

植物生理学专题讲座

——纪念罗宗洛教授

《植物生理学通讯》编辑部 主编

科学出版社

植物生理学专题讲座

——纪念罗宗洛教授

《植物生理学通讯》编辑部 主编

科学出版社

1987

内 容 简 介

本书是为纪念前中国科学院植物生理研究所所长罗宗洛教授而举办的植物生理学专题讲座的汇编。全书共二十三讲,每讲为一个专题,均由国内当代植物生理学专家结合自己的研究工作撰写的。书中包括植物生理学中有关光合作用、生长发育、细胞生理、呼吸代谢、抗性生理、水分生理等方面的内容及其目前该领域的研究现状。

本书可供大、专院校生物系,农、林院校师生及有关科研人员参考。

植物生理学专题讲座

——纪念罗宗洛教授

《植物生理学通讯》编辑部 主编

责任编辑 梁淑文

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

商务印书馆上海印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1987年4月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1987年4月第一次印刷 印张: 24 1/2

印数: 0001—3,000 字数: 572,000

统一书号: 13031·3577

本社书号: 5244·13—6

定价: 5.80 元



罗宗洛
(1898—1978)

目 录

第一讲	导言	殷宏章	(1)
第二讲	高等植物酶合成的调节——基因表达	朱雨生 汤佩松	(5)
第三讲	光合作用的原初反应	梅镇安	(24)
第四讲	光合作用中同化力的形成	沈允钢	(43)
第五讲	光合碳代谢及其调节	施教耐	(46)
第六讲	叶绿体代谢产物运转与光合产物的调节	夏叔芳	(80)
第七讲	光合作用生理生态的若干问题	王天铎	(97)
第八讲	高等植物生长发育中同化物的转移	娄成后	(105)
第九讲	植物组织与细胞培养概况	罗士韦	(127)
第十讲	植物原生质体培养	李文安	(132)
第十一讲	植物原生质体融合和细胞杂交	夏镇澳	(146)
第十二讲	植物的细胞分化	许智宏	(165)
第十三讲	植物细胞突变体的选择和应用	杜秀达	(180)
第十四讲	高等植物细胞壁的生物合成	颜季琼	(190)
第十五讲	呼吸代谢的生理意义及调控问题	薛应龙	(211)
第十六讲	细胞分裂素	丁 静	(244)
第十七讲	高等植物的离子运转	倪晋山	(263)
第十八讲	近似昼夜节奏——生物钟	祝宗岭	(282)
第十九讲	植物发育生理学研究中的几个问题	唐锡华	(296)
第二十讲	植物抗性生理研究的进展	王洪春	(320)
第二十一讲	水势与水流	孙鸿乔	(346)
第二十二讲	植物对水分胁迫的反应	王万里	(357)
第二十三讲	二氧化硫对植物的伤害和植物对二氧化硫的抗性	余叔文	(370)
怀念罗宗洛师——《植物生理学专题讲座》编后记		余叔文	(383)

第一讲 导 言

殷 宏 章

(中国科学院上海植物生理研究所)

上海植物生理学会筹备组织这次讲座,是纪念已故罗宗洛所长而举办的学术活动,是为了研究生学习,也为一些年青同志介绍植物生理学的现状。有关的讲稿最后将汇总编纂为专集出版,以志纪念罗宗洛先生。罗宗洛先生在我国植物生理学领域作出了很大贡献。关于他的业绩和论著,已有一些纪念性的文章发表(参见《植物生理学通讯》、《植物生理生化进展》以及正在排印中的《罗宗洛文集》等)。这里我只略谈几句。

罗宗洛先生是我国植物生理学的一位创始人。早在1925年,他在日本,就与坂村彻一起开始了植物生理的研究,如细胞原生质胶体的化学性质(如等电点, pH)。在当时,这是开创性的工作。1930年归国后,先后在中山大学、暨南大学、中央大学、浙江大学执教,从事植物原生质胶体性质、氮素营养、铵态氮和硝态氮的吸收等方面的研究。抗战期间,他开展生长素、矿物营养(包括微量元素)的研究,与他的学生们一起发表了不少文章。解放后,更是精神振奋,亲自到苏北调查植物盐害,到西北调查植物旱害,到华南调查橡胶树抗寒等问题。这为以后我所成立水分抗性组打下基础,并培养了一批研究人员。创立中国科学院植物生理研究所,创刊《植物生理学报》,成立全国植物生理学会,都是与他的积极努力分不开的。这次在南宁召开全国植物生理学会第二次会议前夕,他虽卧病在床,但还准备出席会议,致开幕词。后来,病情恶化,仍想改为书面发言,讲一讲植物生理学的过去、现在和将来,最后因病情转危,未能如愿。直到临终前,他还十分关心学会的进展,打电报到南宁致问。我们应该继承罗宗洛先生的遗志,大力推进植物生理学的发展。

今天同志们要我来作个导言,我不知道应该怎样讲好。按照这次讲座的性质和遵照罗宗洛先生的生前愿望,应当全面地谈谈植物生理学的历史、现状和展望。但是,我没有那些经验体会,谈不好,只能说说个人所看到的植物生理学五十年来的变迁和现在的发展趋势。近来对这些问题国外的讨论也不少。例如,1971年 F. O. Steward 在《植物生理年评》上写过一篇文章,题目是:“Plant Physiology: The Changing Problems, The Continuing Quest”,不但内容丰富,文笔也很美,值得好好看一看。1973年, P. J. Kramer 在同样的年评上发表题为“Some Reflections after 40 Years in Plant Physiology”的论文; 1974年 F. W. Wen 写过一篇“Reflections and Speculations;”, 1978 E. Bunning 也写过一篇“50 Years of Research in the Wake of W. Pfeffer” 这些文章都很好,写个人的经历。还有些植物生理学家亦有回忆录,值得参考。特别是1983年汤佩松先生写的“*Aspirations Reality and Circumstances*”虽然说的是个人经历,实可以代表中国植物生理学的发展历程。我也写过几篇,如“光合作用过去几十年的认识和发

