

無聲地移動 巨大的影響

文·圖/王雅筠

生物細胞膜上，有著許多種不同的“門”在控制著物質的進出。這些“門”的運作與功能，與植物的生長發育有著很大的關係。

當你走在舟山路上，看著兩旁的白千層與臺灣欒樹時，是否曾經想過：這些樹木是怎麼長的？這些樹木的內部，到底在進行著甚麼事情，來維持自身的生長、發育、繁衍？這些問題的答案，植物科學家們都還在尋找，還在試著了解整個運作與調控的機制（圖1）。

植物一個很大的特點是不能移動，種子在哪裡萌發，除了外力介入之外，大概終其一生就在一個固定環境，植物能做的，就是適應環境，盡量利用現有的資源來延續生命並繁衍後代。因此，外界環境因子對於植物的生長發育，有著重大的影響，而植物也必須要有很多配套措施來適應外界環境的變化，這些變化包含光線有無與強弱、水分、溫度、與病害等等，而光線是一個很重要且影響巨大的因子。

早在西元1881年，達爾文父子（Charles and Francis Darwin）即用了蘆葦金絲雀草（reed canary grass）的胚芽鞘（coleoptile）做實驗，發現胚芽鞘會朝著有光線的方向生長，這種現象稱為向光性（phototropism）。之後，達爾文父子也證實，胚芽鞘的頂端會接受光線的刺激產生某種物質，這種物質會往下移動而造成胚芽鞘朝光的方向生長。這些實驗引起了許多當時科學家對於向光性的興趣，經由其他科學家的努力終於在1920年代證實這個物質為第一個被發現的植物賀爾蒙（phytohormones），叫做生長素（auxin），而向光性的產生是由於生長素會累積在未照光的細胞，使得那些細胞生長較快，所以胚芽鞘便會朝光生長。如果生長素不均勻的分布受到阻礙，胚芽鞘就無法感知光線的方向來改變生長方向。



圖1：臺大研究生宿舍前的楓香。

看似簡單的調控過程，卻花了科學家們40年左右的時間解答！

然而，真正造成生長素不均勻分布的原因，則是到了2011年^[1]，科學家才了解，原來是運輸生長素的轉運蛋白（transport proteins），PIN3，受到光線刺激後，改變了在細胞膜上分布的位置：原本均勻分布的狀態，改變為集中到未照光（陰暗）的那一側的細胞膜，使得生長素得以累積在陰暗面（圖2）。不過，光線（特別是紫外光與藍光的波長）是如何改變PIN3的分布，詳細的調控機制還在研究當中。

回想從19世紀末達爾文父子發現植物向光性的反應，到現在21世紀初我們對於向光性的調控細節仍在摸索中可知，我們對於植物的瞭解還是非常有限，基於

植物為基礎生產者，是所有生物食物的來源，以及氣候變遷與人口增加，我們更需要了解植物的運作方式。而研究參與物質交換、運輸與累積的膜轉運蛋白之功能與分布，對於我們了解植物的生長發育以及植物如何對外界刺激做出正確的反應是相當重要的。

除了對光的反應需要膜蛋白來協助生長素的分布之外，植物根部對於營養素的吸收以及將營養素分送到不同組織與器官，也要靠著特定的轉運蛋白或通道蛋白（channels）來達成。請記得兩件事：第一，植物是多細胞生物，一般植物個體分為地下部-根（roots）與地上部-莖與葉（stems and leaves or shoots），水分與營養素由根部吸收，而葉子進行光合作用（photosynthesis），產生醣類（carbohydrates），這兩邊並非井水不犯河水，而是需要很緊密地合作與溝通，植物才能長得好；第二，植物沒有血管組成循環系統，體內物質的移動與分配靠著就是維管束（vascular tissues）^[2]。除了水（H₂O）之外，其他根部所負責吸收的營養素，皆無法自由進入細胞，必須要藉由膜上的蛋白協助將營養素吸收到細胞內或運送到維管束內以分送到其他地方。

