培育出植株,这个过程就被称为遗传转化。根癌农杆菌介导的遗传转化是在生物技术中最常用的一种方法。有一种“解甲”的根癌农杆菌,在自然界它是一种植物病原菌,它含有能识别宿主、导入基因复制、导入宿主细胞并整合到宿主基因组中等的多种遗传决定因子(见第 7 章)。基因枪和其他非根癌农杆菌介导的遗传转化方法也用于植物转基因(见第 8 章)。

与组学技术和有效遗传转化相匹配的是对植物生物过程的深入了解和分子应用大大推动了生物技术革命。孤雌生殖是从母本胚珠或未经减数分裂的配子中形成体细胞胚的现象(见第 16 章)。这一自然发生的过程能使优良性状在杂种中固定下来,并且在遗传上是稳定的,可以通过种子繁殖遗传下去。通过这一过程可以把进化上需要保留的某个特定植物品种所含的某种遗传变异类型保留下来。孤雌生殖中的关键遗传决定因子已经清楚,有人认为孤雌生殖可能促进杂交种子的生产。DNA 分子标记辅助选择简化了在分离群体中进行表型筛选的程序,大大加速了品种选育(见第 11 章)。技术的快速发展正在推动把这些技术应用到目前分子遗传鉴定还处于初始阶段的作物中。雄性不育是很多重要农作物杂交种子生产的基础(见第 12 章)。细胞质雄性不育和育性恢复的机理在分子水平上得到了很好的阐述,分子设计的应用也是很有有效的。把生物技术应用用于自然遗传资源的开发也在进行中(见第 13 章)。从模式植物(如拟南芥)得到的认识和技术使得人们可以从作物的亲缘种中开发优良等位基因。

3. 对生物胁迫和非生物胁迫的耐受性

植物对环境胁迫的适应性受到众多基因和分子网络的控制,环境胁迫分为生物胁迫和非生物胁迫,前者包括细菌病害、真菌病害、病毒病害、昆虫以及其他有害生物,后者包

括干旱、盐碱和极端温度。环境胁迫激活相关的反应机制，重建新的平衡以及保护和修复损伤的蛋白和膜结构。使植物能耐受环境胁迫的生物工程策略依赖于某些基因的表达，这些基因或者与信号和调控代谢途径有关，或者是与环境胁迫耐受蛋白和合成代谢物生化途径关键酶的编码基因有关（见第 2，18 章）。目前通过遗传转化改良耐胁迫的努力已获得了几项重要成果，但是由于耐胁迫的遗传机理的复杂性，要获得真正耐胁迫又没有负作用的作物品种是很困难的。因此，生物技术必须与传统的生理学和育种学密切配合，才能有所作为。

由于极端的气候、土壤等非生物胁迫和病、虫害等生物胁迫共同造成的农作物损失大于其他所有影响作物生长、发育和产量的弊端所造成的损失。上述这些胁迫在过去十年中一直是研究重点，特别是那些对作物生长发育起负作用的胁迫发生的机理以及植物对胁迫做出的反应。由于分子遗传学技术的高度发展，在鉴定耐受性遗传决定因子方面已经取得了实质性的进展。本章将集中关注胁迫的成因和植物在对付胁迫条件提高生存能力所产生的适应反应两个方面取得的重要进展。第一方面是植物对某种生物胁迫或非生物胁迫产生的必须的而且是足够的抗性或耐性的遗传决定因子。采用功能的得、失方法已经鉴定出了多个遗传决定因子和多种机制能使植物在有害条件的胁迫下做出反应。此外，对自然变异的研究，通过固定选择已经鉴定出了能够适应一种或多种环境胁迫的适应机制。

