

用系统方法对若干植物生理学难题 的初步处理*

肖敬平

(农业生物系)

摘要 本文用系统方法对若干细胞水平的植物生理学难题进行了综合处理,初步提出了异养细胞的能力系统,自养细胞的碳素同化系统以及靶细胞的效应信号系统等新的概念

关键词 系统方法;能力系统;碳素同化;效应信号

科学是用事实建造的,如同房屋之用石头。然而一堆石头并不是房屋,同样,一堆事实也不是科学。

Jules Henri Poincare, 1902

现代植物生理学对许多问题的深入探索,无疑已取得了巨大成就。与此同时,在这个广阔的领域里,大量涌现出的,复杂的,往往是相互矛盾的事实,日益冲击着这个学科的传统概念,使之陷入困境。例如,一贯被视为异化作用的呼吸代谢,通过多条途径与同化功能不可分割地联系起来;被认为消耗能量的光呼吸却同光合作用同步进化;被区分为促进剂和抑制剂的植物激素,却参与有时是促进,有时又是抑制行为的调节等等。这都是传统概念无法解释的。另一方面,对某些机理深入研究的突破,又给一些传统上彼此独立,散见各章的领域带来了共同的基础。例如,化学渗透学说之于光合磷酸化(叶绿体功能)、氧化磷酸化(线粒体功能)以及物质跨膜运输(质膜功能)。总之,传统植物生理学的框架,已无法容纳如此丰富的事实,到处都孕育着新概念的产条件。然而,如果不在方法学上有所突破,新概念将会是难产的。本文将尝试用系统方法,在细胞水平上处理前面所谈到的一些令人困惑的问题,期望能使传统的有关概念有所更新。

1 测不准原理的广义化和系统方法

Heisenberg (1972) 提出的测不准原理,揭露了微观物理学研究中一个无法克服的矛盾,即:粒子的位置和动量无法同时进行足够准确的度量。因为,在微观物理领域的测试中,无法排除测试技术的干扰。这个原理对生命系统的测试也同样有效。量子

* 本文于1990年1月8日在华南农业大学系统工程学术讨论会上宣读。发表时,作者做了某些修改。1990-11-14收稿

理论的大师波尔已看到在生物学领域中也存在着类似量子理论的测不准原理。并认为这是更高水平上的测不准原则。因为旨在阐明活体的生命现象所进行的测试过程,往往干扰生命过程,甚至使生命系统受到破坏。1962年 Heisenberg 本人也指出:从一个物理学家的观点来看,完整地描述一个生命系统是不可能的,因为需要进行的实验本身又强烈地干预生物的正常功能^[2]。事实正是如此。因为描述一个生命系统,主要是描述它的运转过程和产生这些过程的机理。然而这二者是不能同时测到足够准确的。要研究运转机理,就必须将整体生物逐步拆散为器官、组织、细胞、细胞匀浆、细胞器、膜以至大分子。这样一来,所测得的数据精密度虽可无限增加,但是这个结果只是反应物和试验系统相互作用的结果,它可能无限偏离活体的运转状态。因此,对孕育着产生新概念的植物,生理学领域来说,用系统方法对诸矛盾现象进行整合,则是最为当务之急。

所谓系统方法,简单地说,就是将所研究的现象视为由相互作用的元素(或子系统)所构成的系统,并在根据各元素的相互作用进行整合的基础上,研究整个系统的功能和行为。下面将用这种方法描述几个植物细胞水平的生理系统的雏型。

2 植物异养细胞的能力系统

细胞是怎样自组织(Self-organise)的?对于这个生命的根本奥秘,Prigogine (1972)虽然用不平衡态进化热力学耗散结构的原理,提供了一种新颖的解释^[3],但是它充其量只说明了生命系统自组织是可能的,而丝毫未曾涉及到这个过程是如何进行的。汤佩松(1981)关于呼吸代谢的功能是寓同化于异化的观点,打开了通往问题核心的道路^[4]。这个观点强调了呼吸代谢的同化和产生负熵的功能。基于这个观点,我们认为,植物细胞的自组织(包括它的各种行为)是由一个整合能力系统推动的(肖敬平、汤佩松 1987)。这个系统的诸元素是,呼吸代谢(这个系统的基础),质子力,还原力和“水动势(Water motive force)”^[4]。它们的特点如下:

