

# 荷爾蒙調控作物株高之機制

孫永偉<sup>1</sup>、張武男<sup>2</sup>、曾夢蛟<sup>3</sup>、陳駿季<sup>4</sup>

在正常的生態條件下，植物株高變化是一種不可逆的變化，稱之為生長，包括體積及重量增加的變化。植物生長是分生組織不斷進行細胞分裂及伸長擴大所致，主要特色包括細胞增殖、分裂及擴大、乾物質及體積的增加等。莖伸長即為一明顯可見之生長變化。本文將介紹作物內生荷爾蒙如何調控作物莖長變化。

控制植物細胞分裂及伸長之荷爾蒙種類，主要有激勃素(gibberellin；GA)、乙烯(ethylene)及生長素(auxin)等。Cytokinin可刺激細胞分裂。Gibberellin主要促進細胞伸長及分裂增加與細胞壁延展性增加、microfibrillar方向性改變及水分潛勢降低等。施用GAs可造成植株外觀細長，為控制植株莖長最直接且有效之荷爾蒙。乙烯主要引起細胞等徑擴大(isodiametric expansion)，對於陸生植物具有抑制下胚軸及根細胞伸長及分裂效果，對於水生植物則為促進下胚軸及根細胞伸長及分裂效果。Auxin生理作用主

要是促進或抑制根或莖部細胞伸長，其機制為改變細胞膜上ATPase活性，進而將原生質液中H<sup>+</sup>送入細胞壁，使其變酸性及軟化，以增加細胞壁延展性及促進細胞生長。以下將針對上述植物荷爾蒙稍加詳細說明。

## 一、Gibberellin生理反應

Gibberellin是一群四環類二帖酯羧酸(tetracyclic diterpene carboxylic acids)化合物，影響植物生育包括種子發芽、莖部伸長、抽苔、開花、性別表現、種子發育及根莖作物之塊根或塊莖形成等，對於莖部伸長影響較其他植物荷爾蒙尤其明顯，若植體內GAs合成不足，植株莖無法伸長，但葉片持續生長，將造成植株簇狀化現象(rosette)。長日處理可持續刺激GAs合成，促進頂芽分生組織細胞分裂及伸長，造成植株莖部生長，改善簇狀化現象。

主要控制莖伸長之GAs種類，包括GA<sub>1</sub>、GA<sub>3</sub>、GA<sub>47</sub>、GA<sub>20</sub>等。細胞的分裂及伸長是一種動力學及一連串複雜的生物化學與生物物理學過程。GAs控制細胞分裂及伸長之機制涉及細胞壁延展性(cell wall extensibility)、降低滲透壓潛勢

1. 種苗改良繁殖場生物技術課 助理研究員

2. 國立中興大學園藝系 教授

3. 種苗改良繁殖場 研究員兼副場長

(osmotic potential)以增加水份吸收、 $H^+$ 釋放至細胞壁酸化及軟化細胞壁。研究顯示GAs能夠促進植株大量產生expansin蛋白質，此蛋白質能夠分解細胞壁上纖維素(cellulose)及半纖維素(hemicellulose)之氫鍵，鬆弛細胞壁，進而促進細胞分裂及伸長。切片試驗顯示cellulose microfibrils排列方向與植株生長方向垂直，並且能夠決定植物細胞發育形態，GAs能夠影響microfibrils排列而有利於細胞伸長。

#### (一) GA代謝反應重要酵素

GA生合成代謝可分成三種階段，並由三種不同類型酵素控制代謝反應，第一階段主要酵素類型為terpene cyclases、第二階段主要酵素類型為monooxygenases及第三階段主要酵素類型為dioxygenases。terpene cyclases包括ent-copalyl diphosphate synthase (CPS)及ent-kaurene synthase (KS)，負責將geranylgeranyl diphosphate (GGDP)及ent-copalyl diphosphate (CDP)轉換成ent-kaurene。Monooxygenases負責將ent-kaurene氧化成GA<sub>12</sub>，此酵素位於細胞膜上，需要NADPH、O<sub>2</sub>及細胞色素P450(cytochrome P450，吸收光波長450 nm)參與作用。Dioxygenases主要作用於GA代謝下游反應(GA<sub>12</sub>代謝至具有活性之GA<sub>1</sub>、GA<sub>3</sub>及GA<sub>4</sub>)，包括7-oxidase、13及12 $\alpha$ -hydroxylases、2 $\beta$ -