由根的細胞排列來看，維管束是在根的最內層，外界的營養素必須穿過多層細胞才能到達維管束（圖3）。就硝酸鹽（NO₃⁻）這個氮源營養素而言，光在根部的吸收與運送，

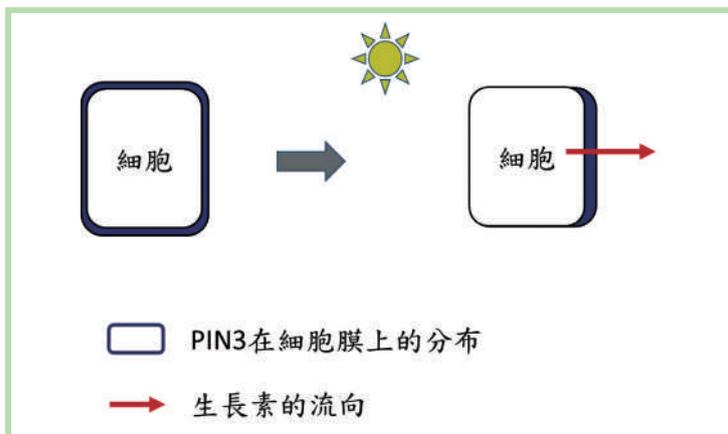


圖2：簡化的圖示PIN3蛋白分布受到光線影響，進而使得生長素累積在陰暗側。

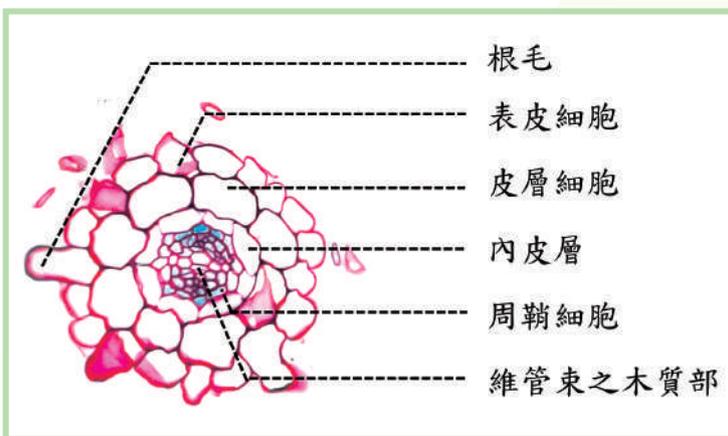


圖3：阿拉伯芥根部細胞的排列。

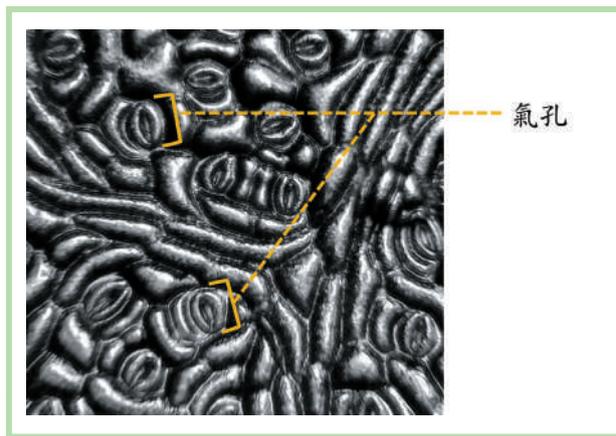


圖4：樟樹葉子的氣孔。（圖片來源／王譽朝）

就需要多個不同的膜轉運蛋白來完成。根部的最外一層表皮細胞（epidermis）有一些負責從外界吸收硝酸鹽的蛋白；而在維管束附近，則有另外一群硝酸鹽轉運蛋白負責將吸進來的硝酸鹽做重新分配，要送到地上部還是要留在根部使用。

大家可能會問：為什麼需要這麼多不同的轉運蛋白？為什麼不用同一個蛋白做完所有的事呢？目前科學家也沒有完整的答案。科學的知識是一直更新與累積的，科

學家們的研究好比“瞎子摸象”，我們知道的都只是自然現象中的一小部分。就目前的研究發現，這些轉運蛋白的功能，不是我們想像的那麼簡單，例如：已經知道某些硝酸鹽轉運蛋白也會運送其他物質，或者受到不同環境刺激而改變在植物體的表現，這種多功能的特性與多層次的調控，就增加了植物應對環境刺激的能力與彈性，增加其生存機會。

