

# 知識天地

## 植物生長有彈性：根部表皮細胞多變的特性

施臥虎（植物暨微生物學研究所副研究員）

### 「形狀」與「功能」息息相關

根不僅提供養分和水，還在植物與土壤有益微生物中間扮演一個樞軸角色。和土壤直接接觸的是根部表皮，由兩種細胞組成，一種是長型管狀向外突出的根毛細胞，另一種則為非根毛細胞。根毛細胞對流動性低的礦物質養分，例如磷、鐵，的吸收格外重要，因為這類養分對於植物體內功能正常運作以及植物繁殖最為關鍵，然而磷、鐵常和土壤顆粒吸附在一塊，並且不能藉由物流(mass flow)或擴散作用(diffusion)傳輸到植物體內，因此植物只好朝更大範圍的土壤面積來發展，避免根部周圍的養份不足。根毛可增加根部的表面積，使養分吸收更有效率。可想而知，在磷、鐵缺乏時，較多數量的根毛細胞會讓植物更有競爭優勢！事實上我們已經發現，在低磷、鐵的土壤環境裡，較多根毛的植物品種，會比天生根毛少的品種生長得更好。

### 存在基因組裡的遺傳訊息

從模式植物阿拉伯芥的研究中得知，根毛和非根毛細胞是依照所謂的「位置趨向模式 (position-biased pattern)」排列。緊鄰兩個皮層細胞的表皮細胞將發育成根毛，而位於單一個皮層細胞上的表皮細胞則會發育成非根毛細胞。這一位置效應是由許多轉錄因子和其他蛋白質之間存在的複雜交互作用來決定的。有些蛋白質可以從產生的細胞移動到鄰近的細胞，受體細胞便產生轉錄因子輸出回饋訊息到產生的細胞。細胞間就是透過這種方式來彼此互相聯繫，而根毛與非根毛細胞的產生模式也由此建立。有趣的是，儘管這些表皮細胞均含有相同的遺傳信息，為什麼會發育成不一樣的細胞型態呢？研究結果顯示，決定細胞命運的是位置信號會從表皮細胞下方的一層細胞組織，透過細胞壁間的縫隙傳遞。緊鄰兩個皮層細胞的表皮細胞，所接收到的定位訊號，會比位於單一個皮層細胞上的表皮細胞多一點，這個不對等的定位訊號會造成一個特殊轉錄因子的差異性產生，使得不同表皮細胞有不一樣的發育結果，這也說明了帶有相同遺傳信息的根部表皮細胞，可以經過調節而形成特殊的根毛排列模式。

### 從啟動到可塑性

植物不能移動離開生長地，因此在生長發育上普遍比動物更具備可塑性；植物根毛的發育也並非不可逆的固定模式。能否取得適當養分將影響根部整體結構的發展。因表皮細胞直接接觸外部環境，對環境變化也特別有反應。在缺乏磷、鐵的環境下，根毛數量或吸收面積會以不同形式增加。當磷的供應不足時，根毛會變得特別長，在平常是非根毛細胞的位置也會長出根毛細胞。若是缺鐵，根毛數量僅有些微增加，但為了回應鐵的缺乏，根毛尖部會分叉，使根毛細胞的表面積增加近兩倍，以利吸收作用。儘管缺磷或缺鐵，都導致根部表面積增加，但是這兩者的調控機制是相異的。

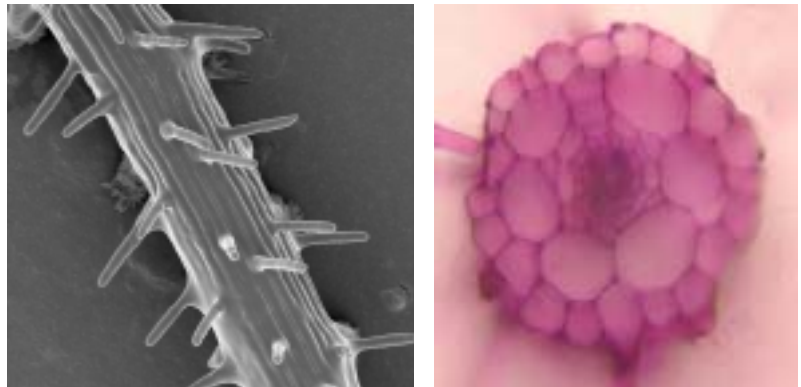
### 生物與數學的相遇：模擬動態生物系統

細胞命運的轉變是如何受到調控的？我們認為有兩種機制可以解釋成株植物的根部表皮細胞的發育模式。一、起初的位置偏好模式從植物在胚胎時期就已開始運作，對幼苗的根占主導作用。然而，導致這個模式運作的基因只在根部非常小的區塊中有活性，這小區塊在成株植物的根部表皮細胞中只佔極小的比例。二、另外一種機制對後期發育有重要作用，它包括一個激活子 (activator) 和一個抑制子 (inhibitor)。激活子可活化自身的合成，也可以促進抑制子的產生。兩者都從其產生的部位擴散出去，但抑制子擴散速度較快，在遠離激活子尖峰特定距離的位置，抑制子的濃度會低於特定濃度，這時，第二個激活子尖峰便得以產生。這些激活子尖峰的位置經細胞解讀後，成為根部根毛發育的依據。這個機制在成株植物的根毛發育過程占主導地位，也造就了根毛的等距形成現象。根毛等距現象可以防止根部周圍的養分，因不能移動而產生養分缺乏的區塊。用激活子及抑制子理論來解釋多種生物模式，是由一位英國數學家 Alan Turing 在 1950 年率先提出。Turing 因為參與二次世界大戰 Enigma 解碼與電腦