2.1 质子力 这是 Mitchell (1962)首先发现,以后被广泛证实的。它主要是存在于细胞和细胞器具有绝缘性能的脂质膜两侧的,一种生物电力。由于它以质子运动为主要作功形式,所以称为质子力(Proticity),以区别于物理世界以电子运动为主要作功形式的电力(Electricity)。当光能、呼吸链或 ATP 驱动位于膜上的质子泵,使质子作致电式(Electrogenic)跨膜运输时,膜两侧的质子动势提高。也就是说各种物理或化学能转变为电能;而当质子沿着质子动势梯度作电泳式(Electrophoretic)跨膜运动时,由于质子动势的下降,释放出的能量可通过 ATP 酶合成 ATP,也可推动各种离子或溶质进行跨膜共运输或交换运输(图 1),应该强调指出:由于跨膜的 pH 梯度(ΔpH)是质子动势的主要成分,另一成分是膜电位($\Delta\psi$),传统上指示酸度的 pH 值,被赋予了崭新的电能意义。由此可见,质子浓度(pH 值)的变化既可调节各种酶的活性,进而调节代谢途径,又可改变质子动势进而调节能量的转换和物质的跨膜运输。可以认为,质子行为(pH 值的变化和质子流动)是细胞能力系统的枢纽。

2.2 还原力 众所周知，它包含还原当量NAD(P)H等，以及能量当量ATP等，作各种生物合成功。应该强调的是，还原力不仅提供做生物合成功的能量，而且由于它同呼吸途径的相互作用，不断改变还原当量和能量当量的性质和比例，从而对其它组成代谢，以至生长发育和行为起着重要的控制作用（图1）。