四億三千萬年前，植物開始脫離水域在陸地上生活，面臨到營養吸收與保持水分的問題，因此植物在型態、構造與功能上開始改變以適應陸地生活，葉子上氣孔（stomata）的開閉就是一個平衡水分散失與二氧化碳吸收的重要調節，而這個調節，也和膜上的蛋白有很大的關係（圖4）。一般認為，氣孔之所以能開閉在於組成氣孔的保衛細胞（guard cells）之細胞壁有不均勻加厚的現象，因此當細胞脹大與縮小時，保衛細胞中的空隙（及氣孔）就會跟著變大（開）與變小（閉）。

然而，為什麼保衛細胞的大小會改變呢？又是如何改變的？由於氣孔控制著水分與碳源（二氧化碳）兩個植物生長重要因子的平衡，所以氣孔的開閉受到多種因素的影響，例如光線、水分、二氧化碳濃度、以及保衛細胞內的呼吸作用（respiration）。不過這些因子最後影響的結果就是改變保衛細胞的水勢能（water potential）。水勢能可以看成是“給水的的能力”，水勢能越高，表示越容易給別人水，相反的水勢能越低，表示越容易吸水。而細胞的水勢能與細胞內溶質的濃度與承受的壓力有關，若壓力固定，溶質濃度越高則水勢能越低。

而水勢能與保衛細胞大小，又有甚麼關係呢？植物細胞體積的改變，主要來自於水分的進出，細胞累積水（水分吸收），體積就會變大。而水的進出就與水勢能有關係。因此當需要氣孔打開時，外界的刺激會活化保衛細胞膜上的通道蛋白，使離子快速進入細胞，增加細胞內溶質的濃度，進而降低了水勢能。當保衛細胞的水勢能較周圍細胞低的時候，水分就會流入保衛細胞將其脹大，最後導致氣孔打開。反之，當氣孔需要關閉的時候，通道

蛋白會讓離子流出，保衛細胞的水勢能升高導致水分流出，細胞就縮小。在這個調節的過程中，通道蛋白的功用當然是不可少，但是也需要配合保衛細胞特殊的型態構造（細胞壁不均勻加厚），才能完成這項精細的調控。

每一個植物細胞的膜上，都不是平坦的，也不是完全一樣的，上面不同的膜轉運蛋白影響著細胞的功能，進而改變整棵植物的生長發育以及對於外界的反應。下次經過一棵大樹時，請停下腳步想像一下，此時此刻，這個身旁的巨大生物體內，正在進行著旺盛的物質運輸與交換，也許比臺北的街頭更繁忙呢！（本期專題策畫／生命科學系鄭貽生教授 & 地理環境資源學系林俊全教授）

註

- [1] 參考資料-Ding Z, Galvan-Ampudia CS, Demarsy E, et al. 2011. Light-mediated polarization of the PIN3 auxin transporter for the phototropic response in Arabidopsis. *Nature Cell Biology* 13, 447–452.
- [2] 這邊針對維管束植物而言。



王雅筠小檔案

學經歷：現任教於臺灣大學生命科學系 / 植物科學研究所

臺灣大學植物學系（現為生命科學系）學士

臺灣大學植物學研究所（現為植物科學研究所）碩士

陽明大學基因體科學研究所（原遺傳所）博士

希望幫助學生看到自己的長處、建立自信並發揮所長

衷心期待這片土地的人民可以珍惜這片土地上所有的人事物

已發表論文：

- [1] Ya-Yun Wang, Yu-Hsuan Cheng, Kuo-En Chen, and Yi-Fang Tsay. 2018. Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.* 69 : 85–122
- [2] Yuge Li, Jie Ouyang, Ya-Yun Wang, Rui Hu, Kuaifei Xia, Jun Duan, Yaqin Wang, Yi Fang Tsay & Mingyong Zhang. 2015. Disruption of the rice nitrate transporter OsNPF2.2 hinders root-to-shoot nitrate transport and vascular development. *Scientific Reports*, 5 : 9635.
- [3] Ya-Yun Wang, Po-Kai Hsu, Yi-Fang Tsay. 2012. Uptake, allocation and signaling of nitrate. *Trends in Plant Science*, 17 : 458-467.
- [4] Ya-Yun Wang, Yi-Fang Tsay. 2011. Arabidopsis nitrate transporter NRT1.9 is important in phloem nitrate transport. *The Plant Cell*, 23 : 1945-1957.