干旱和盐碱是限制作物产量的两种最主要的与水有关的胁迫。减少农业用水和人类生活用水标志着淡水补给的生物地球化学循环已经失去平衡（Yoo et al., 2009）。此外，高盐对农业用水起着负面影响。地球人口增加和气候变化是导致用水恶化，补给不平衡的两个主要因素。将经典方法和高通量技术（组学）结合起来是培育节水作物和耐盐碱胁迫作物的有效方法（见第 18 章）。通过对节水和耐盐相关基因十多年的研究，现在导入远缘植物的耐胁迫基因是可行的。把多基因性状的多个基因位点或等位基因聚合起来是完全可能的，但这些多基因性状必须与耐胁迫性状连锁，这样得到的耐胁迫新种质才能保持稳定。

这个时期对于植物遇到低温胁迫做出的反应和耐低温胁迫也有了较多的了解（见第 19 章）。最突出的成果是对耐低温所必需的控制调节子的低温信号网络的成功鉴定。这些网络通过转录和转录后两种机制调控着植物对低温的反应。高温调控网络在这个时期也被鉴定出来了。有趣的是发现和低温信号网络有重叠的特性。我们已经有了些材料，可以用于分子育种和遗传转化，以便改良作物的耐极端低温和耐极端高温特性。植物和它们的相关微生物有能力通过对有机和无机污染物的降解、挥发分散或积累从而减轻其受污染的影响（见第 20 章）。通过对植物修复过程遗传决定因子的鉴定和功能分析，现在通过使功能恢复的生物技术可以增强植物的修复能力。

一个经典的例子是从基础研究中（包括利用高通量分子遗传技术）获得的知识是如何促进农业防治策略的，突出研究了植物对生物胁迫的应答。其中基本的研究发现是在将经典的遗传学与生物技术的努力结合时得到的。

目前已经可以设计出精细的技术路线对植物进行改良，提高植物对真菌、细菌病害的持久（遗传学上的可持续）抗性（见第 21 章）。持久抗性是由基因的功能决定的，或者是促进植物的免疫系统，或者是干扰病原菌的侵染机制。病原菌的应答启动子和组织特异的表达会大大降低转基因植物从导入基因得到的抗病能力。抗病毒农作物已经在生产中应

用，其他的还在培育阶段（见第 22 章）。在抗病毒作物上的成功归功于过去十多年对病毒毒性的认识，即病毒毒性是由 RNA 沉默机制决定的，由于 RNA 沉默导致病毒毒性丧失，植物就表现出抗病毒特性。抗病毒研究的多数策略都是以病毒复制为目标的。

生物技术也可以为控制昆虫等害虫提供经济有效、环境许可、持久耐用的方案（见第 23 章）。主要的例子是转细菌 *Bt* 基因的抗虫棉花和玉米。*Bt* 内毒素能抑制昆虫的消化，从而破坏其生存和繁殖。

4. 控制生长和发育：改良产量和质量性状

生长、发育和代谢的遗传程序控制着产量（总生物量、果实或种子）。根、茎的发育和结构，花和果实的发育是农作物和林木生长、产量和质量的主要决定因子。各器官与环境相互作用，受到环境的影响；当植物处于干旱、盐碱、营养不良以及有毒离子的环境下，根是最直接的传感器和反应组织；茎、花及果实的发育受到多种环境因素（诸如光照、温度、湿度以及收后储存条件）的控制并要分别做出相应的反应。对那些在控制根、茎、花、果实以及营养产物发育方面具有重要作用的基因和基因产物进行仔细的分子分析和生物技术的操作，揭示出的有价值的信息可以在模式植物和农作物中实际应用。

现今至少在模式植物拟南芥中对根的组织结构和生长模型有了详细的描述（见第 24 章）。目前研究焦点集中在土壤环境因子是如何影响根系结构的，根系结构影响水和养分的通透性。对根系结构和发育及其受到环境影响后作出的调整等方面的基本了解是设计未来能更有效获得水分和养料的新型农作物所需要的基本知识。开花时间是结实的一项最主要的时间指标，它受到发育、激素和环境等诸多因素的调节（见第 25 章）。影响开花时间的诸多因素通过受表观遗传学调控的信号和感知决定子控制开花时间，过去十年中对许多控制开花时间的信号和感知决定子已经进行了很好的确定，其中包括难找的成花素。到目前为止，植物育种者都是通过传统方法选择理想的开花性状。以后就将采用生物技术方法研究开花特性。