hydroxylase、20-oxidase及3 $\beta$ -hydroxylase等，其中20-oxidase及3 $\beta$ -hydroxylase為GA代謝反應第三階段最重要酵素之一，此階段代謝反應分為二作用同時進行，13-hydroxylation作用(第13個碳位置羥化作用加OH基)及non 13-hydroxylation作用(第13個碳位置無羥化作用)。13-hydroxylation將GA<sub>12</sub>分別代謝成GA<sub>53</sub>、GA<sub>44</sub>、GA<sub>19</sub>、GA<sub>20</sub>、GA<sub>1</sub>；non 13-hydroxylation將GA<sub>12</sub>分別代謝成GA<sub>15</sub>、GA<sub>24</sub>、GA<sub>9</sub>、GA<sub>4</sub>。20-oxidase經一連串氧化作用將GA<sub>12</sub>及GA<sub>53</sub>第20碳位置氧化成CO<sub>2</sub>後解離，形成19個碳骨架之GAs如GA<sub>9</sub>及GA<sub>20</sub>。3 $\beta$ -hydroxylase為GA代謝反應最後步驟，將19個碳骨架之GAs進行羥化作用成具有生理活性GAs產物，如GA<sub>1</sub>及GA<sub>4</sub>等。

#### (二) Gas生合成反應之調節作用

植物體內具有一種自動調節(homeostasis)機制以維持恆定量之GAs，此自動調節機制為一種回饋抑制作用(feedback inhibition)。已知植株莖部快速伸長期，植體內含有大量GAs；相對地，如果抑制植體內GA生合成反應，將造成內生GAs降低及莖伸長受阻。一些作物GA缺失突變種(GA-deficient mutants)如馬鈴薯gal突變種(13-hydroxylation代謝反應被抑制)其20-oxidase mRNA含量明顯高於正常種(wild type)。回饋抑制作用可在許多矮

生突變種，如小麥rlt3、玉米dwarf8及阿拉伯芥gai等作物突變種發現，該矮生突變種植體內雖含有較少量具有生理活性之GAs，但GA代謝酵素(如20-oxidase或 $3\beta$ -hydroxylase)的mRNA累積卻明顯較正常種植株高；反之，在許多徒長突變種，如豌豆lacry突變種彷彿是處理大量GAs結果，但GA代謝酵素卻明顯較正常種植株低。此外，外加GAs處理能夠促進莖伸長，對於20-oxidase及 $3\beta$ -hydroxylase之mRNA表現具有抑制現象。轉殖大量表現20-oxidase或 $3\beta$ -hydroxylase基因之植株有明顯較矮現象。由進一步研究顯示GA代謝反應過程是回饋抑制作用及 $2\beta$ -hydroxylation(第2個碳位置加OH基)作用同時進行，以達到控制植物生長之目的。 $2\beta$ -hydroxylation作用係利用 $2\beta$ -hydroxylase將具有活性之GA1及GA4轉換成無活性之GA8及GA34，藉以調節過量GAs生成。

## 二、乙烯生理反應

乙烯為植物五大荷爾蒙中唯一以氣體型式存在，其對植物發育之生理影響包括種子發芽、三相反應(triple responses)、葉柄下垂生長(epinasty)、根形成、開花、果實成熟、更年性果實後熟及植株老化等。當植株遭受機械刺激、創傷或逆境(如乾旱、淹水及低溫等)等，均會造成植株大量生成乙烯。

乙烯三相反應為抑制下胚軸及根伸

長、促進下胚軸及根膨大(swelling)、頂芽彎鉤(hook)及向地性(gravitropism)。試驗證明乙烯對於多數陸生植物莖、下胚軸及根長具有明顯抑制效果，施用乙烯抑制劑(Ag<sup>+</sup>及2,5-norbornadiene)可抵消其對莖長抑制效果，以乙烯處理植株24小時後約可抑制頂芽及根部分生組織細胞分裂達90及60%，主要抑制組織細胞部位為形成層細胞分裂及皮層細胞伸長。乙烯對於(半)水生植物莖伸長則為促進效果，如水稻、Rumex屬植物。乙烯誘導下胚軸及根部膨大肇因於細胞橫向擴大，此種膨大反應有利於胚軸穿透土面及種子發芽，此種膨大反應係因乙烯改變microfibril方向性及合成、抑制cellulase活性及增厚細胞壁、降低水分潛勢，進而造成下胚軸及根部膨大效果。

