

植物生理時鐘與光合作用的百年好合

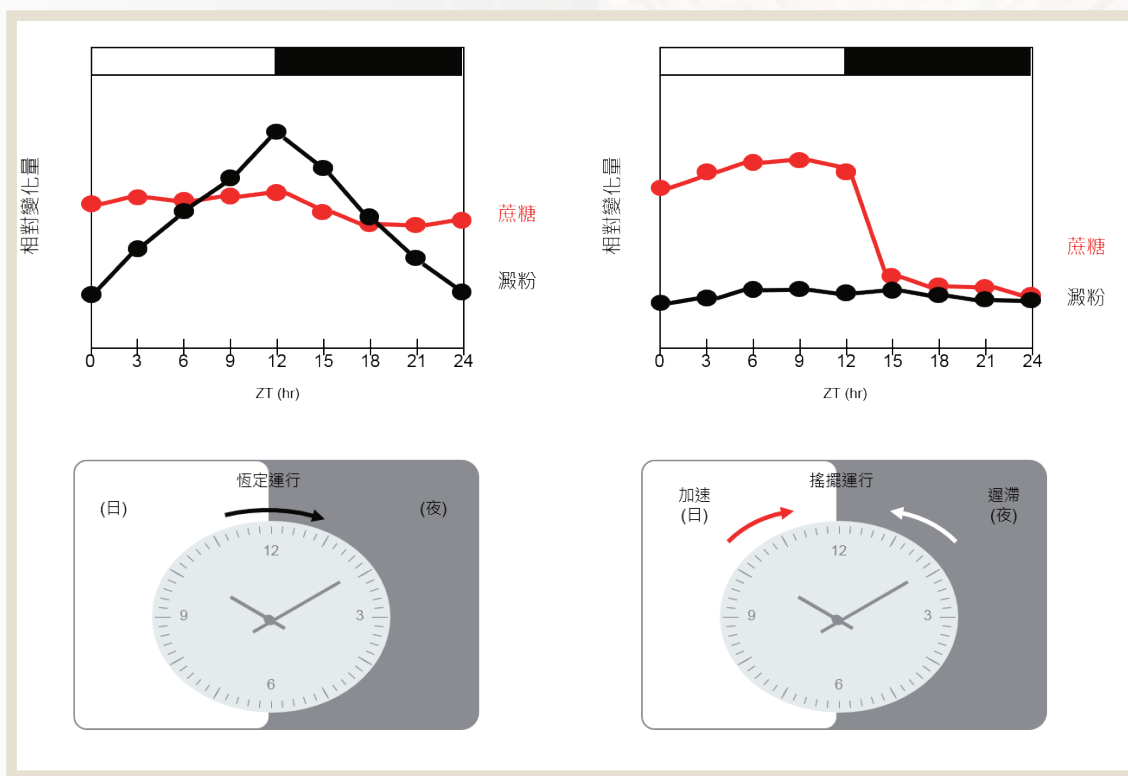
文・圖／蔡皇龍

生理時鐘（circadian clock或biological clock）隨地球自轉的日夜週期，在生物體內調控生理途徑，並使其呈現約24小時的晝夜節律（circadian rhythms）。生物有各種機制來感受環境變化並以其為時間指標（time giver），光週期就是最好的時間指標之一。以植物而言，在種子萌芽後，子葉出土受光照，便開始活化生理時鐘運行。生理時鐘實際為一群表現環環相扣的基因網絡，網絡中各基因的節律隨光週期調整，將生理途徑設定在最適合的時間進行，使無法即時運動的植物能對環境的週期變化預作準備，例如在每日破曉前提早將葉面轉向東方等待日出，提高光合作用效率。

光合作用的起源

植物能量來自於光合作用的產物碳水化合物，因此以光作為日夜週期的訊息因子，顯得理所當然。然而光合作用並非植物的特權，光合作用甚至不是源自植物，而是在植物中被應用到極致。

