编者寄语 Editorial

植物衰老关乎器官发育和作物产量与品质性状的形成

Associations of Green Organ Senescence with Nascent Organ Development in Plants and Yield and Quality Component Formations in Crops

植物的衰老主要表现为绿色光合器官的衰老。叶片是最典型的绿色器官, 其衰老与凋亡常常伴随着新生器官的发生与发育, 这种以器官为单元的模块化衰老与凋亡方式反映了营固着生活方式的植物所特有的生存策略与适应性进化路径。对于一年生或隔年生的单次结实性植(作)物而言, 生长季节后期营养器官集中衰老与死亡, 与此同时完成生(繁)殖器官的发育与成熟, 呈现出整个植株衰老的景象。

叶片发育成熟以后, 在外部信号和/或内在因子的作用下, 远离主脉的细胞率先自主启动衰老, 光合功能逐渐下降; 与此同时, 其中的许多衰老相关基因显著上调表达, 多种水解酶活性也显著增强。这些生理生化与分子水平上的特征性变化表明, 叶片的衰老是一个主动的调控过程。更为实质性的变化是, 衰老的叶片与新生的器官, 特别是生殖器官, 形成了营养供求上的“源” (source)与“库” (sink)的关系, 前者为后者的快速发育提供充足的营养, 该过程被称之为营养物质的动员与再利用(nutrient remobilization)。烟草开花后, 若将上部的花和茎叶切除掉, 下部黄化的叶片在弱光下可以缓慢复绿, 直至完全恢复为功能正常的叶片, 说明生殖阶段植株下部叶片的加速衰老与上部新生器官快速发育所触发的营养流密切相关。

叶绿体是绿色器官中蛋白质含量最丰富的亚细胞结构。衰老进程中, 叶绿体率先解体, 积累在其中的大量结构性和功能性营养物质, 包括蛋白质、糖类、脂类和核酸等, 被降解成相应的小分子(氨基酸、蔗糖和无机磷等)。这些小分子物质通过筛管组织被转运至新生的组织器官特别是种子中, 为它们的快速发育提供物质保障。小麦、玉米等禾谷类作物种子中高达95%的蛋白质合成依赖于衰老叶片中蛋白质降解形成的氨基酸。毒麦生长发育过程中磷元素的限量供应可以导致奇特的叶片数目恒定的生长循环, 即衰老凋亡一片老的叶片后才能发育形成一片新的叶片。因此, 绿色器官的衰老本质上属于植物发育的一个内在组成部分。叶绿素的快速降解所导致的黄化表型是绿色器官衰老的一个最显要的特征, 过去十余年中其降解的生化途径已基本被阐明。衰老进程中叶绿素快速降解的主要生物学意义被认为是解除叶绿素分子的潜在光毒性, 以维持衰老细胞的活性, 进而保障其中的营养物质能够得到最大限度的动员与再利用。

对于作物生产而言, 叶片衰老启动的时间与进程速率直接关系到植株的光合总量和营养物质的利用效率或收获指数, 最终影响到作物的产量与品质性状的形成。早衰的水稻、小麦和棉花品种会导致20%~30%的产量损失, 而适度晚衰的玉米和小麦可以增产20%~30%。理论上, 作物叶片衰老启

动得愈晚光合总量愈大, 衰老进程速率愈快营养物质被动员和再利用的效率就愈高, 对作物产量和品质性状的形成就愈有利, 反之则不利。然而, 对于一个生长在特定生境中的作物品种而言, 过度晚衰会影响到营养物质的有效动员与再利用, 这不仅会影响到作物的最佳收获期, 也会降低产量潜力和收获品质。作物生育后期根系的矿质营养吸收能力显著下降, 而生殖生长阶段种子/籽粒的快速发育又需要大量的营养物质, 因而来自于衰老叶片及其他绿色器官的营养物质显得尤其弥足珍贵。小麦的过度晚衰品系会大幅度地(30%以上)降低蛋白质及锌和铁等元素由叶片向籽粒的转运。多年来, 主要作物的产量潜力已经稳定在了一个高位, 进一步大幅度地提升产量潜力有赖于遗传改良策略和技术上的突破。优化叶片衰老启动的时间和提高衰老进程的速率进而使得植株光合总量和营养物质利用效率双双达到最大化, 将有助于进一步突破产量潜力的瓶颈。

过去十多年中国内外研究者已鉴别出了多个叶片衰老启动及进程调控的关键节点因子, 包括转录因子(NACs、WRKYs、MYBs、MYCs、ABIs等)、激素合成酶(ACSs、ICS1等)、激素或光信号途径节点因子(EIN3、NPR1、PIFs等)、自噬相关因子(ATGs)、类受体蛋白激酶(SARK等)及激酶级联(MKK9-MPK6等)、磷酸酶(SAG113等)以及miRNA (miR164)等。这些节点因子协同调控光合器官衰老的主要特征性过程, 包括光合功能下降、叶绿素降解、亚细胞结构解体与大分子物质降解、以及营养物质的动员与再利用。与此同时, 也发掘出了另一类仅影响叶绿素降解和捕光复合体(LHCs)解离、但不明显影响光合功能下降和类囊体基质中酶蛋白(如Rubisco大、小亚基)降解的调控节点, 表明光合器官衰老不同特征性过程之间存在相对独立的调控机制。这些调控节点因子包括叶绿素降解途径关键酶(NYC/NOL、HCAR、PPH、PaO等)以及调控孟德尔豌豆绿粒性状及其他多个物种上滞绿性状(stay-green)的高度保守蛋白SGRs (NYEs)。最新的研究又揭示了一些能够同时调控叶绿素降解/捕光复合体(LHCs)解离与光合功能下降的新的调控节点, 表明存在层级调控节点(hierarchical regulators)以及反馈调控关系。总而言之, 迄今的研究进展表明光合器官衰老不同特征过程之间的调控关系既存在相对独立性又有关联性, 而且呈现多样性的反馈调控方式。本专刊对上述研究进展进行了较系统的梳理和总结, 同时也对未来的研究方向进行了展望。编者期望本专刊的出版能够有助于相关领域的读者较全面地了解该领域的研究进展现状, 同时也期望对相关研究工作者的科研探索能够有所帮助和促进。

蒯本科

2014年8月