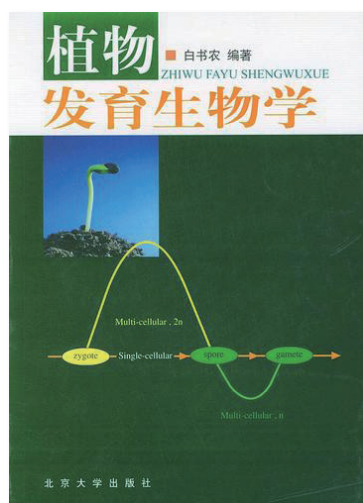


一本 18 年前的植物学教科书

撰文 高建国



上：白书农教授的
《植物发育生物学》
供图 / 高建国
下：小小的微萍
供图 / 刘冰



一个偶然的机，了解到一本18年前出版的植物学教科书——《植物发育生物学》。这本书除了带给我文字上的享受，还加深了我对目前一些生态学前沿问题的认识。例如，本书的作者白书农教授对植物发育进程概念的清晰界定，认为花是枝条的延续有利于理解生态学研究中的凋落物概念，而对“渐成效应 (epigenetic effect)”的概念解释有助于理解生态记忆、滞后效应等生态学现象。

虽然这本书不到200页，却包含了异常丰富的内容。其中，对侧生器官的论述是全书的重点内容，而对花器官的形成和发育进程的阐述则为本书最核心的部分。在我看来，每个章节的最大特色，是对植物发育相关概念的清晰界定，这对理解植物发育的过程有很大的帮助。总体而言，由于本书是基于作者多年的研究经验和教学实践编写而成，字里行间我们能够感受到一种举重若轻、化繁为简的明快感，彰显了作者深厚的学术功底以及广博的知识。例如，在论述叶的形态建成时，作者提到：“营养性叶的大小变化范围可以从微萍叶状体的不足1毫米到王莲叶的直径大于1米或棕榈叶的长度超过2米；性状可以从全缘圆形叶到针叶；即使同一种植物，不同部位或不同发育阶段的营养性叶的形态也有所不同，如异形叶。”书中这样仔细的观察还有很多。

多达37万种的有花植物是塑造地球多样景观的重要组成部分。多年以来，正是由于对花的喜爱激励着一代又一代植物学家深入开展植物发育的研究。近年来，人们在花的颜色、结构、气味以及与传粉昆虫的关系上取得了很多重要进展。对于一个从事生态学研究的人而言，本书坚持的一个观点“花是变态的枝条、花器官是变态的叶”是很有启发的。确实，如果把花看作变态

的枝条，那么，就比较容易理解生态学家在森林里收集凋落物有时会把花和叶合起来作为一项。凋落物是植物的叶片、花、果实、枝条等脱落后的植物器官的总称，是森林对养分重新吸收和利用的关键组分，它在研究全球碳循环和气候变化中有着重要的意义。如果把花器官看作变态的叶的话，那么我们就比较容易理解一个植物生理学现象，即为何植物学家喜欢把花瓣上的气孔与叶片上的气孔做比较。虽然生物学家目前依然对花器官（主要为萼片和花瓣）气孔的演化生物学意义了解不多，但是通过比较花器官和叶片气孔对环境因子（如蒸汽压亏缺，VPD）的响应差异，科学家发现了一些有趣的现象。例如，证实花器官气孔蒸腾对环境的敏感性是高于叶片的。由于花是保障植物繁殖成功的关键器官，相比于叶片它们保持含水量稳定性以及抗气穴栓塞的能力是优于叶片的，其保障的机制包括从茎干直接获取水分和产生胞外多聚糖 (extracellular polysaccharides)。说明叶片与花瓣同源性的生动案例是中国特有植物珙桐 (*Davidia involucreta*)，由于珙桐花序外有一对白色的心形大苞片 (bracts) 而被称为“鸽子树 (dove tree)”，而这对苞片据称可能是由叶片演化而来的。

说明叶片与花瓣同源性的生动案例是中国特有植物珙桐 供图 / 徐晔春

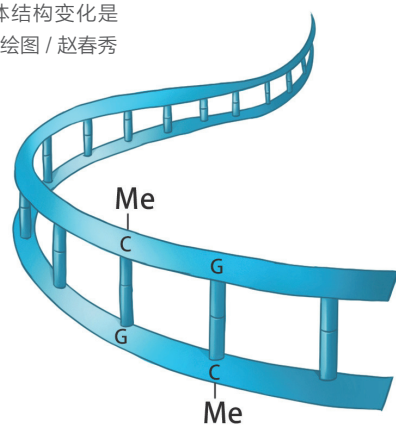


近年来生态学研究的一个热点是植物是如何响应生物 (如食虫) 和非生物 (如干旱) 胁迫，并把这种应对胁迫的能力传给下一代的。相比于能够移动的动物而言，植物有时只能忍受不