約34億年前，一個細胞偶然發展出光合作用的初級版，此機制利用光能在細胞中還原極致氧化的碳——二氧化碳（CO₂），將其轉化成碳水化合物做能量儲藏。吸收光的是細胞膜上的色素蛋白複合體，色素吸收光能後，電子被激發脫離，在蛋白質內以電子傳遞方式釋放能量後回到原本的色素，並再次被激發。其所釋放的能量會將質子送到細胞外，建立跨越細胞膜的質子梯度，質子再透過跨膜通道ATP合成酶回到細胞內，但過程中所產生的能量ATP不足以還原CO₂，還需要環境中的還原劑硫化氫（H₂S）。



植物細胞中光合作用與生理時鐘的交互作用

植物細胞藉由環境的光訊息同步內在生理時鐘，時鐘運行的訊號調控細胞核內光合作用基因的節律，節律訊號亦會經由sigma factors (SIGs) 傳遞至葉綠體中調控基因的轉錄節律。同時白天光能驅動光合作用，供給植物能量並進行澱粉合成，夜間光合作用停止後，澱粉降解持續供給能量。蔗糖是體內傳遞能量的介質，其含量在日夜週期規律變化，同時也扮演時間指標，提供生理時鐘運行所需能量，活化時鐘基因的表現。

幾億年後，地球出現進行升級版光合作用的原核細胞。同樣利用光驅動電子傳遞鏈，建立質子梯度推動ATP合成酶產生ATP；不同的是，電子傳遞鏈並未將電子還給最初的色素，而是給了膜上第二個色素蛋白複合體，而且同時產生ATP和NADPH（核苷酸類輔酶，參與多種合成代謝反應），不再需要依賴外界還原劑，降低了細胞生存限制。但因電子未回到色素中，光合作用需有另外的電子來源才不會被中斷，因此出現了一個改變全世界的功能——水裂解。光激發第一個色素時，從水裂解取出電子作為替補，得以讓光合作用活躍進行，其所產生的質子更可加速建立質子梯度，唯一的缺點是產生副產物——氧氣。未經處理的氧氣直接排放，造成了嚴