* 1979年报告(植物生理通讯, 1979(1): 45—47), 1985年增修。

展”(登在 1975 年《自然辩证法杂志》上)和“光合作用研究的历程”(登在 1976 年科学出版社出版的《光合作用研究进展》上)。此外也还有几本专书如: T. Weevers. 的“50 Years of Plant Physiology”(1949), 和 P. J. Davis 编辑的“Historical and Current Aspects of Plant Physiology”(1975)等更较全面。今天所要谈的,就是五十年来,我所看到的植物生理学的一些变迁和当前的趋势。

我第一次接触植物生理学,是 1928 年李继侗先生在南开大学教的。当时用的教科书是俄国人 V. Palladin 写的《植物生理学》,由美国 Livingston(1922 年)译成英文。参考用的是 Benecke Jost(1923 年)出的两大卷。还有,最早的植物生理教科书(Sachs, 1892 年写的)以及 1940 年出的 Pfeffer 的两大本。这些都是德国人写的,内容大多涉及外界环境对植物生长、发育的影响,如光和热对植物生理过程的影响,还有植物的运动(向光性、向地性、攀援植物)、周期性等等问题。也提到关于水分、碳氮同化,以及发酵、呼吸代谢等。本世纪初的教科书都是在德国和帝俄出版的,美国当时还没有自己的教科书。到 1931 年,美国才出植物生理学教科书。我在大学教书时(1938—1948 年),还是用 Maximov 的《植物生理学简明教程》,参用 Miller 及 Meyer、Anderson 等的教材。我没有查过,我国第一本植物生理学教材是何时出的,可能比美国晚不多少;以后美国发展很快,我们却大为落后了。最近,国外出了一些教科书,如 Hess、Devlin 等的《植物生理学》,以及 Jrwin P. Ting 的教科书,内容同过去就大不相同了。如 Hess 写的那本讲控制、遗传、核酸、细胞、生物氧化、光合作用……内容已迥然不同。又如 Price 著的《植物生理学的分子探讨》,全是讲植物中的物理、化学反应,深入到植物的内部机理。变化是很明显的,不仅在数量方面日益增多,内容也是大大地丰富了。如美国 Steward 主编的《植物生理学》多卷集,从 1961 年开始,已出了 7 卷,共十几本。还有一套联邦德国出版的《植物生理学手册》,从 1955 年开始,至今出了 18 卷三十多本。后来美国出版的《植物生理学百科全书》也已出了 17 卷二十三册。至于植物生理学的论文,更是不计其数。专业性的期刊,各先进国家都有。例如美国从 1926 年开始出版的“植物生理学”期刊已出了 50 多卷;以后北欧、苏联、印度、澳大利亚等均也出版。每年一册的综述性的《植物生理学年评》已出了 35 本。我国的《植物生理学报》也已出到 12 卷。

在这五十年内,植物生理学概念也有很大变化。“四人帮”干扰时期的那种观点已经批判,这里不必去谈。就是植物生理学科本身的观点、方法也是在变。总的看来,可以说有几个阶段性的转变。初期的植物生理学如上所述着重外界条件的影响和外表的变化。三十到四十年代生物化学的发展对植物生理的冲击很大。1956 年在北京作学科规划时,罗宗洛先生讲过:“植物生理学也许不必做规划。今后没有了,只有生物物理和生物化学了”。这里也许带点气话。我说了一句笑话:“要是你生了两个儿子,一个生物化学,一个生物物理学,能继承父业,不也很好吗?”。现在看来,这两个儿子确是大大地发展了植物生理学,大大地深入到植物内部的机理,但是并没有取消植物生理学,反而更增强了它的活力。正如 Steward 在那篇文章中说的,植物生理学永远不会变成化学的、甚至生物化学的一部分。第二个转变时期,是当今分子生物学发展的时代。去年做自然科学规划时,也有人提出,只要搞分子生物学规划就够了。听说北京植物所有位青年同志向导师要题目,首先问是不是分子生物学,否则就不干。我想,分子生物学,特别是分子遗传学、生物膜等,对植物生理学会“冲击”、“渗入”,也必然会有很大推动和发展,但也不会完全代替植

物生理学。Steward 在那篇文章中还说过：“当今，植物生理学受到最富有侵略性的分子生物学的冲击，但决不会冲倒。因为，一个分子不管多么大，多么复杂，总不是活的吧。”分子生物学是必需的，但不可能解决一切问题。植物生理学是不会被代替、或被取消的。另外，在三十到四十年代，微生物学、普通生理学、细胞学比较时兴。强调一切生物的共同性，如代谢活动、反应，包括结构都有相同或很相似的地方，最好共同研究。这是应该的，但不能忽视生物的特殊性。如植物与动物就有很大的不同。植物具有无限生长的特性，植物细胞具有一定的全能性。但在一定时期、部位，就有一定的分化和分工，这是如何控制的？这个问题是很特殊的，必须探讨。此外，植物不象动物，没有神经系统，也没有血液循环，然而各部分却能密切地相互调节制约。除激素外，现已发现，植物的维管束系统不仅在物质交流，而且在电传导、在信息传递上有很重要的功能，如上次娄成后同志在南宁会议上所报告的。这是一个老题目，曾被忽略了一些时候，现在又提到日程上来，也有很新的进展。再有，植物不象动物有一套很发达的自己内在调节温度、渗透压等的系统，所以直接受外界环境的变化冲击，必须有很强的适应性和抗性。最后，光合作用当然更是植物所特有的，能用简单的无机物、简单的气体来生活，不仅是二氧化碳。我常说，植物和微生物有四个“固”，即固氮、固碳、固氢（逆转放氢）和固氧。这些都是了不起的本领，如果人们学会了，在体外进行，将会起巨大的变革。再说，植物不仅自造食物，而且不排泄废物，最为经济、节约。如氮、磷用过以后，并不排掉而是贮藏起来，到用时，再利用。娄成后同志研究过，落叶中已几乎没有什么营养物了，在落叶前，全给调走了，甚至整个原生质也可以彻底转移。所以，植物在利用营养物质方面是非常经济节约的，对整个生物界都是很有突出意义。记得有人说过：“可以想象一个只有植物而无动物的世界，而不可能有一个只有动物而无植物的世界”。这种话当然是有些脱离现实，但也可以说明植物在整个生物界中的作用以及植物生理研究的特异性和重要性。