开花标志着植物发育从幼年到了成年期，随后将成熟并完成繁育后代。花含有雌性繁育结构，包括子房或种子，子房是含有种子的胚珠坐落的地方。人类培育植物种子作为食物利用它的营养和味觉价值。人类对控制果实大小、形状和市场吸引力等性状的基因进行了选择，降低了毒素的积累，提高了营养价值，提高了生长期和成熟期的一致性。对上述性状的一些主要决定因子已经被鉴定出来了，这为生物技术在果树发展中的应用打下了良好基础（见第 26 章）。新鲜果品的采收后储存期是一个重要参数（见第 27 章）。衰老所涉及的生理、生化过程是受遗传控制的，在品种选育过程中都经过了选择。对上述主要过程的遗传决定因子的认知为今后通过分子育种或生物技术对收后质量性状进行改良提供了重要帮助。

如前面提到的，对农业产品的需求是全球面临的威胁。随着人口增长，不仅需求量增大，而且人们要求高营养价值的农产品。质量性状的改良涉及低分子量的代谢物，例如一些必需营养物、促进健康的植物化合物和挥发物（见第 28 章）。次生代谢产物的生物合成和生产方面的新进展为用生物技术对农作物进行改良，使之含有高度理想的代谢物（即使

他们在植物中的功能尚不清楚) 开发出了有用的资源。

5. 扩大研究领域：利用植物作为工厂生产工业产品，医药品、生物材料和生物能源

传统农业和林业一直试图对来自植物的食物产品的数量和质量、木材生产、纤维结构以及燃料进行改良。实际上过去几千年来人类一直用植物为原料生产常用生物材料、特别是聚合物。因此，上述任务作为生物技术的主要目标一点也不奇怪。尽管每种植物都有固定数目的基因，但是大量的基因突变产生了更大数量的植物代谢物，其中的绝大多数都尚未得到鉴定。植物产生 100,000 种以上次生代谢物，包括许多聚合物，估计总数超过 500,000 种。这还不包括那几千种主要的代谢物 (Singer, 2003)。植物产生的代谢物的价值在于所有自然产生的植物代谢物都是通过植物光合作用吸收太阳的能量，而不依赖其他能源，另外值得强调的是用植物作为生物技术工厂生产新生物材料具有重要意义。

自然代谢物主要包括根据工程植物的生物合成体系区分的两大类新生物材料。第一类来自对植物结构的直接改良和对代谢物的修饰；第二类是在植物中生产出的非植物化合物(即植物工厂)。植物生物工程的这种潜能由于以下三个原因现在已经成为完全可能的：(1) 新基因的发现；(2) 代谢物平台的付诸使用；(3) 遗传工程的强大能力(包括基因叠加)能够创造出新代谢工程途径。事实上，植物充当了极致的有机生物化学家的角色。

此外，植物还和动物、微生物一样，执行着许多已知的代谢反应(例如：氧化、羟基化、甲基化、水解、还原作用等)，植物在生产次生代谢产物和生物聚合物过程中其共轭系统表现出超强的多功能多用途性能。和生产次生代谢产物有关的大多数代谢途径的遗传工程是对某种或某一组化合物的数量起到提高或降低的调整作用。现在可以通过多种途径实现这个目标，包括：(1) 对一个或几个基因的表达进行修饰，从而克服代谢途径中特定的限速步骤，或者关闭竞争性代谢途径；(2) 敲除代谢途径的某个酶学步骤(例如通过反义 RNA 降低相关 mRNA 的数量、共抑制或 RNA 干扰等技术；或超表达能拮抗该酶的某种抗体)；(3) 分流到一个有竞争性的代谢途径中；(4) 提高目标化合物的分解代谢作用。此外，通过对生物合成基因的调节基因表达的调控，也成功地实现了对代谢物生物合成的控制 (Verpoorte and Memelik, 2002)。

