

植物也會調時差？

文·圖/李金美

你是否有長途旅行到另一個時區，白天昏昏欲睡，但晚上卻了無睡意的經驗？為什麼會有時差的現象？為什麼一段時間過後就可以調回來？這一切都是生物時鐘（circadian clock）的奧秘。

地球上的生物隨著地球自轉，感受到日照、溫度等約24小時的規律晝夜變化，進而演化成24小時的內生性生物時鐘。這樣的節律有助於調控生理途徑、有效率地利用環境資源、適應環境變化。當我們旅行到另一個時區時，晝夜改變，但睡眠節律仍按原來的生物時鐘進行，所以會有時差。外在環境如日照和內在的能量代謝可以幫助我們快速地調整生物時鐘，所以要曬曬太陽、建立新的飲食規律來適應新環境。

植物和人一樣也有生物時鐘，也會有時差和調時差。同理，生物時鐘會影響植物的生長和對環境的反應，所以我們可以藉此來改變植物生理以促進農作物產值。

源自植物的「睡眠節律」

生物時鐘最早的文史記錄，是在西元前4世紀，亞歷山大帝時代的安德羅斯提尼將軍（Androstenes of Thasos）率艦隊航行在波斯灣的島嶼（現今的Bahrain）時，發現羅望子樹（tamarind tree，註1）的葉子每天早上打開、晚上閉合，和人類有一樣的睡眠節律（圖1，註2）。18世紀法國天文學家Jean Jacques d'Ortous de Mairan觀察到含羞草葉片晝

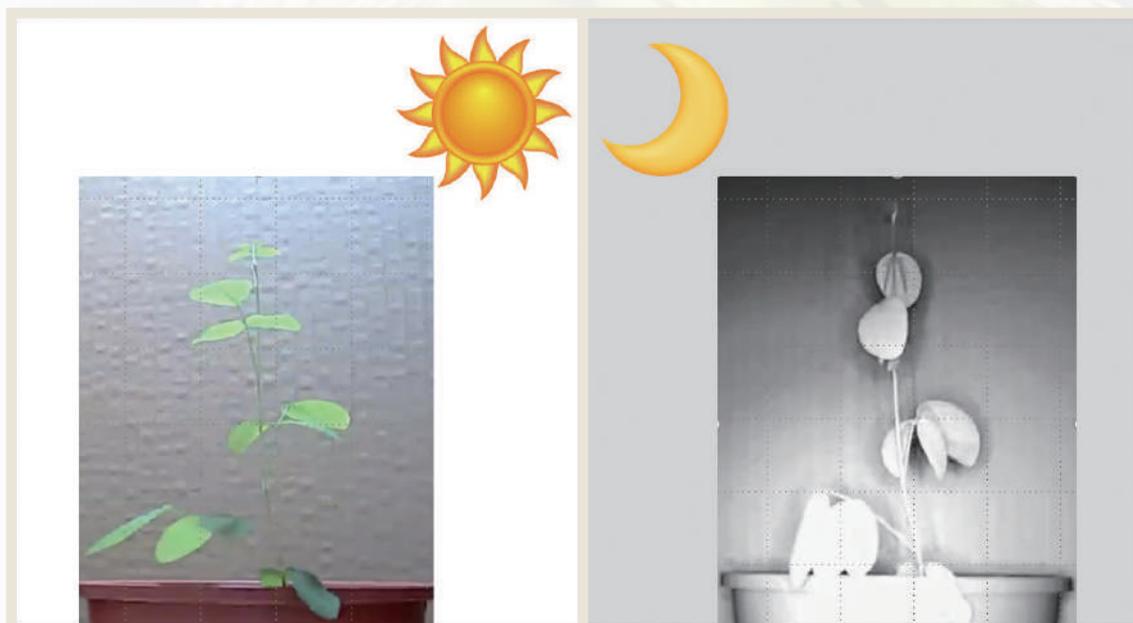


圖1：植物葉片開合睡眠運動。



圖2：含羞草的葉片開合，啟發了人類對生理時鐘的研究。（攝影／吳松）

大部分的植物根生於地，沒有旅行的機會，不過在高緯度地區，冬夏日照長度不同，植物也會依日照長短微調生物時鐘。

植物沒有眼睛，是如何感受日照的長短？植物有幾種不同的感光體（photoreceptors），像是光敏素（phytochrome）可以感應紅光和遠紅光，而隱花色素（cryptochrome）、向光素（phototropin）等則是感應藍光。目前研究證據顯示，與黃素發色基（flavin chromophore）結合的藍光感應蛋白ZTL（ZEITLUPE）在黑夜時，可直接與多個調節生物時鐘的重要因子（如TOC1、PRR5、CHE等）結合而將其分解；到了白天，flavin被藍光激發後構造改變，與另一個調節蛋白GIGANTEA緊密結合，形成穩定蛋白複合物，即無法分解生物時鐘的調節因子。所以當植物缺乏ZTL時，生物時鐘調節因子無法被分解，造成其一天的節律從24小時延長到26至28小時，這也是這個蛋白ZEITLUPE被取名為德文「慢動作」的原因。

