

身兼數職的 硝酸鹽轉運蛋白

■ 郭朝禎

肥料影響植物的營養生理，進而決定生產質量。在同一片土地上不停地種植農作物，容易使養分逐漸匱乏，根、莖、葉和果實的生長受限，產量隨之遞減。然而過多的肥料也可能影響植物的生理運作。在土壤中添加適量養分是植物生長發育所必需的，這些養分包括提高葉綠素穩定性，同時減少幼葉葉尖黃化而乾枯的銅元素、促進果實成熟的磷肥、增強莖稈健壯及抗病能力的鉀肥、增加蛋白質與葉綠素合成的硝酸鹽氮肥等。

植物無法移動，為了因應並克服外界不利生存的因素，必須適當地調整營養鹽吸收速率、輸送及代謝方式，以因應環境中營養鹽濃度的消長。然而，植物是如何探測環境中氮肥的多寡並調整吸收的模式呢？

在硝酸鹽吸收與運送的

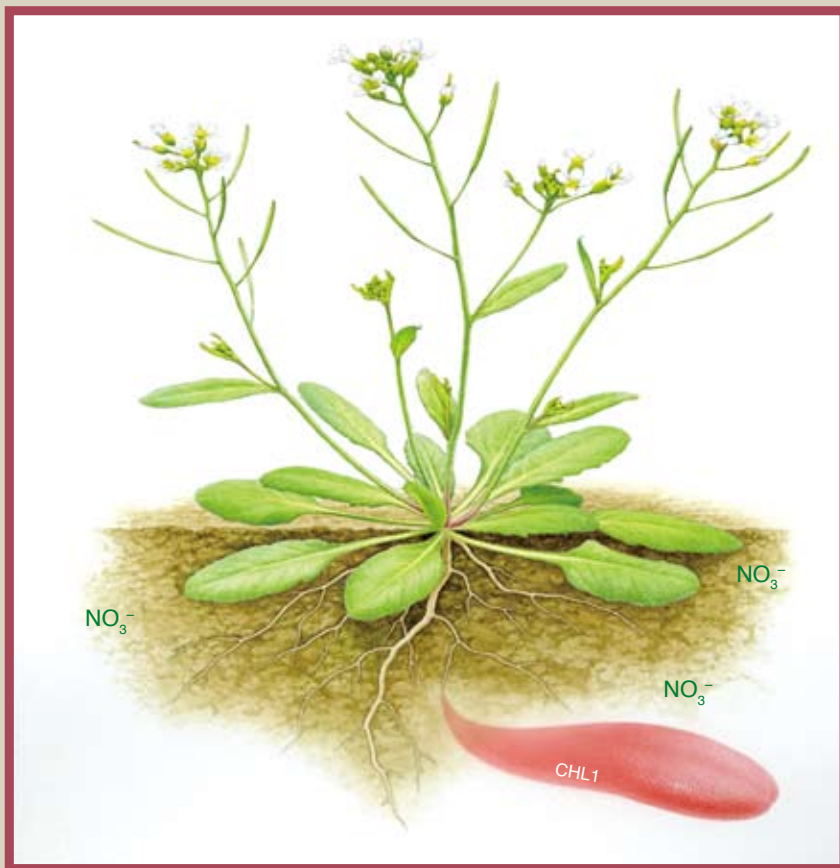
研究上，有多年經驗的中央研究院分子生物學研究所蔡宜芳教授利用十字花科的阿拉伯芥為模式植物，在分子層次的基礎上以點突變的方式首次證實，根部組織中一種稱為CHL1的硝酸鹽轉運蛋白具有獨特的離子偵測功能，可感應周遭環境中硝酸鹽濃度的變化，並能調控吸收效率及發育生長的基因表現。

蔡教授指出，CHL1是一個雙親和性的轉運蛋白，藉由磷酸化的有無牽動分子改變構形，因而能在高或低親和性狀態之間轉換。當環境中硝酸鹽濃度較低時，CHL1會因磷酸化而成為高親和性的轉運蛋白；當硝酸鹽濃度較高時，CHL1則被去磷酸化以轉換成低親和性的轉運蛋白。因此利用可逆的磷酸根共價性修飾作用，可直接在蛋白質的層次上機動性地改

變CHL1的活性，使得它的運輸效率隨離子濃度而調整。CHL1又可開啓或關閉下游一連串的訊息傳遞分子活性，進而指揮硝酸鹽同化酵素等相關基因的表現。

換言之，CHL1把濃度感應、離子運輸、訊息傳遞等功能集於一身，擔任起守門員、傳令兵、搬運工等職務。蔡教授所發現具有離子感應器功能的CHL1，也是迄今在植物中唯一可分飾三個角色的轉運蛋白。但硝酸鹽被吸收入根部後在其他器官的運輸分配，並無法由CHL1一手包辦。

實際上，除了CHL1以外，植物體內有許多其他的硝酸鹽轉運蛋白，彼此間有生化性質的差異，並且它們具備組織特異性以及對硝酸鹽不同程度的親和力，因而能負責調配養分輸送。例如把硝酸鹽裝載到木質部並往



植物根部組織中的硝酸鹽轉運蛋白CHL1具有獨特的離子偵測功能，可感應周遭環境中硝酸鹽(NO_3^-)濃度的變化以調控吸收效率。因此CHL1是植物接觸外界硝酸鹽的第一陣線，有如口腔中的舌頭，可算是植物的味覺器官。

地上部輸送，或甚至表現於葉脈，用以在缺氮環境下調節硝酸鹽的重新分配。蔡教授進一步指出，即使添加氨態氮肥的尿素，也會很快地被土壤中的細菌轉換成硝酸鹽才能被植物吸收。當硝酸鹽吸收進入植物細胞後，則先還原成銨鹽，再同化成胺基酸以建構蛋白質來使用。

硝酸鹽是大多數植物最主要的氮源，不僅能誘導這些同化與

還原的酵素活性，也能刺激轉運蛋白的表現，更可打破種子休眠或使植株枝葉茂盛且較為翠綠。但由於氮與碳元素在植物體內處於互為消長的關係，氮肥會消耗由光合作用所得到的碳水化合物，使得纖維素含量減少並間接降低細胞壁的合成。

當硝酸鹽施加過多而光合作用不夠旺盛時，水稻會因莖稈強韌度降低而容易倒伏，蔬菜葉則

因纖維較少而使口感變佳，卻累積過多對人體有害的硝酸鹽，甚至土壤中沒有來得及轉化的硝酸鹽也會轉成溫室效應氣體一氧化二氮。另一方面，土壤中來不及被農作物吸收的硝酸鹽，會被雨水沖刷而污染河川及海洋，造成優養化而傷害魚蝦的生長。

由此可知，氮肥施用量所考慮的不僅是土壤酸鹼性或是適宜的季節，植物的生理特性、吸收率與輸送方式也是須考量的因素。蔡教授期望，透過CHL1功能的探索有助於評估氮肥的合理使用量，並降低對植物、環境及人類健康的衝擊。未來她也會持續探討其他硝酸鹽轉運蛋白對植物生長的影響，也許就如同CHL1一樣有著意外的發現。

郭朝禎

本刊特約文字編輯