生物技术专家们正在对用于食物、化学药品以及能源工业的一些植物组分进行修饰，采用的主要方法就是代谢途径工程。研究的目标化合物除了次生代谢物外还有许多基本的营养代谢物，如：碳水化合物(淀粉产量和分配，高直链淀粉或高支链淀粉的生产以及果聚糖的生产等)；蛋白质(改进氨基酸组成和蛋白质含量)；油和脂肪(饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸的比例，提高特定脂肪酸的含量以及其他内容；Altman, 1999)。

近来，以下两个原因引起人们增加了对植物生物聚合物的关注：(1) 全球的化石燃料(作为能源和以石油为基础的塑料及其他化学工业的原料)供应能力的下滑；(2) 气候变化和需要加强碳的回收和减少空气污染。上述原因促进了人们开发植物合成各种化合物和材料的兴趣，特别是生产可再生能源如生物燃料和生物柴油。美国联邦政府已经确定了到 2022 年在运输部门用植物生产的可再生的生物燃料替代目前美国的石油消费 360 亿加仑。

中国、新西兰、欧共体、英国、巴西、加拿大和澳大利亚都已确定了类似的可再生生物能源的生产目标。目前，生产的生物能源主要是来自用淀粉和谷物（如玉米、甘蔗）做原料生产的乙醇。生物燃料的原料主要来自林业和农业资源。美国每年可用做生物燃料的原料总量约为 14 亿吨干重，其中 10 亿吨来自农业，4 亿吨来自林业（主要有短期轮作的杂交杨树、桉树、火炬松和柳树）和其他生长在边际地的非粮食能源作物（如：高粱和柳枝稷、五节芒等草本植物）（见第 30, 31 章；J. S. Yuan et al., 2008; Simmons et al., 2008; Boernke and Broer, 2010）。在发展可以部分替代化石燃料的低碳、可再生能源方面，植物的生物量起到关键作用，但何时能生产出达到数量可观水平的可再生燃料还值得怀疑。

除了用于生产可再生能源外，植物新材料被认为是石油材料的很有吸引力的替代品（如生物降解的热塑性塑料和人造橡胶），也可以用转基因植物生产出各种生物聚合物，如聚羟基脂肪酸酯，聚氨基酸，具有热滞后特性的多聚糖可用于生物亲和纯化，食品工业用的耐温耐盐的酶，用转基因植物生产的新生物聚合物（如聚羟基脂肪酸酯，环式糊精，化学工业用的聚氨基酸等），具有重要特性的纤维蛋白（胶原蛋白，弹性蛋白，丝）（见第 30 章；Boernke and Broer, 2010）。总起来看，在植物中生产的化合物都是一些在植物中生产可更有效、而且对植物产量没有负影响的，或在植物中生产可具有更好性能的新的化合物，或者是通过植物光合作用生产大量的成本更低的原材料。

用植物作为生物反应器生产外来的非植物生物药品在过去十年发展势头汹涌，包括生产活性肽、疫苗、抗体，以及制药工业所用的各种各样的药用蛋白和酶制剂。最初提出的“分子制药”概念是在植物中生产药物，人们吃下植物生产的这些药物作为疫苗（Mason and Arntzen, 1995; Twyman et al., 2003）；近来又提出的用植物作为生物反应器生产药品，人们不直接食用这些植物，而从中提取出有效成分。这两种概念正在相互融合形成新的分子制药新概念（见第 29 章；Ma et al., 2005）。