植物生物時鐘只是調控葉片的開合嗎？

葉片開合的節律是最早被發現與生物時鐘有關的生理現象。在白天，葉片張開增加葉片表面積以達到較高的光合作用，晚上閉合以減少水分從氣孔蒸發。然而這只是生物時鐘調控的其中一項反應。生物時鐘調控的生理途徑概括了基礎生物合成

夜開合，將其移至黑暗中睡眠節律仍可持續一段時間，確立了生物時鐘可以被日照馴化（entrainment），並能自主性地維持的特性。1832年瑞士植物學家de Candolle進一步發現葉片的運動周期約為22至23小時，因而用拉丁文“circa”（大約）及“dies”（一天）來描述生物時鐘（circadian）。

植物也具有調時差的能力

植物有生物時鐘，當然也會有時差。像是一些經濟植物，如鬱金香、蘭花等被運送到不同時區時，會有明顯的時差反應，但只要接受一兩天的晝夜日照馴化，就能快速調整。大

及代謝、生長發育、對外界環境物理性及生物性的反應，與植物的生存息息相關。生物時鐘調控了植物大部分的主要代謝途徑，所以依照環境和植物的代謝活動，調控生理途徑在一天的不同時段特別活躍。像是白天主要是光合作用，產生澱粉作為能量儲存，晚上則將澱粉分解，提供植物養分。另外在白天時產生比較多的類黃酮（flavonoids），作為植物的對抗紫外線的防曬保護等。

植物怎麼決定代謝途徑或是生理途徑活躍的時間？這是一個與環境共同演化的結果。郊狼煙草（*Nicotiana attenuata*）在晚上開花、分泌苜基丙酮（benzyl acetone），是為了吸引在晚上活躍為其授粉的烟草天蛾（*Manduca sexta*），這個生物時鐘的現象影響了郊狼煙草子代的繁衍與物種的生存。另一個例子是植物防禦卵菌（Oomycetes）的機制，在清晨，植物大量表達抵抗卵菌的基因，這是因為卵菌在晚上產生孢子，在清晨時散播孢子，因此生物時鐘幫助植物計算時間，在病菌最活躍時，預先開啟了防禦機制。

