

知識天地

為植物科學的藍色革命奮戰

韋保羅助研究員（植物暨微生物學研究所）

摘要

綠色革命指的是近半世紀以來人們利用施肥、灌溉和育種等方法促使農作物產量大增。然而，於現今的環境中，我們必須更有效地利用有限的水資源及土地才能確保永續地經營綠色革命。現今人們著眼於生物科技及利用基因改良工程來培育對水分需求量較少的抗旱植物，並且希望在農業的綠色革命之基礎上發展出“藍色革命”。然而，我們對於如何設計抗旱植物仍缺乏全盤的了解。在此，我將以模式植物阿拉伯芥簡要地討論：植物面臨缺水逆境時的生理反應，以及脯氨酸的代謝，並說明我們朝向植物科學上藍色革命研究所面臨的挑戰以及所使用的研究方法。

大部分的人都聽過綠色革命，綠色革命是在 1950 到 1960 年代之間，以育種改良過的稻米、小麥及玉米再加上施肥、灌溉和農業化學藥品的使用量增加，促使農作物產量大增。而造就綠色革明的最主要的革新是利用育種培育出含有侏儒基因的稻米和小麥。搭配灌溉及施肥，較矮及結實的植株更能提高穀物產量。無論是過去還是現在，綠色革命都是 20 世紀最偉大的科技成就之一，許多人相信綠色革命避免了有可能發生的世紀大饑荒。同時，我們知道了隨著灌溉水和化學農藥的使用量逐漸增加，使得綠色革命可能無法永續經營（範例可參考 Mann, 1999 的評論）。我們也發覺未來可能會面臨的挑戰，包括氣候的變遷將威脅到水資源以及可耕地減少。這些因素促使我們需要“藍色革命”，發展出能在旱地生長或是不需要太多灌溉水的植物（Pennisi, 2008）。如果真的要實現藍色革命，研究不再僅是針對主要作物如稻米、小麥及玉米，還將包括在植物科學中逐漸扮演重要角色的小植物—阿拉伯芥。

以水分換取碳：植物生長的基本妥協

陸生植物藉由調節水份和二氧化碳兩者間的交換以達到生長所需的平衡，而其中水資源是主要限制穀物產量的主要因素之一。植物的葉片必須吸收二氧化碳進行固碳作用，然而，當二氧化碳進入葉片的同時，水蒸氣也從葉片中流失。由於水蒸氣及二氧化碳的擴散係數及其相對濃度，植物喪失 500 分子的水用以交換吸收一分子的二氧化碳。如此一來，植物所吸收的大部分水分都在蒸散作用中流失，只剩下一小部分留在植物組織裡。

植物以複雜的方式控制氣孔的開合，透過葉面上的氣孔進行水分和二氧化碳的交換。當植物感到缺水時，例如乾涸的土壤，氣孔會關閉以保存水分。當水資源受到限制時，會對植物產生許多問題，最主要的問題是葉片裡的二氧化碳迅速耗盡，同時植物開始停止吸收碳。這不僅會限制植物體內所需的合成其他分子的還原碳的供應，造成新陳代謝的改變，同時這也代表了除了將二氧化碳還原為碳水化合物需要消耗能量，另外一定有其他路徑會消耗葉子所吸收的光能。

即使植物為了保留水分而關閉氣孔，但是如果土壤持續缺水，則水份很有可能從植物組織中被吸回土壤。然而，植物可以靠滲透壓調節：在細胞內累積更多的溶質與環境保持滲透平衡來對抗這個可能性。植物滲透壓調節的方式與細菌和酵母菌面對高滲透壓的生長環境、海生生物必須應付高鹽度及外部的高壓類似。在這些生物之中，並不是利用新陳代謝物的增加而增加細胞溶質量，而是合成及累積大量某些特定的化合物。這些複合物都有類似的保護特性，例如使蛋白質結構更加穩定，或是解毒活性氧化物質，我們通常稱這些複合物為“相容性溶劑”（Yancey, 2005）。滲透壓調節以及合成相容性溶劑是另一個植物必須調整它們的新陳代謝以對付缺水的方法。相容性溶質和氣孔調節是目前研究以基因工程來培育抗旱植物主的重要目標。

