

細胞分裂素——植物的抗老化因子

黃皓瑄、楊豐誌、鄭惇方、董謹儀

細胞分裂素是植物生長發育過程中必需的荷爾蒙，與植物生長素相同，它可調控植物生長發育、調節植物的細胞分裂。

植物荷爾蒙及細胞分裂素

植物是生態系統中很重要的一環，可做為其他生物的食物及能量的來源。植物的生命過程包括種子萌發、生成初生根、成為幼苗、莖及葉器官生成發育、花朵繁殖器官的產生、結果及產生種子、繼續新一世代的繁衍等階段，而各階段的生長發育都受到植物荷爾蒙或植物激素的刺激及調控。

植物荷爾蒙是一群化學小分子，在各個組織器官中生成後，會運送至其他部位以調控生理反應，或在合成組織器官中產生作用。已知的植物荷爾蒙有 5 種，包括植物生長素、吉貝素或激勃素、細胞分裂素、離層素或離層酸、乙烯等。但近年來隨著生物技術的進步，陸續發現新的植物荷爾蒙，包括油菜素類固醇或油菜素內酯、茉莉酸、水楊酸、多胺與胍肽類植物荷爾蒙（如 *systemin*）等，它們都會參與及調節植物的生長或防禦反應。

植物荷爾蒙是在 20 世紀早期，由英國知名的博物學家查爾斯·達爾文與他的兒子 Francis Darwin 所發現，他們觀察到植物的芽鞘有向光性，尖端會彎向光源處生長，因此推測在芽鞘尖端可能有某些因子會使背光面生長得較快，導致植物產生彎曲生長的情形。之後，在 1926 年，生物學家 Frits Warmolt Went 博士利用燕麥的芽鞘頂分離出能促進植物幼苗生長的物質，並把這物質命名為生長素。這一名詞源自希臘文的 *auxein*，具有生長及增加的含意，這一發現成為日後植物荷爾蒙研究的濫觴。

細胞分裂素是一種能促進植物細胞分裂，並參與調節生長發育的植物荷爾蒙。在 1940 至 1950 年代，科學家觀察到若在植物的培養基中加入液態胚乳的椰子奶，可促進已成熟分化的植物細胞繼續增殖分裂。美國威斯康辛大學麥迪遜分校的 Folke Skoog 博士在仔細研究後，發現椰子奶及酵母菌萃取物中含有某種成分，可促進植物組織細胞增生繁殖。他們繼



植物是生態系統中很重要的一環，可做為其他生物的食物及能量的來源。

續努力，又從這些酵母菌萃取物中分離出一種活性物質，並推斷這物質很可能是嘌呤類，而嘌呤和嘧啶已知是核酸中重要的組成。

核酸分為去氧核糖核酸（DNA）及核糖核酸（RNA），他們首先利用 RNA 進行測試，但結果顯示 RNA 未能明顯地促進植物細胞增生。相反地，利用鮭魚精子 DNA 所做的測試，卻觀察到植物細胞組織增生繁殖情況良好。

為了進一步驗證，Miller 博士訂購了更多的鮭魚精子 DNA，卻未能重現先前的結

果。Miller 博士並未灰心放棄，他再接再厲地從校園內的各個實驗室收集了數罐的鮭魚精子的 DNA 繼續實驗，發現只有長期保存於室溫下的鮭魚精子 DNA 才有促進菸草植物細胞增生的能力；但若換成新買的或是低溫或乾燥保存的鮭魚精子 DNA，則不具有刺激植物細胞增生的能力。

為了模擬鮭魚精子 DNA 在室溫儲存下逐漸分解的情形，Miller 博士進一步利用高溫高壓殺菌來處理鮭魚精子 DNA，果然經過這類處理的 DNA 可分離結晶出具有高度活性的物質。他在 1955 年正式發表這類活

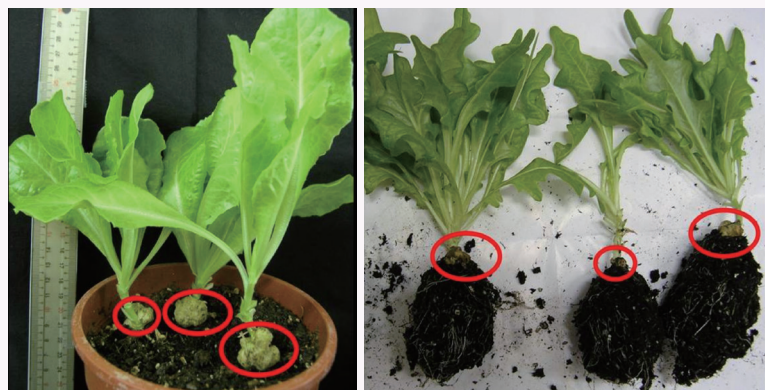
性物質的特性，這類活性物質就是腺嘌呤的衍生物 6-糠氨基嘌呤或 6-呋喃氨基嘌呤。因為這化學物質可以促進植物細胞分裂增生，所以 Miller 博士等人把它命名為激動素或細胞裂殖素。Miller 博士的堅持與毅力，終於分離出第一個細胞分裂素—激動素，實是生物學家成功的典範。