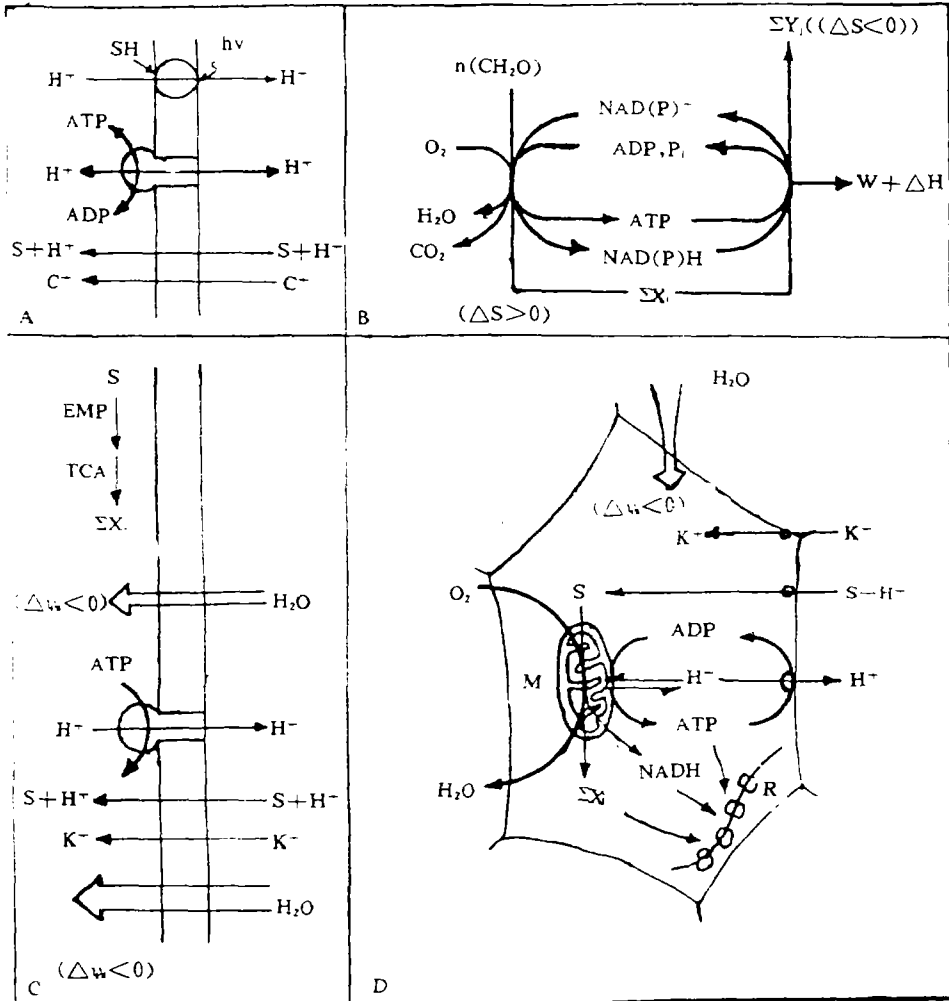


图1 植物异养细胞能力系统模型

A. 质子力 C⁺: 阳离子; B. 还原力 ΣX_i: 中间代谢物 ΣY_j: 结构物质 ΔS: 熵变 ΔH: 焓变 W: 生物功 C. 水动势 S: 糖 Δw: 溶质势差 D. 能力系统 M: 线粒体 R: 核糖体 (B和D引自肖敬平 汤佩松, 1987)

2.3 水动势 汤佩松和王竹溪(1941)在他们40年代的先驱性论文中，首次科学地提出以水的化学势差表征水分进出植物细胞的方向和限度^[15]。这个概念已经以水分势的形式为广大植物生理学界所接受。然而水势只是一个物理化学概念。它没有同呼吸代谢建立任何联系，因此不能反映植物细胞的主动吸水机理。我们认为，在水分势几个组

分势中,只有渗透势(ψ_s),即水分作跨膜运输时的溶质势 ψ_s ,是可直接由呼吸代谢所调节的。因此,它是对水分作主动运输功,也是细胞作膨胀功的生物力。呼吸代谢不仅直接影响细胞溶质中糖和有机酸的含量,同时驱动质膜上的质子泵,导致离子和糖分子等跨膜运输,这些都可形成细胞的溶质势梯度($\Delta\psi_s$),导致水分的主动运输。实际上它是由呼吸代谢驱动的,一种细胞作膨胀功的水泵(图1)。我们把这种由呼吸代谢驱动的细胞内外溶质势变化($\Delta\psi_{s(外)}$, $\Delta\psi_{s(内)}$)形成的陡度,称为“水动势”,以 F_w 表示。于是,我们有

$$F_w(\text{水动势}) = \Delta\psi_{s(外)} - \Delta\psi_{s(内)}$$

这是细胞主动吸水作膨胀功或增加膨压的势能。至于,细胞能否真正吸水,还要取决于总水势差 $\Delta\psi_w$ 。

根据上述呼吸代谢和三种生物力的特点,可以将它们整合为一个植物生长细胞的生物能力系统,如图1。这个系统以呼吸代谢为基础,以质子行为为枢纽,在植物细胞的不同生长发育阶段和表现各种行为时,根据不同需要作物质运输、能量转换、生物合成及细胞膨胀等生物功。呼吸代谢正是通过这个系统体现它对生长发育等行为的控制。