生物化学和生物物理学的发展对植物生理学研究的更大推动还是在技术方面，它们提供了许多微量和迅速的测定方法。例如在物质代谢方面，我读书的时候，还是用体积、重量及一般分析方法，以毫克(10^{-3} 克)、分秒计测就算很快了。但是四十年代起许多崭新的技术发展起来，如纸层析，同位素标志，快速分光光度计等等，使分离测定的物质变化数量达到微克级(10^{-6} 克)，速度达到毫秒(10^{-3} 秒)，微秒(10^{-6} 秒)，纳秒(10^{-9} 秒)或更短的时间。这使我们对植物中一些物质代谢和能量转化的工作作得更深入。此外还有超微显微镜，细胞及原生质体培养等技术，对植物细胞的内部结构，生长分化的条件及机理等都得到进一步的了解。当然我们现在还有很多不知道的东西。但随着学科的发展交流和协作，会有迅速的进展。

以上可以说是植物生理学向“微观”方面的发展。但是更近（七十年代）另有一种趋势是向“宏观”方面进展，从以植物个体或器官为对象走向群体和群落。因为无论是人为的农田中或自然界的森林或草原等等，植物都不是单株而是密集在一起生长的。这就改变了外界土壤、大气和生物环境，又反过来影响植物本身的生活。这些研究与生态学接壤了，有理论上及实际上的意义。已有不少论文，还有几本专著，在现代植物生物学中已占有一定地位。这些研究是宏观的，常要大面积大规模的、长时间的和跨学科的以至跨国家的协作。如农作物的大田结构、生长和产量问题。我们就是从这里开始群体工作的，现已进入到计算机程序化，1985年还召开了国际性的野外测定培训班。再如生态平衡的保持，防

止破坏和污染问题,近年来很受重视。前些年发起的“国际生物学规划”(International Biology Program IBP)出版了“人与生物圈规划”(Man and the Biosphere, MAB),我国已参加,并设了些自然保护、观察和工作站。

总起来看,植物生理学的发展——我曾把《植物生理学年评》三十几年来综述的问题和文章的数目翻了一下,可列成下表:

植物生理学年评 (Annual Review of Plant Physiology) 文章数目

第 3—12 卷 (1952—1961)	篇数	13—22 (1962—1971)	篇数	23—27 卷 (1972—1976)	篇数	28—35 卷 (1977—1984)	篇数
细胞结构与功能	6	序文	7	序文	5	序文	8
矿质营养	14	细胞组成	25	生物能力学	15	分子与代谢	
氮代谢	13	营养与吸收	24	细胞组成	11	生物能力学	26
光合作用	20	氮代谢	25	发育	34	小分子	28
呼吸作用	10	生物能力学	31	环境卫生	7	大分子	20
一般代谢	25	一般代谢	33	代谢	25	细胞器与细胞	
水分关系	7	水分关系	10	营养,吸收运转,	8	功能	28
吸收与运转	17	运转	8	特殊问题(杂类)	11	组成	18
生长与发育	47	生长与发育	46	如盐性与盐运转		组织器官与整体植物	
逆境生理	5	环境生理	7	类菌质体		功能	15
病理生理	13	特殊问题(杂类)	27	细胞电势		发育	22
特殊问题(杂类)	19	如瘤肿		高级植物生化遗传		群体与环境	
如树木生理		产量因素		植物毒素		生理生态	15
植物荧光		真菌的光生理		菌根生理		遗传与育种	4
植物生理与地理		土壤代谢		花粉与柱头		病理与伤害	5
接枝与砧木		根生长		生物周期		演化	1
生理生态		激素与核酸		植物外源凝集素			
海洋生产力		寄生		浮游植物			
棉花							
烟草							

这个表亦可以反映出三十几年来植物生理学的内容和各项研究的发展。从 1977 年(28 卷)起,它又把论文分为四大类。这种分类反映了四个水平的工作,即:分子,细胞和细胞器,组织、器官、整体,以及群体与环境。这里面还有遗传学、生态学对植物生理学的渗透。显然,植物生理学的范畴不是缩小了,而是扩大了。要全面开展工作,去解决理论和实际中的问题。我们应该走这个道路,从四个水平开展工作。当然目前我们在各方面的研究都较差,今后要赶上。我们可以从不同水平上的相互关系着手,并以辩证法为指导。中国人有智慧,能苦干;我们有多种多样的自然环境,还有我们优越的社会主义制度,一定可以很快地赶超国际的发展,闯出自己的道路,使植物生理学放出光辉异彩。

第二讲 高等植物酶合成的 调节——基因表达*

朱雨生

汤佩松

(中国科学院上海植物生理研究所)

(中国科学院植物研究所)

目 次

- | | |
|-------------------------|------------------|
| 一、序言 | 四、高等植物基因活性的调节 |
| 二、Jacob-Monod 操纵子学说及其发展 | (一) 细胞内调节 |
| 三、真核生物基因表达的特点 | (二) 细胞间调节——激素 |
| (一) 转录和翻译的地点分离 | (三) 外界环境的调节 |
| (二) 基因组的复杂性 | (四) 发育分化过程中基因的调节 |
| (三) DNA 与核蛋白有密切的关系 | 五、结语 |
| (四) 基因调节的方式更复杂多样 | |

