

# 植物營養感知與訊息傳遞 Nutrient sensing and signaling in plant

農委會種苗改良繁殖場 黃玉梅

## 一、前言

生物均有感知產生熱能所需的營養物質是否足夠，以及反應在細胞分生組織的能力，此種細胞辨識和感應營養熱能受質(如:葡萄糖...等)的能力，稱為營養傳感(nutrient sensing)。不同的生物演化出不同營養感知策略，感知其環境中的營養濃度，利用營養物質感應機制反映特定物種的營養需求(Chantranupong et al, 2015)。細胞為了生存與生長必須正確評估自身可用的資源，並將這些資源與細胞生長和代謝結合在一起，這一環節出現錯誤就會引發細胞死亡或細胞功能異常，而制定這些決策的關鍵就是 TOR 路徑，該路徑能夠將細胞營養、代謝和生長、逆境相互串聯起來 (Dobrenel et al. 2016)。

## 二、營養感知調整分生組織與根系

礦物營養元素是完成植物生長和發育所需的必要元素，大部分是由植物的根從土壤中吸收，根系最先感受到土壤中的營養狀況，並將信息藉由木質部向芽發送，芽再進一步發出信息提醒其他植物組織，維持總體發育和養分平衡(Nath and Tuteja, 2015)。植物進化一系列複雜的信號和傳感串連，影響分生組織細胞的分裂與分化，其中糖訊息與植物細胞週期有密切關係，如:與糖敏感的代謝調節酶 SnRK1，影響根端和莖頂分生組織的生長與發育，以維持營養的動態平衡及應對營養可用性或營養逆境(Francis and Halford, 2006)。缺氮時透過 Auxin 受體 F-BOX3 的機制，調節 Auxin 活性，增加根部 Auxin 的積累和對 Auxin 敏感性，抑制主根伸長並刺激側根；缺磷、鉀、鎂、鐵和錳等會誘導根毛生成，研究指出缺磷增加根中 *TR1* 和 *CPC1(ETC1)* 基因的表現，抑制根表皮細胞的伸長，並刺激非毛狀的表皮細胞異位分化誘導根毛生成，促進根毛增生與伸長(Ricardo and Nicolaus, 2014)。

## 三、植物營養吸收、感知與訊息傳遞

植物藉由根的特性轉運蛋白直接吸收土壤中的  $\text{NH}_4^+$  或  $\text{NO}_3^-$ ，其中參與銨鹽  $\text{NH}_4^+$  吸收的高親和力轉運蛋白 AMT 家族(*AMT1.1*、*1.2*、*1.3* 和 *1.5*)；而硝酸鹽  $\text{NO}_3^-$  攝取及儲存的主要轉運蛋白家族包括：*NRT1/PTR* 或 *NPF*(從根到莖)、*NRT2*(高親和力運輸)、*CLC*(進入液泡)、*NAXT*( $\text{NO}_3^-$  流出)等。植物透過即磷酸轉運蛋白(*PHTs*)直接吸收土壤中的磷酸

鹽，基因家族 *PHT1* 是質膜上高親和的轉運體參與吸收土壤中的磷，*PHT2* 家族位於葉綠體，線粒體是 *PHT3* 家族) 和高爾基複合或非光合機制的 *PHT4* 家族。鉀在植物細胞保持離子態，已確定阿拉伯芥  $K^+$  的 3 個通道是 Shaker、TPK 和 Kir-like 家族，3 個轉運蛋白為 KUP/HAK/KT、HKT 和 CPA 家族，*AKT1*(Shaker) 和 *HAK5* 參與根攝取外部的  $K^+$ ，KUP 轉運蛋白參與  $K^+$  的攝取(*KUP1*)，細胞擴增(*KUP2*)， $K^+$  的易位(*KUP4*)，通道 TPK 蛋白與轉運 NHX 蛋白參與  $K^+$  動態平衡(液泡膜定位 *TPK1* 與 *NHX1/NHX2*) (Nath and Tuteja, 2015)。植物透過根的表皮和皮質層質膜中的硫酸鹽轉運蛋白(SULTR)，從土壤中吸收硫酸鹽( $SO_4^{2-}$ )。高親和性的硫酸鹽轉運蛋白 *SULTR1;1* 和 *SULTR1;2* 參與吸收土壤的  $SO_4^{2-}$ ，並維持  $SO_4^{2-}$  的動態平衡，以因應外部  $SO_4^{2-}$  濃度的變化；低親和性硫酸鹽轉運蛋白 *SULTR2;1*、*SULTR2;2* 和 *SULTR3;5* 參與植物內  $SO_4^{2-}$  易位。而 *SULTR1;3* 在韌皮部表達，主要涉及  $SO_4^{2-}$  運輸至韌皮部，轉運蛋白 *SULTR4;1* 和 *SULTR4;2* 則參與  $SO_4^{2-}$  由細胞質轉移存在於液泡中(Nath and Tuteja, 2015)。