3 自养细胞的光同化系统

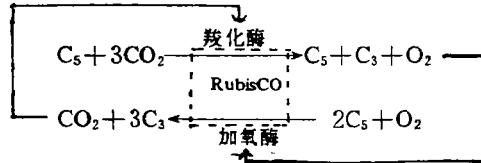
众所周知,在植物自养细胞中存在一个依靠光能对 CO_2 , NO_3^- , SO_4^{2-} 等进行同化的系统。其核心是碳素同化,因为它为所有生物有机物提供碳架。在碳素同化中,一个最费解的问题是,被视为耗能的光呼吸为何却与光合作用同步进化。大量研究工作已经肯定,光呼吸具有清除多余能量的保护作用(Edward, Walker, 1983)^[9],参与氨基酸代谢(Durzan, Steward, 1983)^[10]以及硝酸还原(李明启 1988)^[12]等重要生理功能。问题的关键是,10多年来无论是消除光呼吸的“高光效育种”,还是抑制光呼吸的生理措施均未获得预期结果,不少试验还产生了负效果。高煜珠等(1984)发现光合作用和光呼吸呈线性动力学函数关系以及光呼吸中有不可抑制的成分^[5]。李明启实验室则发现,碳素同化的关键酶——二磷酸核酮糖羧化加氧酶(RubisCO),它的两个相拮抗的功能却是不可分割的,即:一个功能的活性随着另一个功能活性的消长而消长(宁正祥 1989)^[11]。Lorimer(1978)早已提出,在 CO_2 补偿点浓度下,光合碳还原(PCR)和光呼吸碳氧化(PCO)两个循环实现化学计量上的完全平衡^[11]。所有这些都表明,光呼吸和光合作用具有不可分割性。光呼吸在碳素同化过程中,有不可代替的功能。我们试用系统方法来证明这个论点。

我们认为,自养细胞的碳素同化系统是由光合作用和光呼吸两个子系统组成,它们之间相互关联而又拮抗的运转,使得碳素同化系统表现出以下一些独特的性质:

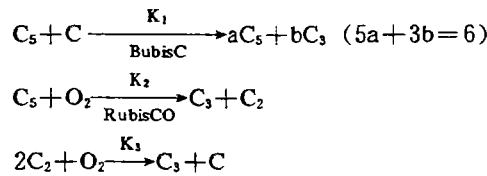
3.1 二磷酸核酮糖羧化加氧酶振荡(RubisCO oscillation)简称核二磷羧氧酶振荡或RubisCO振荡。

本世纪60年代以来,已经形成了把生命系统视为一个复杂的生物化学振荡系统的概念。Betz和Chance在1965年就发现了以磷酸果糖激酶为关键的糖酵解振荡^[6]。该酶一方面为产物ADP所激活,形成正反馈;另一方面,它又为进一步糖酵解产生的

ATP 所抑制，形成负反馈。正负反馈的耦合，就形成了振荡。在光合作用中具有双功能的 RubisCO 酶也引起类似的效应。由羧化酶催化的 PCR 循环是个自催化性质的正反馈过程，其底物二磷酸核酮糖是再生的；而由加氧酶催化的 PCO 循环对 PCR 循环是负反馈过程。两个过程的耦合必然产生振荡。两个完整的循环的耦合振荡，可用以下反应式作定性的表达。



这个振荡的反应动力学可以定性的表达如下：



其中， C_5 为二磷酸核酮糖； C_3 为磷酸甘油酸； C_2 为乙醇酸，以后相继演变为乙醛酸、甘氨酸最终在线粒体氧化； C 为二氧化碳； K_1 、 K_2 及 K_3 分别为各反应的速度常数。于是，我们有

$$\begin{aligned} \frac{d[C_3]}{dt} &= K_1[C][C_5] - K_2[C_5][O_2] \\ \frac{d[C_2]}{dt} &= K_2[C_5][O_2] - K_3[C_2]^2[O_2] \end{aligned} \quad (1)$$

由于 $[C_2]$ 是与 $[O_2]$ 呈正变的，所以上二式近似于以下著名的 Lotka-Volterra 振荡的动力学方程：

$$\begin{aligned} \frac{d[X]}{dt} &= K_1[F][X] - K_2[X][Y] \\ \frac{d[Y]}{dt} &= K_2[X][Y] - K_3[Y] \end{aligned} \quad (2)$$