一、序 言

植物体许多重要的生理过程如发育、分化、对环境条件的反应等无不与基因的活动相联系。高等植物细胞全能性的发现,证实了植物细胞中含有全套的遗传信息,至于细胞中特异的遗传信息的表达,则是受内部和外部环境的制约,并在时间和空间上加以调控的结果。基因的表达,即基因对性状和生理功能的控制是以代谢活动为基础的。具体地说,基因控制酶蛋白的合成,酶控制代谢反应,多个代谢反应综合的集中的表现,便是性状和生理功能。对于酶、代谢和生理功能的相互关系,作者之一在十多年前曾提出了“代谢的控制和被控制”观点,从整体及组织水平,论述了作为一个生活着的植物中结构,功能与代谢相互作用的辩证关系^[67]。近来作了进一步阐述^[67]。Steward 在他的评论中也持类似的观点^[80]。事实上,随着分子遗传学的发展和代谢调节知识的积累,使我们可以在分子水平上,从基因和功能的联系上来认识植物体内许多重要的生理现象。本文中,我们将根据最近十多年来,高等植物中酶合成调节控制研究的进展,从分子水平(基因、酶)到细胞、组织、器官的整体水平,结合发育、激素、光敏色素及环境因素的相互作用,将前文的观点作进一步的补充、改进和发展。由于大部分关于基因对酶蛋白调控的知识是来自微生物,故首先概述微生物中酶合成调节控制的操纵子学说及其近来的发展。

二、Jacob-Monod 操纵子学说及其发展

1961 年 Jacob 和 Monod 根据对大肠杆菌 β -半乳糖苷酶诱导的研究,提出了基因对

* 本文承殷宏章、薛应龙、余叔文、唐锡华、沈允钢、邱国雄等同志提出宝贵意见,谨此致谢。

蛋白质合成调节控制的操纵子 (operon) 模型, 根据这一模型, 乳糖操纵子由三个结构基因 (structural gene) Z、Y 和 A, 和一个操纵基因 O (operator) 所组成。Z、Y、A 分别编码三种蛋白质, 即 β -半乳糖苷酶 (是四聚体, 每条肽链由 1172 个氨基酸组成, 分子量 135,000)、半乳糖苷渗透酶 (是膜结合蛋白, 分子量 30,000, 相当于 260 个氨基酸残基) 和硫代半乳糖苷转乙酰基酶 (功能不清, 是二聚体, 每条链含 268 个氨基酸残基, 分子量是 32,000)。各结构基因的表达, 即产酶与否, 是受操纵基因严格的控制。操纵基因又受调节基因 (regulatory gene) I 所调节。I 产生阻遏物 (repressor) 与 O 专一性地结合, 使结构基因停止转录。当加入诱导剂, 它与阻遏物结合, 改变后者的构象, 使阻遏物不能与 O 结合, 转录和蛋白质合成便能进行。在阻遏酶情况下, 正常产生的阻遏物是不活化的, 与终点产物结合而活化, 才能阻遏酶的合成。此假说提出后, Gilbert 和 Müller Hill (1966) 分离出阻遏物是蛋白质 (为四聚体, 每个亚基约含 330 个氨基酸残基, 分子量是 38,000, 系一种变构蛋白); Beyreuther 等 (1970) 又分析了阻遏蛋白亚基的全部氨基酸顺序; Scife 和 Beckwith 根据基因分析的结果, 弄清了启动子 P 在 I 和 O 之间, 只有当 α -AMP 和 CAP 蛋白 (α -AMP) 的受体蛋白, 分子量 45,000, 由二个相同的亚基组成) 复合物与之结合, RNA 聚合酶才能在 P 的另一个位置上结合进行转录。降解物阻遏 (catabolite repression) (即葡萄糖效应) 是由于葡萄糖导致 α -AMP 含量的下降, 故启动子不能启动, 酶合成停止。以后, 由于操纵基因的分离和全部核苷酸顺序测定的成功 (图 1), 不仅证实了操纵子学说的正确, 而且开始在分子、亚分子水平上认识基因间的互相作用。

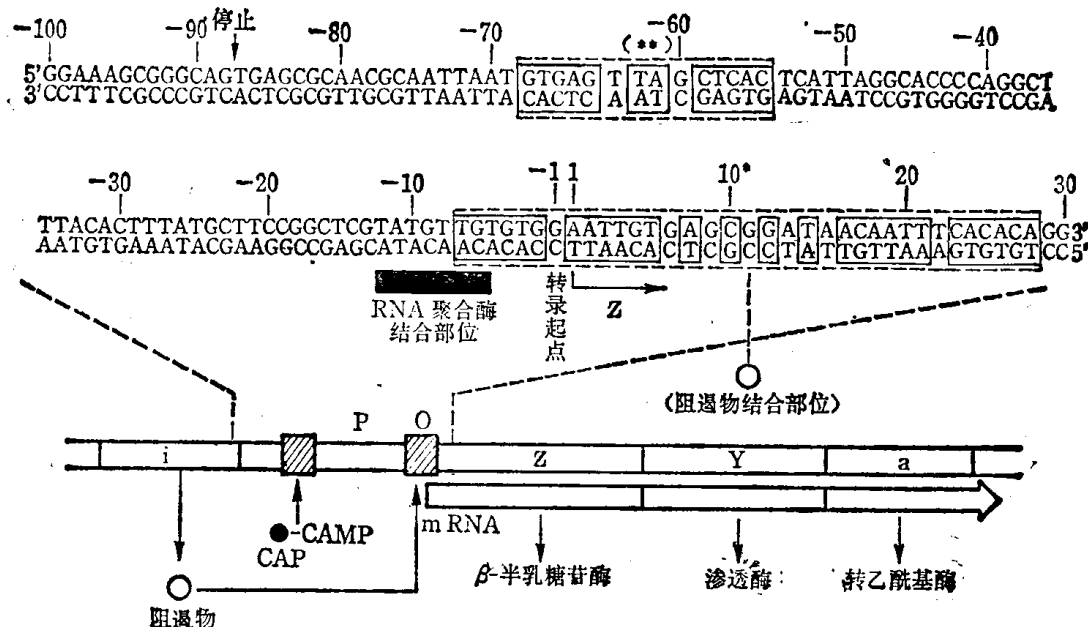


图 1 乳糖操纵子和启动子, 操纵基因区的碱基顺序
(关谷刚男, 1977)

lac Z, lac Y 和 lac A 三个结构基因约长 5100 对核苷酸, lac I 约长 1000 个核苷酸对。操纵基因核苷酸顺序的分析, 揭示了它的一个显著特征, 即含有许多旋转对称的碱基结构。RNA 聚合酶是与启动子上第 -6——12 的核苷酸顺序相结合, 从第 1 位开始转录。阻遏物是同 RNA 聚合酶转录起始点向转录方向算起第 11 个碱基为中心 (* 表示) 的旋转对称的操纵基因区段结合, 阻止转录。 α -AMP 和 CAP 蛋白复合物是与操纵基因第 -61 和 -62 碱基对为中心 (** 表示) 的旋转对称区结合, 使 -40 附近的 G-C 对丰富的强杂化