重污染，經過二十幾億年的累積，地球大氣從無氧變成了有氧，嚴重殘害厭氧生物，少數躲過一劫的從此隱身於無氧的極端環境。

光合作用的升級

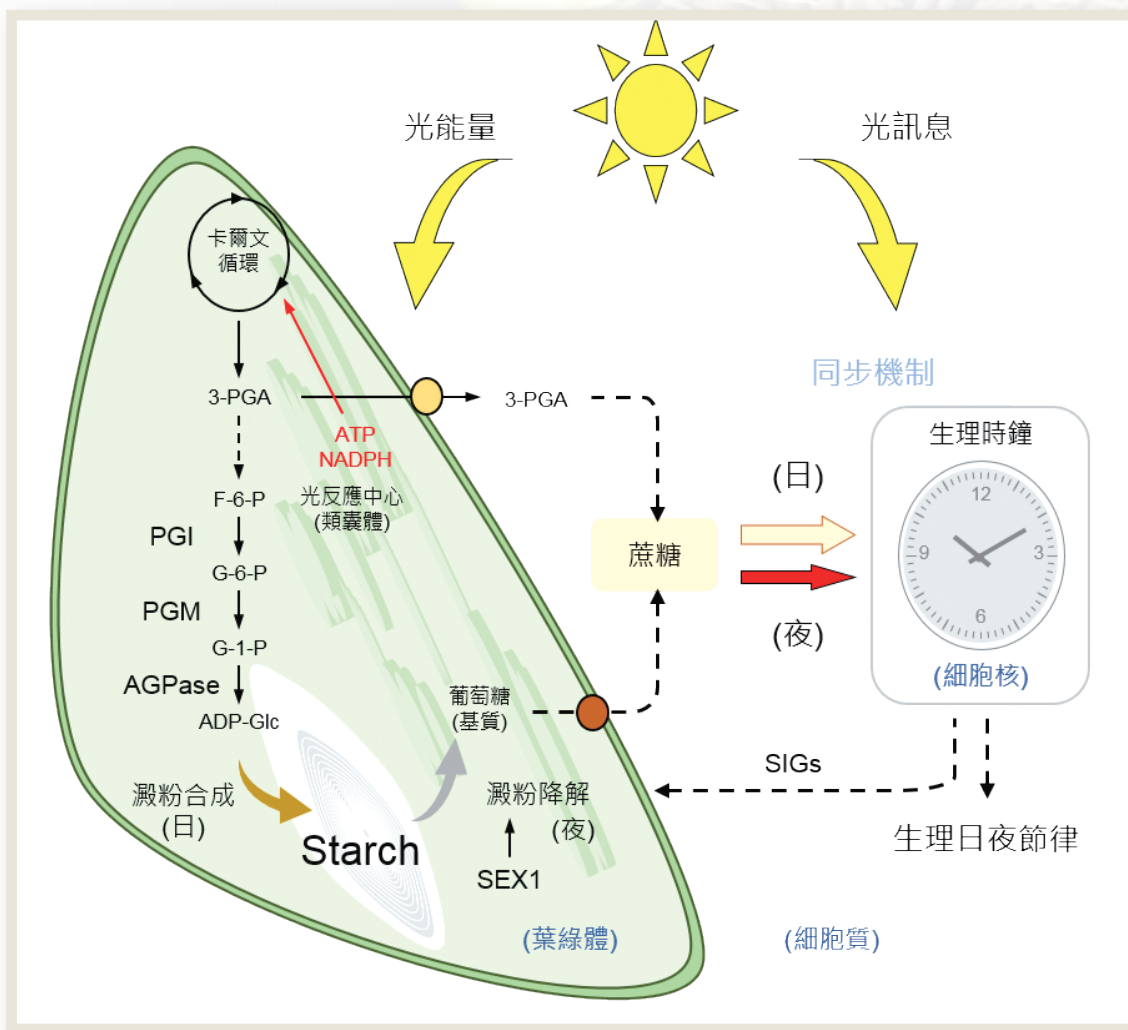
再過了幾億年，原核細胞被另一個細胞給吞噬。這只是細胞之間常見的弱肉強食，然而這次原核細胞並沒有被當成食物一樣的消化掉，而是在吞噬者中存活下來，更與吞噬者發展出共生共滅的關係，經幾億年的演化後成了葉綠體。在葉綠體中的光合作用機制幾乎是當初原核細胞的完整移植，例如葉綠體內類囊膜上的光系統一（Photosystem I）與光系統二（Photosystem II），分別就像當初第一與第二個被光激發轉移電子的蛋白質複合體，而且葉綠體還帶有自己的基因藍圖，可自行產生需要的蛋白質。換言之，被吞噬的原核細胞改以葉綠體的形態存在於植物細胞中。為何原核細胞會有如此大量基因融合於吞噬細胞的基因組仍未知，有待更多演化證據被發現，也許，當初原核細胞被吞噬後，經過一定程度的消化，核酸外露導致兩者有部分基因融合。

生理時鐘對光合作用的調控

細胞核可能為了掌控光合作用的晝夜節律而掠奪部分葉綠體基因，但並非所有光合作用基因都存在於細胞核中，例如Photosystem II反應中心的D2蛋白便是由葉綠體基因*PsbD*編碼，不受細胞核的轉錄因子調控。葉綠體中的基因轉錄為原核系統，負責轉錄的RNA聚合酶需要結合sigma factor（SIG）來起始轉錄，而細胞核掠奪了sigma factor基因*SIG5*，在細胞核中調控*SIG5*表現節律，並透過*SIG5*調節*PsbD*基因，另外，細胞核還掠奪了其他sigma factor來調控葉綠體其他光合作用基因節律，利用葉綠體的轉錄樞紐調節其晝夜節律。