其中， $[F]$ 是可食的草的数量； $[X]$ 是食草兽数量， $[Y]$ 是食肉兽数量
振荡频率 = $2\pi [F] K_1 K_2^{[7]}$

以此类推，RubisCO 振荡的频率是与 CO_2 浓度及 RubisCO 酶的活性呈正比的。

上述推测的 RubisCO 振荡，在光合作用和光呼吸处于相对稳态运转时，是无法观察到的。由于内部 CO_2 或 O_2 分压的微环境变化，RubisCO 酶的运转是不同步的。然而，一旦出现某种必要条件的极端变化，该酶大多数被迫处于同步状态时，就有可能观察到在 CO_2 和 O_2 的交换中，发生振荡现象。事实上，Laisk (1977) 已证明在光照和 CO_2 饱和状态状态下，绿色细胞内部出现任何限制因素时（如磷酸根离子的亏缺），都可观察到 CO_2 吸收率的振荡现象^[12]。然而，这种现象虽引起了广泛注意，但对它的机理的研究是不深入的，研究者们都把它归因于磷的周转脱节。Osmond 等最近指出，这种振荡现象反映了一种复杂的反馈，它的感觉物质 (Sensor) 可能是 RubisCO 酶^[12]。我们认为在碳素同化过程中，固有的由正负反馈构成的 RubisCO 振荡，可能是这种现象的根源。它可使光合碳还原处在远离平衡点的稳态，因而可能持续进行碳素同化而不趋于平衡。

3.2 光氧还循环 (Photoredox cycle)

Warburg (1920) 早在 20 年代就发现 O_2 有抑制小球藻光合作用的现象。这导致光呼吸的发现。事实上 Warburg 效应还应包含光反应过程中的 Mehler 效应和第二个 Kok 效应。可以把同 Warburg 效应有关的所有耗氧现象统称为光氧化现象 (Photooxidation)。由此派生出来的是, H_2O 重新形成以及被固定的 CO_2 重新释放。这说明在碳素的光同化过程中, 有一部分 O_2 、 CO_2 和 H_2O 分子处在循环状态如图 2。可以称之为“光氧还循环 (Photoredox cycle)”。我们(肖敬平 1984)曾经指出, 这个循环可能同热力学的卡诺循环有某种相似之处^[3]。它具有深刻的生理功能。我们认为, 在活体绿色细胞中运转的碳素同化系统, 可分为反应系和介质系

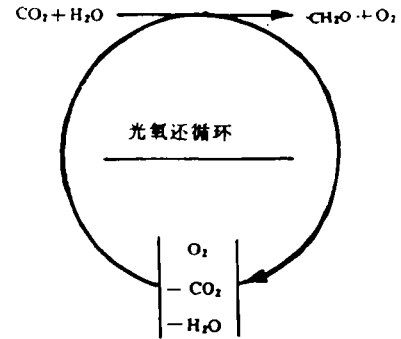


图 2 光氧还循环

两个子系统。介质系是一个复杂的系统。它除了光合器、底物和产物外, 还包含以 RubisCO 酶为主的酶系统, $NAD(P)^+$ 和 ADP 等辅助因子, pH 值以及 P_i 、 NO_3^- 、 Mn^{4+} 、 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 等离子。广义地说, 介质系就是绿色细胞本身。当叶绿素吸收光量子开始了光反应和暗反应一系列物质和能量的变化, 也给介质系带来相应的剧烈的变化, 使它高度充电、充能、高度还原。同时光合器、酶系统不断受到耗损, 以致从理论上最后反应将无法进行下去而达到平衡态。要使得碳素同化在绿色细胞中持续稳定地进行, 就必须使介质系返回初始状态。这很可能就是光氧还循环的生理功能。

根据以上分析, 可以看出光呼吸(或更广泛的光氧化)与光合作用是不可分割的。它有着无法代替的热力学及生理和生物化学功能。当然, 也不是越强越好。我们认为, 一切旨在提高作物光效的育种和栽培措施, 实质上也是提高光呼吸效率的措施, 而并非追求把光呼吸完全抑制。所谓高光效的 C_4 植物, 也可视为一种“高光呼吸效率”植物, 而并非“无光呼吸植物”。

4 靶细胞的效应信号系统(激素系统)