#### 四、TOR 信息與營養感知

生物依靠營養來維持細胞的新陳代謝和能量生成，但又需要根據可利用的營養進行調整。雷帕黴素蛋白激酶 (target of rapamycin 縮寫 TOR) 是能將外部環境中營養物質的信息與細胞內信號連接，調節代謝和發育以維持細胞穩定(Robaglia et al., 2012)。TOR 可被氮代謝物和碳代謝物激活，促進醣體生物合成、miRNA 轉譯調節、細胞分裂、儲備物積累和自噬作用等。TOR 與飢餓誘導的 AMP 活化激酶(動物 AMPK/酵母 Snf1 /植物 SnRK1) 等為中心的信號傳導路徑，在營養和能量傳感以及將這些信息轉化為代謝與發育的適應性，扮演重要關鍵作用(Dobrenel, et al., 2016)。植物為了確保細胞或體內的穩定狀態，利用自噬作用(Autophagy)消化自己的細胞成分，以應對逆境或營養限制。AMPK / Snf1 和 TOR 之間存在密切的相互作用，可以調節細胞自噬的起始和抑制，TOR 和 AMPK 透過競爭 Atg1/ULK1 的磷酸化作用來誘導自噬作用，以因應營養限制(Robaglia et al., 2012 ; Dobrenel et al. 2016)。

#### 五、 結語

植物利用營養傳感(nutrient sensing)和信號系統因應土壤中的營養物質的變化，調整根系結構及枝系生長與發育，因應外部的營養逆境。而 TOR(target of rapamycin 雷帕黴素蛋白激酶)能將環境中營養物質的

信息與細胞內信號連接，調節代謝和發育以維持細胞穩定。TOR 可被氮代謝物和碳代謝物激活；被飢餓誘導的 AMP(動物 AMPK/酵母 Snf1/植物 SnRK1)活化激酶抑制。TOR 促進氮和碳生物合成、miRNA 調控轉譯、細胞分裂、儲備物積累和抑制自噬作用等。TOR 與 SnRK1 為中心的信號傳導路徑，兩種激酶相互關聯相互消長，是細胞代謝和生長的陰陽，兩者共同調節生長和養分平衡，維持細胞的穩定。

### 參考文獻

- Bögre, L., R. Henriques, and Z. Magyar. 2013. TOR tour to auxin. *EMBO J.* 32:1069-1071.
- Chantranupong, L., R.L. Wolfson, D.M. Sabatini. 2015. Nutrient-sensing mechanisms across evolution. *Cell* 161:67-83.
- Dobrenel, T., C. Caldana, J. Hanson, C. Robaglia, M. Vincentz, B. Veit, and C. Meyer. 2016. TOR signaling and nutrient sensing. *Annu. Rev. Plant Biol.* 67:261-285.
- Giehl, R.F.H. and N. von Wirén. 2014. Root nutrient foraging. *Plant Physiol.* 166:509-517.
- Nath, M. and N. Tuteja. 2015. NPKS uptake, sensing, and signaling and miRNAs in plant nutrient stress. *Protoplasma.* 253:767-786.
- Robaglia, C., M. Thomas, and C. Meyer. 2012. Sensing nutrient and energy status by SnRK1 and TOR kinases. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15:301-307.
- Schachtman, D.P. and R. Shin. 2007. Nutrient sensing and signaling: NPKS. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58:47-69.