除了計量著時間，植物也用生物時鐘去計算每一天日照的長短或稱為「光週期」，進而分辨季節。植物從發芽、幼苗成長、開花、結果、凋零和休眠，都受

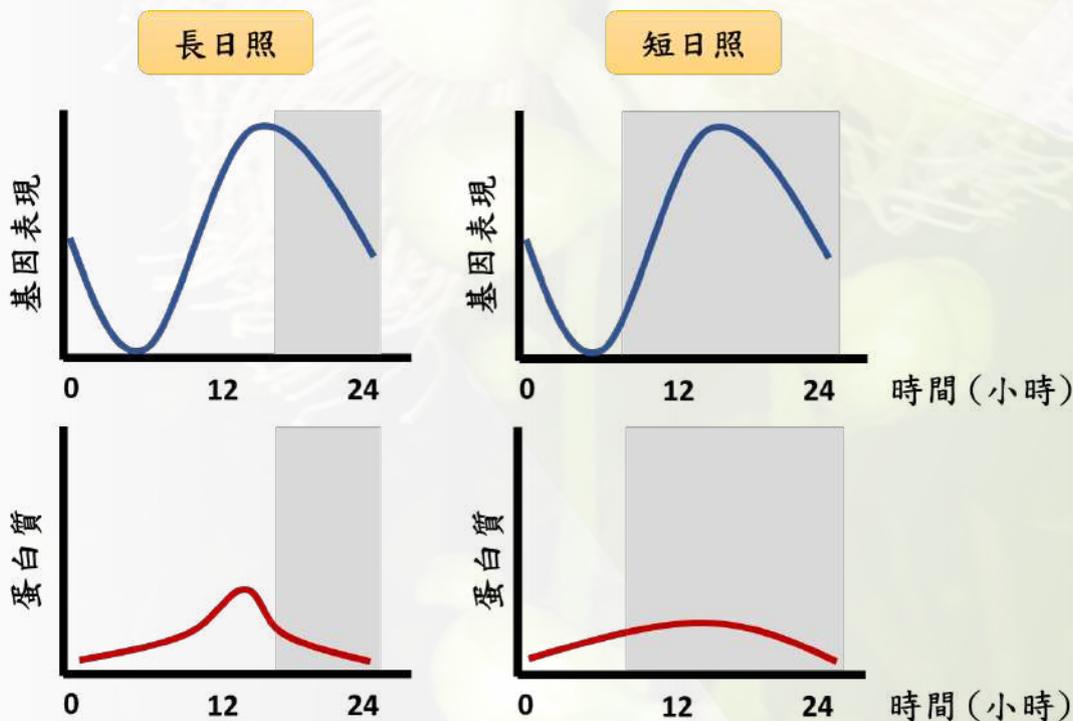


圖3：光週期與生物時鐘調控開花素CONSTANT的機制。

到季節的影響，所以生物時鐘在其一生扮演著重要的角色。雖然目前很多調控機制仍不明朗，光週期調控植物開花的機制提供了一個理論基礎。有些植物是在長日照（日照長於12小時）開花，而有些在短日照開花。以長日照為例（圖3），建立於生物時鐘24小時的韻律，開花素基因（*CONSTANT*，*CO*）隨著生物時鐘每天規律表現，其基因表現在傍晚達到高峰，在長日照時開花素CO蛋白質比較穩定，可以累積並啟動開花途徑。反之，在短日照下，CO蛋白質易被分解，植物無法開花。除了生長的調控，光週期也協助植物適應環境變化。藉由生物時鐘感受到冬季日照縮短的趨勢，生長在寒冷地區的植物會因此開啟抗寒或休眠的機制，藉此在寒冬中生存。

植物生物時鐘在農業上的應用

這些植物生物時鐘的現象，有些在分子機制了解前就已經廣為應用在農業上。像是以光週期調控花卉經濟作物的開花，或是在特定時間採收花卉，以萃取植物代謝產物做為香水原料。在食用農作物上，調控光週期可以增加馬鈴薯或是柑橘的產量。另外在除草劑的施用，在清晨時可以達到最好的效果。還有許多未知的生物時鐘奧秘，等著我們去挖掘並應用。📖（本期專題策畫／生命科學系鄭貽生教授）

註：

註1：羅望子樹，學名 *Tamarindus indica*，熱帶豆科樹種植物，其種子可食用亦可藥用，而羅望樹葉是印度料理中常用的香料之一。

註2：生物時鐘調控的植物葉片開合現象在豆科植物較明顯。此外，年輕的葉子的開合運動比較活躍。經由測量葉片開合的角度及時間，可以測量生物時鐘，至今仍是常用的測量方法之一。由於影像攝影技術的進步，現在可以獲得解析度較高的資料，做較精準的分析。1995年Andrew Millar和Steve Kay運用分子技術將螢光蛋白導入植物中，結合電荷耦合元件相機（CCD camera），發展出便利且更為精準的植物活體螢光監測系統，讓植物生物時鐘研究開始蓬勃發展。

延伸閱讀參考書目：

- [1] Greenham, K, McClung CR. (2015) Integrating circadian dynamics with physiological processes in plants. *Nature Reviews Genetics*. 16: 598–610.
- [2] Lee CM, Fekete A, Li MW, Adamchek C, Webb K, Pruneda-Paz J, Bennett EJ, Kay SA, Gendron JM. (2018) Decoys untangle complicated redundancy and reveal targets of circadian clock F-box proteins. *Plant Physiology*. 177 (3) : 1170-1186.
- [3] Lee CM, Li MW, Fekete AM, Liu W, Saffer AM, Gendron JM. (2019) GIGANTEA recruits the UBP12 and UBP13 deubiquitylases to regulate accumulation of the ZTL photoreceptor complex. *Nature Communications*. 10 (1) : 1-10.
- [4] Lee CM, Thomashow MF. (2012) Photoperiodic regulation of the C-repeat binding factor (CBF) cold acclimation pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109 (37) :15054-15059.
- [5] Belbin FE, Hall GJ, Jackson AB, Schanschieff FE, Archibald G, Formstone C, Dodd AN. (2019) Plant circadian rhythms regulate the effectiveness of a glyphosate-based herbicide. *Nature Communications*. 10: 3704.



李金美 小檔案

現任臺大植物科學研究所助理教授、國際學院全球農業科技與基因體科學碩士學程兼任教師。自臺灣大學動物系（現今之生命科學系）、生化科學研究所畢業後，至美國密西根州立大學攻讀博士班，從此轉換跑道，踏入植物學研究。博士研究主題為植物抗寒、抗凍的機制，進而發現植物感受季節日照長度啟動抗寒分子途徑。因為對植物受到光和溫度控制的研究有興趣，在美國耶魯大學博士後時期，以植物的生物時鐘為研究主題，目前研究專注於了解植物感知環境及內在的變化、調節植物生物時鐘的機制，以及探究生物時鐘調控植物生長發育及逆境反應的機理與農業應用。