植物激素是植物体内一种诱导其靶细胞产生生理效应, 使植物表现各种行为的信号。目前将植物激素区分为促进剂(Promotor)和抑制剂(Inhibitor)两大类。然而这种划分, 已为大量事实所否定。不仅对广泛参与各种生长和抑制调节的乙烯, 无法判定其为促进剂还是抑制剂, 就连原认为确切无疑地属于抑制剂的脱落酸, 近年来也发现它在种籽发育、块根形成、以及某些植物的试管微型繁殖中, 起着明显地促进作用。一方面, 每一种激素都广泛参与植物体各种行为的调节; 另一方面, 复杂多变的行为仅由 5 种简单的激素调控。这就是植物激素作用方式中, 最令人困惑不解之处。然而, 如果用系统方法来处理, 便有可能摆脱这种困境。我们认为可把 5 种植物激素视为一个效应信号系统(Effect signal system)。它们表现出双重作用方式, 即: 基本作用方式(Elementary mode of action)和整合作用方式(Integrative mode of action)。前者是各类激素所固有的, 对基本生理代谢过程的调节。尽管参与不同行为的调节, 其作用方式基本上是一致的; 后者则是多种激素在不同位点和时间上相互协同或拮抗的作用方式。这

种整合作用方式决定植物的表现行为。

4.1 基本作用方式

主要是通过呼吸强度和途径,进而对细胞的能力系统和代谢方向实行控制,大致如表1。

表1 植物激素的基本作用方式*

生理参数	植物激素	CTK	IAA	GA	ETH	ABA
能力系统:						
呼吸强度		+	+	+	+	+或-
细胞溶质 pH 值		+	+	+	+	-
ATP 形成		+	+	+	-	-
H ⁺ 流		流出	流出	流出	流出	流入
K ⁺ 流		流入	流入	流入	流入	流出
溶质势(ψ_s)		-	-	-	-	+
碳、氮代谢方向:						
碳代谢			纤维素合成	淀粉降解	淀粉降解	淀粉合成
氮代谢		蛋白质合成				

* CTK 细胞分裂素 (Cytokinin); IAA 生长素 (Indole acetic acid); GA 赤霉素 (Gibberelic acid); ETH 乙烯 (Ethylene); ABA 脱落酸 (Abscisic acid)

4.2 整合作用方式

当上述5种激素参与某一行为的调控时,它们在不同的位点和时间相互拮抗和协同作用,这相当于信号的编码,我们称之为整合作用方式。这就是为数不多的激素,却能调控异常复杂的生长、发育、运动等行为的原因。所谓整合作用方式,大致可分为三种效应。分别简述于下:

4.2.1 位点效应 (Site effect) 激素在不同位点上起协同或拮抗作用。例如,种籽萌发时,GA从糊粉层分泌到胚乳,活化 α -淀粉酶等水解酶,降解储藏淀粉;而IAA、CTK和ETH则在胚芽分别诱导细胞壁多糖的聚合,细胞质蛋白质的合成以及液泡溶质势的降低以吸水作膨胀功。这是一种空间效应。

4.2.2 相互作用效应 (Interaction effect) 一种激素对另一种激素的形成,活化和运输起诱导或抑制作用,从而导致在靶细胞内各类激素在时间上的消长变化。并形成一种复杂的反馈关系。例如IAA诱导ETH的形成,而ETH的大量形成又抑制IAA的活性,形成在靶细胞内广泛存在的反馈现象。它的生理意义是异常重要的。IAA在诱导细胞壁的生长时,需要乙烯协同诱导贮备的淀粉降解提供纤维素等聚合的单体,以及降低液泡的渗透势,增强主动吸水作细胞膨胀功。但是当细胞生长到某种限度后,逐渐增加的乙烯释放量就会抑制生长素的活性,以避免细胞的恶性生长。

4.2.3 程序效应 (Program effect) 在一种较长的形态发生过程中,例如,从顶芽的萌发到新叶片的成熟、脱落,五种激素在靶细胞的不同位点上,在不同的时间阶段