當時，激動素是利用人工方法從 DNA 中分離而得的，天然的細胞分裂素則還未能在植物細胞中分離得到。因此在 1960 年代初期，Miller 博士和 D.S. Letham 博士又分別從玉米未成熟的胚乳中分離出稱為玉米素的 6-(4-hydroxy-3-methylbut-trans-2-enyl) aminopurine，這是第一個自植物體分離出的細胞分裂素。在 1965 年，F. Skoog 博士等科學家正式提出細胞分裂素這一名詞，以避免和用於動物系統中的激肽一詞混淆。此後，許多的天然的細胞分裂素也陸續在植物體中分離出來並加以分析。

生合成及感受訊息的路徑

許多開花植物如針葉樹、苔蘚類、藻類和微生物（包括細菌等）體內都含有天然內生性的細胞分裂素。細胞分裂素在植物體內，主要是在質體中，利用甲基紅蘚糖醇磷酸途徑所產生的二甲烯丙基焦磷酸為原料，把這化合物的異戊烯側鏈轉移到腺苷三磷酸（ATP）、腺苷雙磷酸（ADP）或腺苷單磷酸（AMP）的腺嘌呤的六號氮上。這反應是由腺苷酸異戊二烯基轉移酶（IPT）催化與決定細胞分裂素生合成的速率，因此異戊烯基轉移酶是細胞分裂素生合成路徑的關鍵酵素。

細胞分裂素是腺嘌呤的第六號氮上接有支鏈的衍生物，依據所接的支鏈化合物



農桿菌感染大陸妹（左圖）及菊苣（右圖）後，1 個月後在莖部產生腫瘤（紅圈標示處）。

不同，可分成 3 類：異戊二烯類，這類化合物是植物體內常見的細胞分裂素；含有苯環的芳香族類，如苯基腺嘌呤；人工合成的糠醛類，如激動素。在自然界中，植物體內只含有異戊二烯類和芳香族類的細胞分裂素，其中異戊二烯類細胞分裂素在植物中的含量比芳香族類細胞分裂素多。

天然產生的細胞分裂素則以玉米素、異戊烯腺嘌呤及二羥玉米素在植物體內含量較高。植物阿拉伯芥中已找到 9 個基因可轉譯產生異戊烯基轉移酶，而在其他植物包括水稻、玉米等十多種植物中，也可找到類似的基因。

有趣的是，部分植物病原菌在感染植物的過程中，也具有合成細胞分裂素的能力，或導致植物合成過多的細胞分裂素。例如，農桿菌中具有兩種異戊烯基轉移酶，分別是 *Tmr* 及 *Tzs* 蛋白質。當農桿菌感染植物後，*Tmr* 基因被轉移並嵌入植物染色體中，進而在受感染的植物細胞中產生細胞分裂素，使得受感染植物細胞不正常增生，產生冠瘻腫瘤病。

Tz.s 基因則會使農桿菌在菌體內生合成細胞分裂素，並幫助農桿菌更有效率地感染植物。此外，會引起植物不正常生長的棒桿菌則藉由菌體內產生的細胞分裂素，使得植物的側芽受到刺激而大量增生，枝條呈不規則竹掃把狀，造成狀似天狗巢的簇葉病或通稱為巫婆的掃帚病。

植物細胞中的細胞膜上有數個可感受細胞分裂素的受體蛋白質，負責參與調控細胞分裂素的訊息傳遞過程。這一傳遞過程是由一連串的磷酸轉移系統所調控，主要是由含有組胺酸的感應蛋白質和有天門冬胺酸的反應調控蛋白質所組成。其中的感應蛋白質有如電視的天線，反應調控蛋白質則像是負責輸出訊號的電視。植物細胞利用這雙分子蛋白質所組成的訊號傳遞系統，開啟細胞內細胞分裂素訊息傳遞迴路。