植物很快成为公认的生物制药的生产者，这主要依赖于稳定的细胞核遗传转化技术，最近的质体遗传转化技术以及各种瞬时表达技术。过去几年中，用植物为基础表达外源蛋白成为几种工业产品和生产多种临床实验用蛋白（包括疫苗、抗原和抗体）制造工艺的基础。目前已有三种药用蛋白获准生产上市，它们是抗龋齿抗体、新城病毒亚组合和葡糖脑苷脂酶。这样，植物除了用于传统农业生产，还被用作工厂生产工业产品，医药品，生物材料，生物能源，最终形成新时代的新型农业。

6. 植物和农业生物技术：社会和公共的领域

以前传统农业的科技成果没有伴随着消极的公众反应，它们通常会受到欢迎和被采用（如使用无机肥料、杀虫剂和精准灌溉）。然而，当前的农业革命（即转基因植物）和分子工具的使用引起了社会公众和监管的关注，及社会的争议。遗传改良作物的公众接受和充分商业化除了科技本身的突破外，还受到适当的管理、经济、环境、伦理及社会因素的影响。

生物技术不仅影响到我们对生物学的理解，还影响到社会和经济环境以及道德评价，

因此产生了很多疑问。公众最关注的是哪些问题？最合理的（科学的）解答是什么？首先我们应该意识到对植物遗传改良的争论在科学争论上不是第一次。科学发现上的争论是科学史的一部分，通常是与无知、虚伪的争论，并混杂着与宗教信仰的争论。哥白尼（1473~1543）曾被攻击为魔鬼。布鲁诺（1548~1600）因为他在天文学和宇宙学上的革命性思想，被罗马教皇处罚并被烧死在火刑柱上。对宇宙学科技革命起了重要作用的伽利略（1564~1642）其工作被指责为支持了宇宙以太阳为中心的观点，而遭到谴责和拘禁在家并被警告停止其研究。在此 300 年后，达尔文（1809~1882）被指责为反基督者。但是，所有科学的发现和革命，都不会因受到阻挡而停止前进的，目前的生物技术也一样。它们的发展应该受到监测和调控，但它们不能被阻挡和排除。对这些反对意见是回避不了的，应该听取和了解，但要适当约束。

遗传工程和其他分子技术的公众接受需要其安全和透明使用。因此，生物技术产物和遗传工程植物的进一步释放，要有充足科学依据，积极跟踪，充分透明，有以下 5 个主要的安全议题和预警原则是应该认真考虑到的：食品安全，保持生态和环境平衡，社会经济学考虑，监管和知识产权以及伦理学考虑。

6.1 食品安全

有两方面可能的危险会涉及。第一方面是工程作物中的基因在人体中的整合和表达的问题。这种担心得不到科学支持，因为人类吃下去的重组 DNA 的量是可以忽略不计的（即使吃下 50% 的来自转基因食物），而且在动物和人类的胃肠中它们很快被降解成很短的 DNA 或多肽片段。在动物试验中从未发现过完整的重组 DNA（Schubbert et al., 1998; European Food Safety Authority, 2007; Lemaux, 2008）。但有人声称植物基因组中的 DNA 插入具有高度突变性（Latham et al., 2005）。科学证据表明远亲（界）类群（如植物和人类）间的基因转移和整合是极其罕见和不太可能的（见第 32 章）。第二方面可能的危险是吃下的转基因食物中的有毒或容易引起过敏反应的产物可能进入食物链。尽管这种可能性极其罕见，但这种事情一直是由 USDA, EPA, FDA 和 NIH 严格管理的（见第 33, 34, 36 章）。正因为这种原因，获得批准的监管转基因食品不管是新鲜的还是加工的都比一般市场的非转基因产品对人类更安全。

6.2 生态平衡和环境

重组 DNA/基因从转基因植物向别的植物和生长在同一生态系统中的其他生物的漂流潜在着会干扰生态平衡的可能性。但我们知道：一种生态平衡的建立是一个十分长期的过程，短期的实验室或田间实验一般不足以预测这种结果，必须依靠历史证据和科学分析的密切配合。