里, 它们通过相互作用使每个阶段激素的变化有明显的特点, 从而形成一套程序, 对每个阶段的主导基因 (Master gene) 的表达起指令性作用。根据已发表的有关材料, 将叶片生长过程的程序效应近似地综合于下表:

表2 叶片生命过程中植物激素的近似程序效应

阶段序号	叶生长阶段	激素变化				
		CTK	GA	IAA	ETH	ABA
0	休眠	-	-	-	-	+++
1	复苏	++	-	-	-	++
2	萌芽	+++	++	+	-	+
3	伸长	++	+++	+++	+	-
4	成熟	++	++	+++	++	-
5	衰老	+	+	+	+++	+
6	脱落	-	-	-	++	++

5 结束语

在用系统方法对若干植物生理学难题进行尝试性的处理后, 我们想强调本文的目的仅在于引进一种新的思考和分析问题的方法, 从而对某些传统概念提出初步的更新。希望能由此引出对解决这些问题的新的试验设计, 得出新的结果, 以及对结果作出新的解释。

参 考 文 献

- 1 宁正祥. 核酮糖——1,5——二磷酸羧化酶/加氧酶. 华南农业大学博士论文, 1989
- 2 吕宝忠. 生物物理遗传学. 自然杂志, 1980, 7(4): 287~288
- 3 肖敬平. 发展植物“系统”生理学. 植物生理学通讯, 1983(1): 46~49
- 4 肖敬平, 汤佩松. 对整体呼吸代谢和能力系统的探索. 植物生理学通讯, 1987(1): 73~77
- 5 高煜珠. 光呼吸与光合碳代谢的关系. 见: 中国植物生理学会编. 光合作用研究进展第三集. 北京: 科学出版社, 1984. 160~171
- 6 Betz A, Chance B. Phase relationship of glycolytic intermediates in yeast cells with oscillatory metabolic control. Arch Biochem Biophys, 1965, 109: 585~597
- 7 Cerdonio M, Noble RW. Introductory Biophysics. Singapore: World Scientific, 1986. 40~60
- 8 Durzan DJ, Stward FC. Nitrogen matabolism. In Steward FC(ed), Plant physiology, A treatuse. Academic Press, Orlando. 1983, Vol(VIII), 55~266
- 9 Edward G, Walker D. C₃, C₄: mechanism, and cellular and environmental regulation of photosynthesis. Backwell Sientific Publications, 1983. 368~493
- 10 Li MQ. Relationship between the photorespiration and nitrate reduction. Acta phytophysiologia Sinica, 1988, 14(1): 98~102.
- 11 Lorimer GH, et al, Photosynthesis. The Biochemical Society, London, 1978. 311~322
- 12 Osmond CB, et al. Regulations of carboxylation and photosynthetic oscillations during sun-shade acclimation in *Helianthus annuus* measured with a rapid-reponse gas exchange system. Aust J Plant

Physiol, 1988, 15: 239~251

- 13 Prigogine I, et al. Thermodynamics of evolution. *Physics Today*, 1972 (Nov); 23-28 and 1972 (Dec); 38~44.
- 14 Tang PS. Regulation and control of multipathways of respiratory metabolism in relation to other physiological functions in higher plants- recollections and reflections on 50 years of research. *Am J Bot.* 1981, 68(3), 443~448
- 15 Tang PS, Wang CC. A thermodynamic formulation of the water relations in an isolated living cell. *J. Phys Chem* 1941, 45, 443~453

A PRELIMINARY TREATMENT OF CERTAIN CONFUSED ISSUES OF PLANT PHYSIOLOGY WITH THE SYSTEM APPROACH

Xiao Jingping

(Department of Agricultural Biology)

Abstract Attempt was made to treat certain confused issues of plant physiology with the system approach. As a result, we introduced certain new concepts concerning the bioenergetic system in heterotrophic cells, carbon assimilation system in autotrophic cells and effect-signal system in target cells.

Key words System approach; Bioenergetic system; Carbon assimilation; Effect signal