植體內乙烯合成途徑由Adams及Yang(1979)證實為methionine (Met)→S-adenosylmethionine (SAM)→1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)→乙烯，此路徑稱之為Yang cycle(或Methionine cycle)。乙烯代謝反應主要重要酵素ACC synthase (ACS)及ACC oxidase (ACO)。SAM經ACS作用轉換為ACC。此反應步驟快速且不必有氧氣參與。AVG可抑制此酵素活性。ACS分子量為45至50 kda，最適pH值8.5。當SAM轉換為ACC時會抑制ACS活性，因為該酵素N-端會與ACC的pyridoxal phosphate接合而抑制其活

性。ACS濃度低，約只佔全蛋白質含量0.001-0.003%。故一般研究此酵素多在成熟、受傷、auxin誘導情況下進行。ACS為乙烯生合成反應速率決定之關鍵酵素步驟。乙烯代謝反應最後步驟是將ACC轉換為乙烯，由ACO控制，此酵素屬雙受質酵素，即需氧氣與ACC參與。此酵素含量非常低且極不穩定。由番茄ACO控制基因(ACO1、ACO2、ACO3)之mRNA表現得知，葉片、花、果實老化均會明顯增加ACO累積量。乙烯主要生合成抑制劑有，AVG (aminoethoxyvinylglycine)、AOA ( $\alpha$ -aminooxyacetic acid)、AIBA ( $\alpha$ -aminoisobutyric acid)、L-canaline、 $\text{CoCl}_2$ 、 $\text{Ag}^+$ 、polyamines、sodium caprylate、benzylisothiocyanate、salicylic acid、KCN、 $\text{Na}_2\text{S}$ 、 $\text{NaN}_3$ 等。乙烯生合成促進劑有，ACC、Auxin及Cytokinin等。

### 三、Auxin生理反應

Auxin是最早被發現及確定之植物荷爾蒙，IAA (indole-3-acetic acid)被認為是植物體內最重要之auxin。Auxin對植物生育影響包括細胞伸長擴大、細胞分裂、細胞分化、向光性或向地性、頂芽優勢、根形成及生長、開花及果實發育、葉片及果實脫落等。植物體內auxin以二種型式存在，結合性(conjugated)及游離性(free)。游離性auxin直接參與控制生長調節；結合性auxin主要作用為調節游離性

auxin含量，以保護auxin不被peroxidase等酵素分解，可在植體內運移至作用部位。

Auxin促進細胞伸長機制有二種假說，一種是auxins活化ATPase以分解ATP，產生大量能量促使細胞內 $\text{H}^+$ 流向細胞壁，造成細胞壁鬆軟及增加細胞壁延展性，進而促使細胞容易伸長；另一種是細胞內 $\text{H}^+$ 流向細胞壁同時會與細胞外 $\text{K}^+$ 或 $\text{Ca}^{2+}$ 置換(Johri and Mitra, 2001)。Auxin與cytokinin對於細胞分裂具有協同作用，亦即外加cytokinin能夠提升auxins對於植株細胞分裂之促進作用。根莖器官發生(organogenesis)則與auxin/cytokinin比值有關，比值高有利於根形成，反之，有利於莖或不定芽形成(Johri and Mitra, 2001)。最近由一些阿拉伯芥抗auxin突變種(auxin-resistant mutants, axr1)研究顯示，AXR1基因能夠受auxin誘導產生一種刺激細胞分裂之蛋白質，該基因突變後將產生無頂芽優勢及短莖植株。

### 四、結論

有好的種苗品質，為未來作物具有良好生長及產量之基本要求。控制幼苗株高避免徒長，則為育苗成敗之關鍵工作之一。了解各種荷爾蒙調控作物莖長之機制，進而因應不同作物及栽培環境慎選適合之控制作物株高方式，將是踏出成功育苗第一步。