区松弛,因而,使 RNA 聚合酶容易与启动子结合。

对一系列原核基因启动子 DNA 顺序分析,发现在 -10 和 -35 区域有保守的核苷酸顺序,分别为 TATAAT 和 TTGACA,与转录的功能有关,在真核生物中是在 -30 和 -70 至 -80 的“TATABOX”和“CAATBOX”。关于 RNA 聚合酶与启动子结合和启动的机制,提出了如下的模型(图2)。启动子由识别碱基顺序(R)(即“-35”顺序)、结合碱基顺序(B)(即“-10”顺序)和转录启动点组成。RNA 聚合酶的核心酶(α, β, β'),便与结合碱基顺序(B)结合,在结合部位,碱基对部分分开,形成前启动复合物(preinitiation-complex)。然后,沿着结构基因转录,形成 mRNA,最后,在 rho 因子参与下,在终止密码子处,转录停止。在整个转录过程中可能还有必须的蛋白因子 σ 和 D 参加。以后,以形成的 mRNA 为模板,在 rRNA、tRNA、多种酶系和蛋白因子(F_1 、 F_2 、 TF_1 、 TF_2 、 R_1 、 R_2)以及能量因子 GTP 参与下,经过启动、肽链延长(转位、易位)和终止,翻译成肽链。合成的肽链进一步形成高级结构和空间构型,或与辅基结合,或作种种修饰(如切去部分肽段等),最后才变成有活性的酶蛋白。

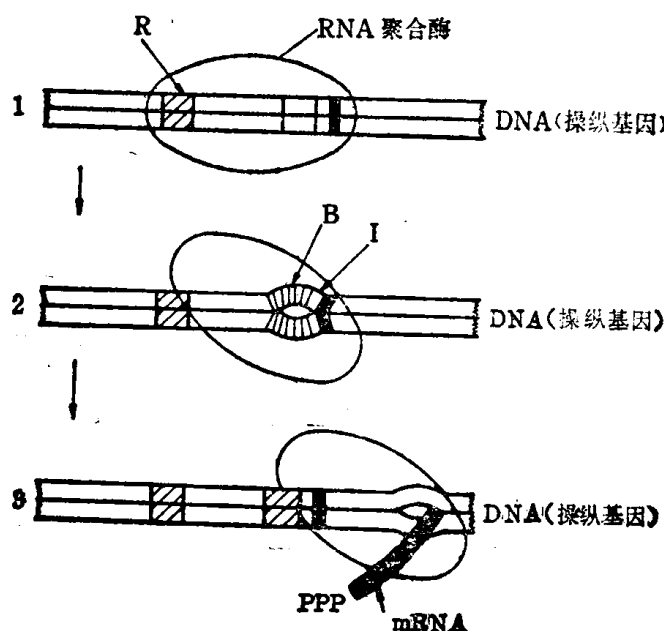


图2 操纵基因模型

(关谷刚男, 1977)

R: RNA 聚合酶识别碱基顺序; B: RNA 聚合酶结合碱基顺序; I: 转录开始点。

目前,在许多材料中证实了操纵子的存在,并作了 DNA 顺序分析。如在大肠杆菌中发现的操纵子至少有数十种。结构基因可集中,也可分散。调节基因(如大肠杆菌碱性磷酸酯酶操纵子)和启动子(如鼠伤寒色氨酸合成酶的操纵子)也可有多个。控制方式可以是负控制,也可能是正控制(如阿拉伯糖操纵子)。在色氨酸、组氨酸等氨基酸生物合成操纵子中发现在操纵基因与结构基因间还有一种制动基因(attenuator)控制氨基酸的合成^[18]。最近证明,克氏肺炎杆菌固氮酶竟由 7 或 8 个操纵子,17 个结构基因组成,其调节方式极其复杂。在共生固氮中发现共生基因,包括固氮基因是分布在内源大质粒(100—500kb)上^[8]。

我们在真菌木霉纤维素酶诱导形成的研究中,推测可能由三个结构基因分别编码纤维素酶的三个组分—— C_1 酶、 C_x 酶和 β -葡萄糖苷酶,它们能被槐糖(诱导剂)同步诱导。突变种的调节基因可能发生改变,而导致纤维素酶产量的增加。木霉纤维素酶的形成虽也受诱导和降解物阻遏调节,但细节上可能与原核生物不同^[1,2,28],也有人推测,高等植物中有操纵子存在,最近发现高等真核生物基因活性调节的方式更复杂,影响同样表现型的相关基因并不一定邻接在一起,甚至可能分布在不同的染色体上,不能简单地用操纵子学说解释。根据以上基因对酶合成的调节模型,有人将基因表达的调节点归纳如表 1。

表 1 基因表达可能的调节点^[18]

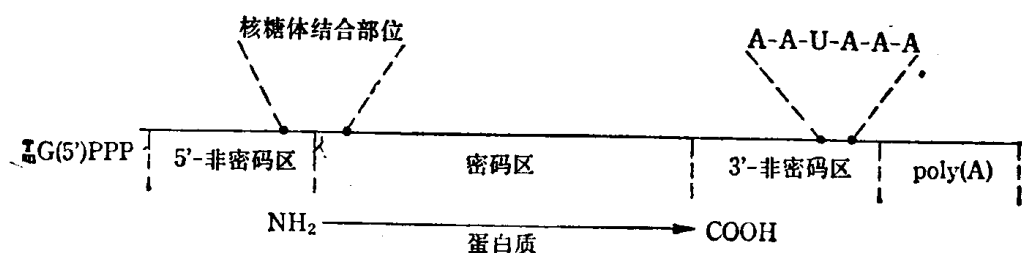
转 录 控 制	翻 译 控 制	翻 译 后 控 制
DNA 模板 (即基因) 用于转录的有效性	mRNA 的加工、“成熟”及降解 (即 mRNA 用于翻译的有效性) mRNA 的运送	蛋白质结构 (一级、二级、三级或四级)
转录的启动 (模板的识别、RNA 聚合酶与模板的结合)	t-RNA 和氨基酰-tRNA 合成酶的有效性	蛋白质的激活或失活
转录的速度 (RNA 聚合酶分子的数量和活性)	起始复合物的形成	转换率 (合成速度和降解速度的快慢)
转录的终止和 mRNA 的释放	起始	
	肽链形成和易位	
	蛋白质合成的终止和释放	
	mRNA 的继续使用或降解	