在訊息傳遞過程中，感應蛋白質位於膜上可與細胞分裂素結合，促使蛋白質本身磷酸化，並把磷酸根進一步轉移至細胞質內的磷酸轉移蛋白質。這一轉移蛋白質進入細胞核後，再把磷酸根轉移至反應調控蛋白質，使得活化後的反應調控蛋白質可進一步促使下游的基因表現，植物細胞因受到細胞分裂素刺激而得以持續生長。這一磷酸根轉移的過程，頗似大隊接力賽跑中把傳接棒（磷酸根分子）自第一棒次（感應蛋白質）傳給第二棒次（磷酸轉移蛋白質）而後逐次傳遞的過程，直到最後一棒（反應調控蛋白質）衝刺抵達終點。

功能及應用

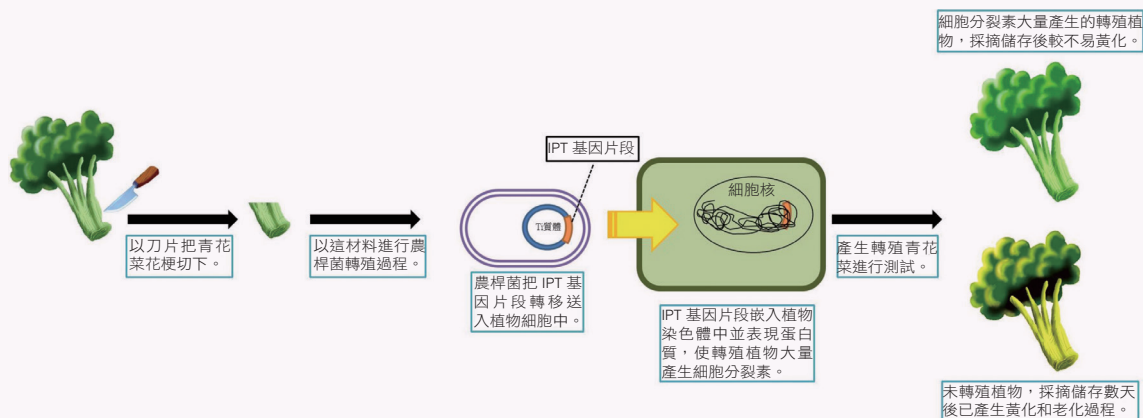
細胞分裂素在植物生長過程中會參與刺激或抑制各項生理、生化、代謝與發育的反應。除已知會影響植物細胞分裂外，近期還發現它們可促進側芽生長、延緩植株老化、影響光型態發育、促使體內營養物質的流動、影響根瘤的發育、增強環境訊息的刺激、幫助抵禦病原菌入侵，且會與生長素作用相互拮抗，如抑制頂端優勢等作用。

細胞分裂素可藉由調控細胞周期的蛋白質作用，刺激植物細胞的分裂。植物學家觀察到，在植物的組織培養過程中，需同時加入植物生長素與細胞分裂素，才能促進細胞快速分裂，植物組織或細胞團則可增生繁殖。在培養過程中，生長素與細胞分裂素的比例須適當調整；當培養基中後者的濃度高於前者時，可促使未分化的植物組織產生不定芽。反之，若前者的濃度高於後者時，則可促使未分化的植物組織產生不定根。現行植物無性繁殖的重要技術就是奠基於這項研究成果。

在植物的根尖、莖頂、形成層或幼果中，也因含有較高量的細胞分裂素，促使植物細胞分裂旺盛。若植物中細胞分裂素生合成的路徑受到破壞，如異戊二烯基轉移酶功能受到影響時，植物生長便會遭到抑制，植株會較為矮小。

在植物生長發育過程中，若有頂芽存在時，因頂芽會持續產生較高量的生長素，這生長素會抑制側芽中的細胞分裂素的合

細胞分裂素可藉由調控細胞周期的蛋白質作用，刺激植物細胞的分裂。

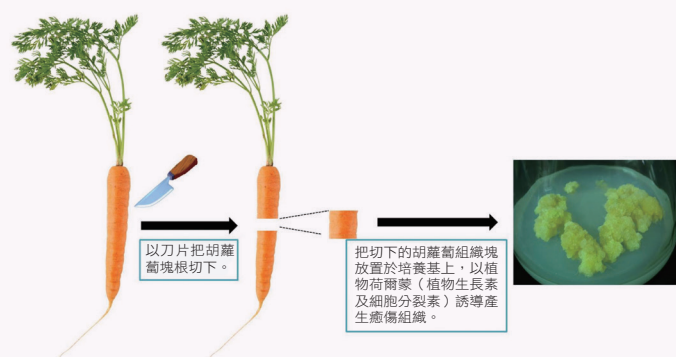


細胞分裂素可大量產生的轉殖青花菜建立過程的簡示圖

成，甚至使得側芽中仍有的細胞分裂素被分解，導致側芽中的細胞分裂素含量降低，抑制側芽細胞的生長，這一生理現象稱為頂芽優勢。在園藝栽培過程中，可摘除枝條的頂梢，進而刺激側芽的生長，使得植株有較多側枝，變為灌叢狀。