利用遺傳學和基因體學及模式植物阿拉伯芥來研究植物的抗旱性：以脯氨酸代謝為例

就研究挑戰而言，乾旱逆境之於植物學家就有如癌症之於哺乳動物學家（範例參考 Pennisi, 2008 的評論）。一旦我們跨出了第一步，才發現所要面對最大的問題是許多專一的問題，牽扯到各式各樣的基因和分子傳遞路徑。就像不同的癌症需要不同的治療，加強植物耐旱的因子有可能會因植物品種、我們所希望植物生長的環境及植物哪部分具經濟價值（如種子的數量或是種子的品質）有所不同。在我的實驗室，我們的研究主要針對植物面對逆境時探

討其新陳代謝的變化及受逆境誘導之賀爾蒙「脫落酸」(ABA)的功能。我們也是全球以模式植物阿拉伯芥為主要研究題材的植物學家的其中一員，而我們特別對相容性溶劑「脯氨酸」(proline)的代謝有興趣。

自一九五零年代起，人們就已經注意到許多植物物種會累積大量的相容性溶劑脯氨酸，許多種的環境壓力都可以導致脯氨酸的量升高，但還是以乾旱逆境下的植物會累積最高量的脯氨酸。大量脯氨酸累積與抗旱具高度的相關〈範例可參考 Ben Hassine et al., 2008〉。雖然目前尚未被證實，但似乎脯氨酸代謝的改變對於逆境下的植物的滲透調節尚有其他益處。前言提到癌症之於哺乳動物學家的比喻，有趣的是在哺乳動物的細胞裡，脯氨酸代謝也可能涉及癌症，而一種在粒線體裡的酵素「脯氨酸脫氫酵素」有部分能被腫瘤抑制物 p53 所控制並且和細胞凋零相關〈範例參考 Maxwell and Davis, 2000〉。

由於固著的生物無法任意地從環境的變異中逃脫出來，因此植物能改變它們的生長及代謝來適應環境的變遷。以阿拉伯芥來說明：逆境處理長達 96 小時的阿拉伯芥幼苗，脯氨酸的累積量多達約 100 倍。若將植物移回至正常的生長環境約至少 96 小時以上，脯氨酸含量則會降回至無逆境處理時的含量。此一現象已是眾所皆知，但重點是脯氨酸的累積是透過哪一個分子機制所調控，並且它是如何被調控的，以及改變脯氨酸的代謝並增加植物的耐旱性是否為一可行的策略則是我們最想探究的問題。利用模式植物阿拉伯芥可設計特殊實驗的優點，可幫助我們探討這些問題。這些新知將被應用在具重要經濟價值但不易實驗操作的作物。

阿拉伯芥的其中一個優點是方便取得突變株及容易繁殖新的突變株。舉例來說，ABA 合成障礙的突變株 aba2-1 受到逆境誘導脯氨酸的累積量僅只有野生〈非突變〉株的一半。當植物處於逆境中，ABA 的量會升高並進行調控，例如前文提到的氣孔會關閉以抗旱。有趣的是，ABA 合成障礙的突變株脯氨酸的累積並沒有完全的被阻斷，這表示脯氨酸的累積可藉由一條目前尚不清楚之非 ABA 誘導的逆境傳導路徑所調控。阿拉伯芥的優點在於可產生更多的突變株，藉由研究某特定基因之突變株或是經大量篩選隨機製造的突變株，我們將可了解控制參與脯氨酸代謝及逆境受器之訊息機制。