三、真核生物基因表达的特点

真核生物由于有细胞核的分化,其基因的表达远较原核生物复杂。表现为:

(一) 转录和翻译的地点分离

在原核生物 (如细菌) 中, DNA 转录产生的 mRNA 分子上直接被核糖体随着, 翻译成蛋白质, 转录和翻译是密切连结的。事实上已分离到转录和翻译同时进行的复合体, 而且发现 RNA 聚合酶与核糖体的相互作用。而真核生物中, 除了叶绿体和线粒体的个别例子, 一般转录是在细胞核中, 翻译是在细胞质中进行。细胞核中形成的不均一 RNA (HnRNA-mRNA 前体), 先与称为信息传递体 (informofer) 的蛋白结合, 穿过核膜, 运送到细胞质, 加工成 mRNA 分子, 并与蛋白质结合, 构成信息体 (informosome), 再与核糖体结合, 翻译成蛋白质。在小麦种子胚的细胞核和细胞质中已证明有信息体的存在, 而且细胞质中信息体有游离的和同多聚核糖体结合的二种形式, 且随着种子的发育而变化。其次, 原核生物中 mRNA 是短寿命的 (1—2 分钟或更短), 以适应迅速的代谢变化。我们在光合细菌 *phodopseudomonas spharoides* 中测得光合作用反应中心亚基 L 和 M 的 mRNA 半衰期为 9 分钟, 捕光蛋白 LH-1 的 mRNA 半衰期为 20 分钟^[43]。真核生物 mRNA 是长寿命的 (3—12 小时, 或更长), 而且增加了 mRNA 加工修饰等转录后调节的可能性。其结构特点是, (5'-末端具有 7-甲基鸟嘌呤 (即 $\hat{m}G(5')ppp(5')Np\cdots$) 的帽子, 尾部 3'-末端具有 poly A 结构 (约 50—200 个腺苷酸) (组蛋白除外); 身体部分由二个非密码区和中间一个密码区组成。在 5'-末端核糖体结合部位尚未发现原核生物 mRNA 特有的 Shi Dalgarno 顺序 (GGAG), 该顺序与核糖体 16s rRNA 的 3'-末端某段顺序互补, 从而, 使 mRNA 附着到核糖体上。真核细胞 mRNA 的一般构造如下 (Proudfoot 和 Brownlee, 1976):



帽子部分对于 mRNA 的运送、稳定性或翻译可能有关。尾部 poly(A) 促进 mRNA 从核运送到细胞质中; poly(A) 结构与 mRNA 分子的稳定性有关, 当切去 poly(A) 的兔球蛋白 mRNA 注射到海胆卵中, 短时间便分解; 而且, poly(A) 可同特殊的蛋白质及内质网结合, 可能也参与蛋白质合成的调节。在 3'-非密码均有一段共同的核苷酸顺序 A-A-U-A-A-A, 可能与尾部加工, poly(A) 形成有关。

mRNA 的加工、成熟是真核生物基因活性调节的重要方式之一^[18]。许多真核生物 mRNA 的密码区(称外涵子, exon) 中, 插入多个非密码顺序(称内涵子, intron)。这些内涵子在 mRNA 加工成熟过程中被切除, 外涵子的末端相联结, 形成成熟的 mRNA。这种加工过程的酶反应机制, 内涵子与外涵子交界区域的结构特点, 及对基因表达的调节功能已作了详尽的研究。目前, 至少有 36 种以上的植物内涵子结构作了分析。高等植物中 mRNA 如豆血红蛋白、纤维素酶、淀粉酶、RuBP 羧化酶, 捕光叶绿素结合蛋白, 光敏色素等 mRNA 的调节与生理功能的关系是目前植物分子生物学热门的课题之一。

(二) 基因组的复杂性

进化过程中基因组增大。哺乳动物的基因组比细菌大 700—1000 倍。高等植物的基因组比细菌大很多, 可达到 2×10^{12} 道尔顿。如果编码一个分子量为 10^6 道尔顿的多肽, 则代表着细胞中含 2×10^6 个基因, 据估计, 其中可能只有 2×10^4 基因是编码蛋白的。一般高等生物分化过程中产生的蛋白质种类是大肠杆菌的 10 至 100 倍。那么剩余的 DNA 有什么功能? 一个回答是, Britten 发现真核细胞基因组中有重复性顺序(占 10—50%, 或更高); 其次, 如上所述, 在真核生物的结构基因中间有许多插入性顺序, 推测其功能是调节性的。在烟草中发现约 60% 的 mRNA, 种类不多, 是多拷贝(数千拷贝/细胞)。余下 40% mRNA, 则种类很多, 但每个细胞只有几个拷贝。在烟草叶片中据估计有 27,000 种专一的 mRNA, 在整个烟草植株的生活周期中, 约有 60,000 种不同的结构基因^[35]。

(三) DNA与核蛋白有密切的关系

虽然最近在大肠杆菌中发现有 DNA、RNA 和特殊蛋白结合的拟核体(nucleoid), 但真核细胞中两者的关系要密切得多, DNA 与蛋白质构成染色质, 根据最新的概念(Kornberg, 1977), 染色质的组成单位是核小体。核小体由组蛋白 H_{2a} , H_{2b} , H_3 和 H_4 各 2 个分子组成椭圆形的核心 ($50 \times 110 \text{ \AA}$), DNA 双链(140 个碱基对) 沿着其短轴, 盘旋于此核心上(图 3)。核小体与核小体之间由含 15—100 个碱基对的 DNA 链连接, 此段 DNA 分子具有种族特异性, 组蛋白 H_1 和非组蛋白的酸性蛋白即附着在此 DNA 分子上。核小体串珠链受 H_1 的影响, 进一步盘旋成稳定的染色质超螺旋结构。当此结构松弛时, 基因即可表达。除了组蛋白外, 细胞核中非组蛋白的酸性蛋白也有重要的调节作用。DNA 与这些特殊的蛋白质