細胞分裂素也可幫助植物延緩老化的過程，當植物細胞開始老化死亡時，細胞內會產生許多核酸酶、蛋白酶等水解酶，以幫助分解老化細胞中的核酸、蛋白質、葉綠素等物質。而細胞分裂素可延緩這些水解酶的產生，以及細胞內重要化學物質被分解的速率。

此外，細胞分裂素可促進植物體內的營養物質流動，使得受細胞分裂素處理後的植物細胞組織吸引大量的養分往這部位運輸。例如把細胞分裂素施用於青花菜上，可明顯延緩植株黃化的情形。目前研究指出可能是植物細胞中負責參與細胞能量代謝或新物質合成的酵素被大量誘導表現，使得植株細胞延緩老化所致。同樣地，



胡蘿蔔的癒傷組織建立過程的簡示圖

若把葉片摘下後，可額外添加細胞分裂素，以延長葉片維持鮮綠的狀態。

近年來，科學家把細胞分裂素生合成過程中最重要的異戊二烯基轉移酶大量表現於轉殖菸草、萵苣、黃瓜、番茄或青花菜中，以做為植物的抗老化藥劑來延長植株的壽命，並使這些植物的葉片組織可維持較久的鮮綠狀態。研究結果指出轉殖青

若植物中細胞分裂素生合成的路徑受到破壞，植物生長便會遭到抑制，植株會較為矮小。

細胞分裂素在植物組織培養的應用非常廣泛且重要，而植物組織培養的技術是現今農業生物技術的核心，普遍應用於植物育種及增生繁殖。

花菜中，因細胞分裂素合成主要的 *IPT* 基因被大量誘導表現，使得轉殖青花菜中的細胞分裂素含量增加，進而誘導許多抗氧化逆境的酵素產生，同時抑制了植物荷爾蒙乙烯的作用，進而達到延緩植株老化的情形。藉著這技術可延長青花菜儲存及在架上販賣的時間。

同樣地，把 *IPT* 基因轉殖放入矮牽牛或菊花等花卉作物中，並以短暫低溫誘導這類轉殖植物中細胞分裂素的合成基因表現，可使植物的切花老化過程延緩而延長花朵壽命。另外，以分子生物學及轉殖方法提升菊花植株內細胞分裂素的含量，可幫助植物的側芽增多，增加植株的花苞數目，同時改變植株高度，使得原來適合做為切花的品種變為適合做為盆花販賣。

細胞分裂素在植物組織培養的應用非常廣泛且重要，而植物組織培養的技術是現今農業生物技術的核心，普遍應用於植物育種及增生繁殖。在今日農業栽培的過程中，常施用植物生長調節劑以促進植物生長及發育，增加農藝或園藝作物的產量及品質。其中細胞分裂素可與植物生長素混合使用，增加植物細胞的增生，協助萌發新根；或在嫁接過程中促使枝幹中的形

成層細胞增生，加速傷口癒合，以增加嫁接成功的機率。

農園藝栽培過程中常使用的植物生長調節劑如喜果精或福芬素，其主要成分是細胞分裂素，可噴灑於葡萄、蓮霧、文旦等園藝作物的葉片上，以促進植株的花穗生長並增加著果效率。隨著細胞分裂素在植物生長發育中所調控及影響的機轉逐漸被披露，對於細胞分裂素在農業生技的應用將更為廣泛。

黃皓瑄

中興大學生命科學系

楊豐誌

中央研究院農業生物科技研究中心

鄭惇方

博謙生技股份有限公司

董謹儀

勤益科技大學研究發展處

深度閱讀資料

潘瑞熾(民102)，植物生理學(第二版)，頁203-304，藝軒圖書出版社，新北市。

柯勇(民91)，植物生理學，頁551-580，藝軒圖書出版社，新北市。

徐善德、廖玉琬(民95)，植物生理學，頁329-389，偉明圖書有限公司，台北市。