一個互補的策略是利用阿拉伯芥不同品種間的自然變異〈生態型〉。傳統上，這樣的方法已被直接利用在農作物上汰選出有用的變異來育種。然而，近來發現阿拉伯芥是研究計量遺傳學很好的材料。阿拉伯芥散佈於北半球並且已收集了數千種的生態型。超過一千多種的生態型已由 250,000 SNP Affymetrix 基因型生物晶片 (<http://walnut.usc.edu/2010/SNPs>) 探測多型性，可供給研究人員使用。爆炸性的基因定型資訊使我們可以使用新的研究策略〈大範圍的基因體相關定位〉，並且為連接特定基因體變化與性狀改變的傳統研究方法〈計量性狀基因座之定位〉注入新氣象。阿拉伯芥的生態型在許多的性狀上皆不同，包括對乾旱的反應〈Bouchabke et al., 2008〉。在我們的實驗室，篩選少數的生態型後發現 Shahdara 〈源自於 Tadjikistan〉此生態型受逆境誘導後脯氨酸累積量極低。在此阿拉伯芥的廣大研究團隊的優勢變得顯而易見：Shahdara 與 Landsberg 兩種生態型所得的重組自交系族群已經存在，並公開可使用且具有比 Shahdara 生態型多五倍的脯氨酸表現量。我們感興趣的已定型基因、且具有很大差異性狀的不同生態型的母代雜交所得之重組自交系族群，代表得以直接進行計量性狀基因座定位，解釋 Shahdara 與 Landsberg 兩種生態型其脯氨酸表現量變異的原因。這類型的研究最好的結果是發現單一個基因的多型性，能夠來解釋脯氨酸的變異，並且告訴我們天擇如何在環境中調整這個性狀來做最佳的適應。在農作物的數量性狀基因座〈QTL〉尋找一個基因多型性是一項浩大工程。在阿拉伯芥，這是一個挑戰，但使阿拉伯芥在其他類型基因體研究為理想模式植物的相同特性，也使得找出在數量性狀基因座的基因更可行，並且更容易去執行後續的研究以了解這個改變性狀的基因之分子機制。

如何培育更好的植物：有很多資源但還欠缺方向

綠色革命牽涉到使用植物育種來操作數量上相對較小的未知功能的基因。的確，距離起初的農業改革已超過 30 年，直到最近，我們才開始要複製「綠色革命」〈Peng et al., 1999; Sasaki et al., 2002〉。植物耐壓性增加牽涉到複雜的性狀和更多的基因。這次，在新的「藍色革命」中，我們將會知道抗壓基因的分子功能，並合理地應用於設計植物改造。但我們還沒到達這個階段，植物育種者仍舊是對藍色革命貢獻最多的人〈範例可參考 Finkel, 2009 的評論〉。為了加速植物的改造，我們需要更多的知識來了解植物如何運作，才能直接選擇出能增進植物耐壓性的基因。因此，

爲了確保更穩定的農業未來，我們必須好好利用這種我們永遠也不會拿來食用的小植物。

※ 致謝：感謝中央研究院及國家科學委員會的資助，以及德州大學奧斯汀分校的 Thomas Juenger 博士提供我們實驗室阿拉伯芥的野生變異株。中文版本由以下人員共同翻譯：林娜、蒲欣儀、江書雅、陳潔蓉。

參考文獻

- Ben Hassine, A. et al.** An inland and a coastal population of the Mediterranean xero-halophyte species *Atriplex halimus* L. differ in their ability to accumulate proline and glycinebetaine in response to salinity and water stress. *Journal of Experimental Botany* 59:1315 – 1326. April 2008
- Bouchabke, O. et al.** Natural variation in *Arabidopsis* as a tool for highlighting differential drought response. *PLoS ONE* 3(2):e1705. 27 February, 2008
- Finkel, E.** Profile: Making every drop count in the buildup to a blue revolution. *Science* 323:1004-1005. 20 February, 2009
- Mann, C.C.** News Focus: Crop scientists seek a new revolution. *Science* 238:310-314. 15 January, 1999
- Maxwell, S.A. and Davis, G.E.** Differential gene expression in p53-mediated apoptosis-resistant vs. apoptosis-sensitive tumor cell lines. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:13009-13014 21 November, 2000
- Peng, J. et al.** 'Green Revolution' genes encode mutant gibberellin response modulators. *Nature* 400:256-261 15 July, 1999
- Pennisi, E.** News Focus: The blue revolution, drop by drop, gene by gene. *Science* 320:171-173 11 April, 2008
- Sasaki, A. et al.** A mutant gibberellin synthesis gene in rice. *Nature* 416:701 18 April, 2002
- Yancey, P.H.** Organic osmolytes as compatible, metabolic and counteracting cytoprotectants in high osmolarity and other stresses. *Journal of Experimental Biology* 208:2819-2830 2005