生理時鐘調節光合作用節律來提供其日夜運作的能量，而光反應產生的ATP與NADPH會以卡爾文循環（Calvin cycle）轉換成碳水化合物保存，循環分三階段，羧化、還原和將前兩階段的代謝產物再生成。經此過程製造出的G3P（3-磷酸甘油醛的三碳醣）能在葉綠體中轉換成澱粉儲存，或在細胞質中轉換成蔗糖，作為傳遞能量的介質，進一步轉運至能量需求較高的組織中。入夜後光合作用停止，葉綠體的澱粉降解釋放葡萄糖產生能量，或是轉換成蔗糖送至其他細胞。

植物葉片的澱粉合成與降解速率必須精確調控，日間所累積的澱粉於入夜後使



澱粉能恆定日夜能量的平衡

植物細胞白天藉由澱粉合成途徑，儲存光合作用產物蔗糖，在夜間藉由降解澱粉接續供給，得以維持穩定的蔗糖含量（左圖示）。當澱粉合成途徑產生缺陷無法合成澱粉，白天光合作用產生過量蔗糖，而夜間又不足（右圖示），蔗糖日夜失衡將使生理時鐘運行失調，造成植物生長遲滯。

用，而在黎明時用盡，若提早於夜間用完，能量供給停止，植物會陷入缺糖危機，引發飢餓反應。因此參與葉片澱粉合成與降解的基因，與光合作用基因一樣，都是由生理時鐘調控晝夜節律，不同的是，已知的澱粉相關基因全在細胞核基因組中。

為何細胞核當初留下部分光合作用基因給葉綠體，但卻將代謝澱粉的相關基因一個不留全部掠奪？其實細胞核沒有想像中的貪心，澱粉代謝基因的祖先，在植物細胞出現之前便存在於動植物共同的祖先之中，起源甚至早於光合作用出現的時間。維持體內碳水化合物含量恆定並非是植物才有的功能，動物會以類似植物澱粉



葉子行光合作用，是植物的能量工廠。
(攝影／李順仁)

的肝糖來維持體內葡萄糖的恆定，動物細胞更透過類似的生化途徑平衡糖的供需。

然而當澱粉合成和降解有缺陷，導致白天無法儲存澱粉，或預存澱粉無法在夜間降解，失衡的蔗糖節律會造成生理時鐘失調，白天時鐘運行會過快，夜間時鐘運行過慢，進而引起併發症如生長遲滯、葉片黃化、延遲開花等。碳水化合物恆定與否，關乎細胞能量供給是否穩定，為細胞生存最重要的課題，不論動物、植物皆各自發展了一套複雜的機制來維持碳水化合物的晝夜節律。

結語

地球上的生物能藉由外界日夜週期感知時間，我們無法得知在地球第一個生化途徑糖解作用出現時，是否有所謂的晝夜節律；但確定的是光合作用出現時，生命能量供給在晝夜之間開始有明顯變化，不再仰賴外界能量供給。數十億年後出現的植物細胞中，我們見到生理時鐘與光合作用之間的交互作用，讓生命在晝夜週期下有最好的能量策略。我們不知道當初吞噬光合細菌的吞噬者是有目的，或只是湊巧誤食一個高能細胞，但顯然兩者經過幾億年存異求同後找到了最佳的生存之道，成為了植物細胞。 (本期專題策畫／生命科學系鄭貽生教授)



蔡皇龍 小檔案

臺大分子與細胞生物學研究所助理教授

中國文化大學園藝系學士

臺大植物學研究所碩士

國防醫學院生命科學研究所博士

中央研究院分子生物學研究所博士後

中央研究院植物暨微生物學研究所博士後

研究專長：澱粉生合成代謝，晝夜節律，生理時鐘