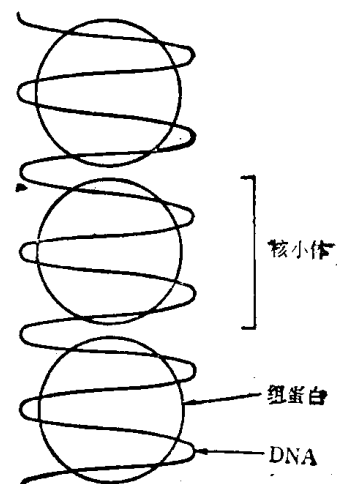


图 3 染色质结构模式图
(Kornberg, 1977)

群的互相作用极强,对形态发生可能起主要的调节作用。据此,Хесин 提出真核生物两种转录调节水平的假说:一级水平染色质中 DNA 排列的紧密度,即染色质DNA的松弛原则上可决定某些基因的活化,但某些基因直接的活化要靠第二级水平——特殊的调节蛋白的调节。

(四) 基因调节的方式更复杂多样

由于真核生物细胞核的分化,细胞器结构的复杂化,细胞与组织的特异化和分工加强,真核生物无论是发育分化或对环境条件的适应远较原核生物复杂。因而,要求基因调节的方式更复杂多样,包括各种细胞内与细胞间的调节,细胞区域化(compartmentation)的调节,各种化学和物理因素的调节。同时,参加调节的“元件”更多(如激素、神经介质等),其信息含量更高,空间和时间的层次更纷繁、线路更复杂。而调节的线路虽多条,相互交错,但由于受基因组精密的控制,而互不干扰或发生差错(否则即罹病)。除了基因水平上的缓慢但深刻的调节方式外,还有建立在膜透性变化和酶的变构基础上的快速和瞬间的调节。同时,基因表达的产物、生理功能及外界环境对基因表达又有各种反馈调节。根据真核细胞中基因调节的多线路系统, Britten 和 Davidson 提出了真核细胞基因调节的模型假说^[19]。认为诱导剂(包括激素)先作用于“传感基因”(sensor gene),激活邻近的“集成基因”(integrator gene),后者产生激活性 RNA,作用于“接受基因”(receptor gene),从而启动一整套的“生产基因”(producer gene)。集成基因有多套,生产基因也有多套,相互有专门的线路相通。这种调节方式的复杂性,可解释高等生物中调节现象的复杂性。

四、高等植物基因活性的调节

高等植物基因的表达既受细胞内环境(代谢物 pH、离子、细胞区域化等),又受细胞外环境(光、温、水、矿质、O₂ 和 CO₂ 等)的调节。激素因情况不同可视作内环境或外环境。现分述如下^[17]:

(一) 细胞内调节

1. 转录水平的调节

(1) 底物诱导 高等植物中底物诱导最著名的例子是硝酸还原酶、亚硝酸还原酶。其次,还有矮牵牛花青素合成的酶,以及在各种百合中的胸腺嘧啶核苷激酶,它催化胸腺嘧啶核苷和 ATP 形成胸腺嘧啶核苷-5-磷酸,后者是合成 DNA 的原料。只有在百合花粉发育和长花百合离体花芽特定的发育阶段,才有此激酶的诱导现象,这是一种受未知的时期相控制的底物诱导现象。总的说来,高等植物由于其自养性,底物诱导现象不如微生物中那么重要。

(2) 终点产物阻遏 铵对水稻根的硝酸还原酶,精氨酸对大豆培养物的精氨酸琥珀酸合成酶、葡萄糖对麦胚 G-6-P 酯酶和 FDP 酯酶均有阻遏作用,已查明,小麦萌发种子中磷酸盐对植质酶的阻遏作用是由于磷酸盐阻止小麦盾片中 mRNA 的合成。甘蔗中葡萄

糖对转化酶的阻遏作用则是由于 mRNA 分子的破坏。

(3) 组蛋白的阻遏作用 六十年代, Bonner 发现, 组蛋白能抑制豌豆子叶无细胞系统合成贮藏蛋白。后 Fellenberg 和 Bopp 发现离体豌豆下胚轴新根的形成(被 IAA 诱导)、高凉菜的损伤栓内层及树瘿的形成, 受不同来源的组蛋白抑制。当组蛋白经过化学修饰(乙酰化、氧化、磷酸化或热变性后), 其抑制活性便减弱。槲寄生的组蛋白可强烈抑制动植物肿瘤细胞的生长, 抑制的部位在转录。此外, 在发育过程中组蛋白也发生若干质和量的变化。组蛋白对基因的阻遏作用曾解释为组蛋白与 DNA 结合, 阻碍转录。但组蛋白缺乏特异性, 最有力的证据是豌豆幼苗和小牛胸腺这两种极不相同的材料, 其细胞核组蛋白一个片段氨基酸顺序有惊人的相似之处(只有二个氨基酸不同)。虽然, 有人提出组蛋白也许同一种受体 RNA 结合, 再专一性地作用于 DNA 特定的部位, 总的看来, 组蛋白是一种与控制基因转录有关的非特异性调节因子。

(4) 酸性蛋白的调节 酸性蛋白不同于组蛋白, 在结构功能上有惊人数量的异质性, 分子量从 10,000 到 150,000 道尔顿以上。功能上分为三类, 即结构蛋白、酶类(DNA 和 RND 聚合酶和蛋白修饰酶系等)和基因调节蛋白。前两类数量多, 种族特异性不大, 第三类在种间、组织间和分化发育期间存在特异性, 因而开始受到人们的重视。其作用机理可能是, 某种特异的酸性蛋白与受组蛋白抑制的 DNA 特定位置相结合, 通过本身磷酸化, 带上负电荷, 排斥带负电荷的 DNA, 而与带正电荷的组蛋白牢固缔合, 结果使 DNA 上组蛋白——酸性蛋白复合物被置换出来, DNA 便能转录。