理論工作而聲名大噪。他利用數學來證明一個簡單的系統可以產生多變化的模式，根部表皮細胞發育模式也是其中具代表性的分子表現模式。

### 表皮的外遺傳現象(Epigenetic)：更多謎碼訊息

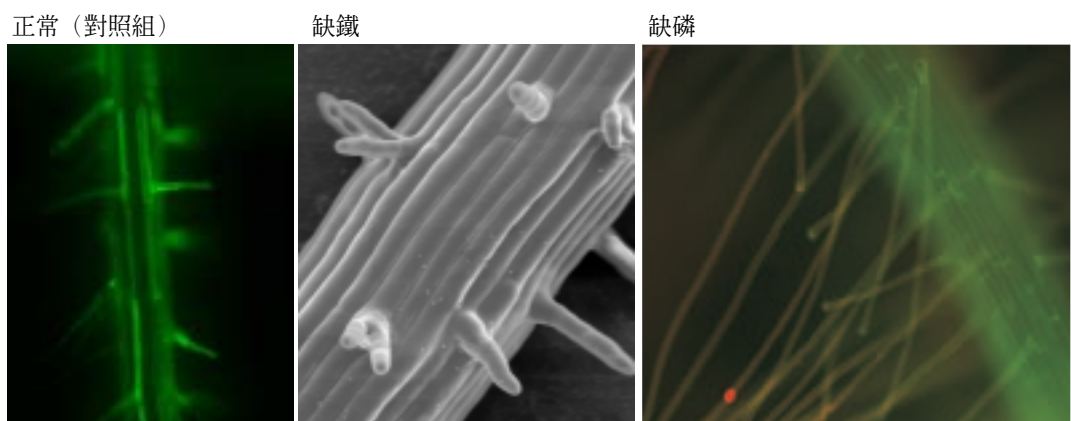
儘管遺傳訊息都藏在基因 DNA 序列裡，然而，位置訊號的例子告訴我們，有機體的形成不能單靠基因序列來解釋。在植物和動物細胞裡，長鍊 DNA 分子四周可被經過化學修飾的組蛋白(histones)包裹，造成整個分子結構的改變（就像珠子串在細線上），在此包圍的狀態下，基因啟動活化功能將受到限制。這種改變可發生在植物發育時期，也可以發生在植物回應環境訊號時，這些統稱為外遺傳現象。外遺傳現象的定義是：非由 DNA 序列引起且可遺傳的基因功能變化。我們還觀察到，與野生型植株相比，有些染色質(由 DNA、組蛋白和一些其他蛋白質組成)組裝缺陷的突變體植株，具有差異性根毛細胞數量。此外，突變植物的根毛細胞喪失了最適合養分吸收的根毛等距現象，我們推測：由於表皮細胞間的互動受到影響，導致細胞原存之“等距認知”瓦解，而呈現隨意分佈的情形。很明顯地，正確的 DNA 組裝對表皮細胞的排列具有關鍵性的影響。有趣的是，在低磷培養基中生長植物也會影響染色質的結構，這些都可能是一些潛在的調節機制，使植物提高對環境的適應性。



阿拉伯芥根部組織結構

### 民主的決定：遠距訊號傳導

生物可利用的養分多寡會隨著時間與空間而改變，並非所有的根部細胞都暴露在等濃度的礦物質養分之下。另外，養分的需求量取決於不同時間和不同發育階段，因此，植物必須具有全面



根毛型態差異：正常(對照組)與缺鐵、缺磷狀況下的根毛型態之差異

性的統整機制來整合所有接收到的訊號，以控制養分的適當攝取。我們的實驗結果顯示，局部和遠距的訊號都會影響細胞的命運。例如，不能察覺細胞中磷含量多寡的植物突變體，即使根部已有足夠的養分供應，還是會從莖向根部連續發出養分缺乏的訊號，而長出更多的根毛細胞。另外，培養植物時，當我們把突變株植物的莖剪掉(去掉葉部訊號)時，只有當植物在完全沒有磷的情況下，根毛數量才會增加。這些結果顯示：當植物缺磷時，局部以及遠距的訊號均可誘導植物產生典型的缺磷表現型。

### 可塑性：存活的必備條件

發育可塑性是植物能存活、繁殖以及在自然環境中存活的關鍵。植物根毛提供了一個簡單的模式來研究環境訊號對植物發育的影響。植物細胞是全能的 (totipotent)，例如，植物能從一個單獨的體細胞再生出一個完整的個體。這項能力也反映在根表皮細胞的可塑性上，根表皮細胞可回應外界訊號來產生不同的細胞類型以適應外在環境條件。根表皮細胞發育的相關研究，提供我們一個洞悉細胞再程序化過程的機會。這方面的知識，也可以用來進行分子育種，創造更適應有限資源環境的農作物，並降低或避免昂貴且有環境隱憂的無機磷肥使用。