正在被虫食的叶片 供图 / 沈海滨

DNA甲基化是染色体结构变化的主要方式之一，而染色体结构变化是“渐成效应”的机理 绘图 / 赵春秀



利的外部条件，这就塑造了我们所观察到的不同的植物形态和植被格局，也暗示了植物对外界环境的适应力是如何一代代继承的。近期的几个研究表明，植物是能够把对干旱或其他胁迫的应对能力遗传给子代的。亲代与子代在基因组序列上可能没有差异，那么是什么因素造成了这样的“记忆效应”呢？答案即为本书花较多篇幅论述的“渐成效应”。所谓的“渐成效应”，即

为通过改变植物染色质空间结构（包括DNA和组蛋白），但不影响DNA碱基排列顺序，并可以通过有丝分裂在细胞之间传递所造成的基因表达和表型的变化。科学家目前已经知道DNA甲基化（DNA methylation）是染色质结构变化的主要方式之一。在2020年召开的第七届国际园艺研究大会（the 7th International Horticulture Research Conference）上，植物生物学家朱健康所做的大会报告*Plant Epigenetics and Molecular Breeding*主要就是论述DNA甲基化在近几年的主要进展，他还举了一个人类发育的案例来诠释DNA甲基化对人类性状的影响。在本书中，作者也多次提到“渐成效应”在植物发育中的作用，可见该概念或现象对于理解生命科学的本质有很大的帮助。试想在你面前有两块森林A和B，森林A的树木经常经受干旱的侵袭，而森林B则一直生长在水分状况良好的环境；当下一次干旱来袭时，森林A与其林冠下的植被则可能更好地应对干旱，大概是因为它们有干旱记忆。在此情形，我们可以想象森林A中的植物可



森林对干旱的响应是可以继承的 供图 / 沈海滨

能发生了何其之多的甲基化和去甲基化啊！在观察到具体的自然现象，如果我们具备了多学科的知识，就能像洪堡和达尔文那样，“兼具望远镜式和显微镜模式的思维，即纵观全局又洞悉纤微”，而做到这点当然也绝非易事。

一个有趣的论述是作者对“机理研究”的调侃。确实，在早期的植物生物学研究中，施用植物激素后测量一下所观察的形态、生理和生化指标（如测量细胞的长度、呼吸强度和酶的活性等）就被认为是“机理研究”了。这里有历史原因，而我觉得最主要的可能是尺度问题。所谓的“机理”，一般即为对自然现象背后原理的合理描述。机理研究具有明显的“自上而下”的特点，例如对地理和地质学的研究而言，生态学的工作可以成为它们的机理，而植物生理生态学中的变量解析可以成为生态学研究的机理，但对于我们所观察到的植物发育现象的理解则需要分子、生化、细胞层面的测量和研究才能被认为是机理。

当然，这本书在现在看来也有需要提高的地方，如在论述环境因子对植物形态建成

基因编辑已经成为植物学领域强大的技术手段 绘图 / 赵春秀



（morphogenesis）的影响时，仅有光影响的描述，对温度形态建成（thermomorphogenesis）的论述偏少。植物学家和生态学家业已观察到大量的温度对形态建成的影响，如辐射增加和温度的升高可能会加厚叶片。对现如今较为热门的基因编辑技术（gene editing）和基因编辑系统（如CRISPR-Cas9）也只字未提，基因编辑已经成为研究植物发育生物学问题的强大技术手段，如冷泉港实验室的扎卡里·利普曼（Zachary Lippman）等使用该技术在花的发育方面做出了非常有趣的结果。他们使用基因编辑技术使*SP5G*基因——一种编码抗成花素（anti-florigen）的基因发生稍许突变，就能使番茄对日照长度不再敏感，提前2周开花结果。当然，这点与该技术是2016年左右才被应用于植物发育的研究中有关。

不管研究的对象和研究手段如何变化，对于一个从事生态学研究的人而言，《植物发育生物学》这本书确实提供了非常精细的过程和机理性的解释，加深了我们对生态学背后原理和大自然运行规律的认识。随着人们在植物发育生物学领域取得的进展或经验的积累，想必这门古老的学科会继续帮助生态学家理解基本的生态学概念。

（责编 桑新华）