考古学和历史学的证据表明，农业上快速的动植物驯化发生在 10000~14000 年前（Pringle, 1988; Gupta, 2004），早期的驯化最后导致植物从其起源的原产地迁移到别的区域，引起近缘植物间的天然杂交（前孟德尔时代）产生了新的农业植物。这样看来，基因流动是一种自然过程，通常是对社会有利的。在后孟德尔时代发生了新品种控制育种，培育出了许多具有重要经济意义的新品种，其中包括绿色革命的新品种。自然的基因流动

和孟德尔育种一直应用到现在，已被过度开发了。

这就要求用新的生物技术/分子工具包括遗传工程和分子标记辅助选择的方法实现无害、快速、全控制的育种。在植物品种间和向生态系统的基因漂流，不论是水平的还是垂直的，或者是不同属间的，都是非常少见的（见第 32 章）。但确有实例报导导入基因（如耐除草剂基因）从转基因作物漂流到农田和路边杂草中（见第 32 章；Gressel, 2008；Warwick et al., 2009）。

某些自然界不存在的新性状（如在转基因植物中生产新药品和新生物材料）的基因的整合存在潜在的危险性，它可能对该转基因植物和邻近植物具有未知的好处和坏处。这种情况下，在田间种植时对这些植物要仔细地进行监测，避免导入基因进入到相关品种中去。

如前面谈到的，从转基因植物产生的基因漂流的有害效应是很少见的、不会影响环境。另外，限制基因漂流向其他植物已有了成熟的技术（转基因遏制和缓解技术），还在不断发展新技术。转基因遏制技术是从遗传上遏制基因漂流的发生，例如，把目标基因放在细胞质基因组中，雄性不育，使植物变成无性生殖的，采用限制技术创造种子不育。如果基因漂流已经发生了，转基因缓解技术可以抑制基因漂流的固定和在群体中的蔓延，例如已有多种方法可以使得到的杂交种对化学药物高度敏感，通过种子易毁坏和矮化的方法抑制杂草（见第 32 章；Oliver and Li, 2011）。

转基因植物（如 *Bt* 作物）中的有毒基因产物可能是影响生态系统的另一种潜在危险。*Bt* 内毒素被昆虫和别的生物消化降解，一方面可能影响生态系统的生物平衡，另一方面可能引起抗性昆虫群体的发展。有人声称用转 *Bt* 作物饲养的皇冠蝶的死亡率明显增加，经过严格控制下的研究表明这种情况只发生在非常特异的人工控制条件下，在开放环境下不会发生。经过两年的综合研究表明：*Bt* 转基因玉米的花粉对皇冠蝶群体的影响可以忽略不计（Sears et al., 2001）。

综观大量近期的研究，作者们普遍认为尽管在有益节肢动物中有一些负效应的报导，但使用杀虫生物技术农作物比使用杀虫剂控制病虫害更有益于环境（Gatehouse et al., 2011）。这类事件普遍发生的可能性很低，不太可能影响已建立起来的自然生态系统。

6.3 社会经济因素

近来对在农业可持续发展中，植物生物技术对社会经济方面的作用也有些讨论（D. Yuan et al., 2011）。有几个关键问题，如农业投入（如：灌溉，土壤管理，矿物营养平衡）中的技术改进是全社会受益的。而受雇的植物生物技术学家通过对农业可持续发展的贡献，在促进社会经济，消除饥饿、与营养不良有关的疾病、和贫困方面可发挥最大的潜能，特别是在发展中国家和较贫困国家是这样。例如，在很多情况下，把高产的遗传工程作物种在不良的条件下，受到非生物的（干旱、盐碱、高温、污染物）和生物的（各种昆虫、病害、和其他有害生物）胁迫。相对来说，种植工程作物会减少投入成本，减少使用农药、除草剂和其他化学药品。

饥饿、与营养不良是一个复杂的社会经济课题，相关资源不足的穷人购买农业投入来生产他们自己的农作物，或从其他来源购买食品。显然国家间食品分配不均是个大问题，