2. 翻译水平的调节

现已证明, 微生物和某些高等生物某些诱导酶的形成是在转录外的水平上调节的^[17]。如细胞核中大的 RNA 分子前体转化为小的成熟 mRNA (称级联调节, cascade regulation); 或者 mRNA 通过甲基化和“修剪”变成有活性的 mRNA; mRNA 可能与“荫蔽”蛋白结合(如伞藻); 或 mRNA 分子结构改变, 如分子一端打圈, 形成短的双股结构, 使核糖体不能附着或脱离; 或虽然核糖体能附着, 由于缺乏蛋白合成的一个或几个控制因子而不能翻译, 在诱导条件下被活化。Sussman 则提出, 每个真核细胞的 mRNA 分子的 5'-末端是一套多余的碱基顺序, 当核糖体附着在 mRNA 上, 一种核糖体蛋白起着核酸内切酶的作用, 切去此多余顺序而活化翻译。高等植物如落花生、棉花、小麦等不少植物中已证明有长寿命的 mRNA 存在。棉花子叶中蛋白酶 mRNA 是在胚形成过程中预先合成的, 一直到种子萌发时才活化表达, 此外, 甘蔗中葡萄糖和果糖对转化酶的阻遏作用证明是发生在翻译水平上。

3. 翻译后的调节

豌豆中的葡萄糖苷酶原可被蛋白酶作用而激活, 在未萌发莢苳种子中, 某些磷酸酯酶活性由于用胰蛋白酶或去污剂 Triton X-100 刺激而增加 5—6 倍; 许多种子的一些酶由于抑制剂存在而处于抑制状态, 种子萌发时, 由于抑制剂被破坏而活化。我们在油菜花蕾和幼荚中发现一种葡萄糖-6-磷酸脱氢酶和 6-磷酸葡萄糖酸脱氢酶的天然抑制剂——类黄酮, 在籽实成熟过程中, 由于抑制剂消失, 磷酸戊糖途径中该二种脱氢酶活化, 产生的 NADPH 推动脂肪酸的合成^[4, 27]。

(二) 细胞间调节——激素

动物细胞间调节是靠神经系统和内分泌。植物虽无神经系统,但可借助维管束系统,由化学信息——植物激素进行细胞间和器官间的调节。目前,植物体内发现的五大激素的共同特点是:都不是蛋白质(不同于许多重要的动物激素),分子不大,结构较简单(均由疏水基团和亲水基团组成),而作用谱却很广。它们是在特定的发育阶段,或在外界环境信号的作用下,在特定的部位产生,并在靶细胞中发挥作用。生长素、赤霉素和细胞激动素是形态发生不专一的诱导物,脱落酸则是不专一的抑制剂,前面三种“正”激素显然是激活基因的活动,而“负”激素(如脱落酸)必然是抑制基因的活动。关于植物激素与基因活性的关系,曾提出三种可能性^[17]:

1. 基因组总的激活或失活,即正激素在特定的发育阶段激活特定组织中所有可激活的基因,而负激素作用正相反;
2. 激素只激活或抑制一个基因,然后通过代谢反应再引起基因的次级激活或失活;
3. 激素先刺激或抑制一个中心代谢反应,再引起基因谱的激活或失活(图4)。

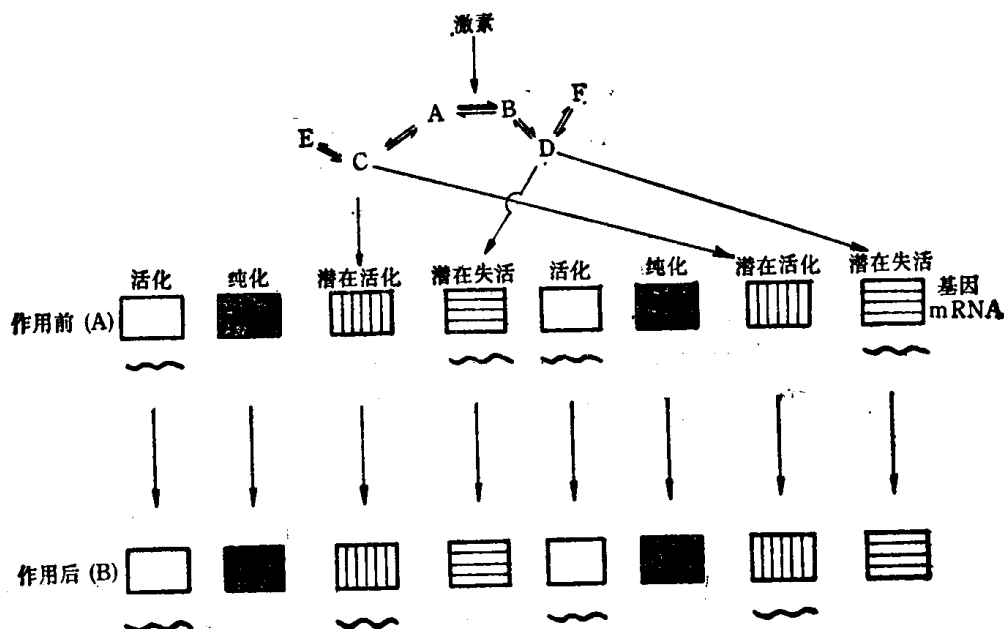


图4 激素作用模型^[17]

根据 Jacob-Monod 操纵子模型,基因的激活或失活标志着阻遏物的失活或激活。激素可能作为效应子(象诱导物或终点产物),先与阻遏物结合,改变其构象,从而使基因激活或失活。当然也可能通过影响组蛋白与 DNA 的结合,而影响基因的活性。在高等植物中激素作为效应子可以作用于多个基因,而单个基因则往往又是受到多因子(好几种激素)控制的。近来发现许多激素是如下图所示通过第二信号系统作用的:

