

现 代 遗 传 学 丛 书

植物分子遗传学

Plant Molecular Genetics

(第二版)

刘良式 主编



科学出版社
www.sciencep.com

内 容 简 介

本书系统介绍植物分子遗传学的基础理论和近期研究进展。全书共16章,分3个部分:第一至六章讲述植物细胞的3个遗传系统,即细胞核、叶绿体、线粒体基因组的组织结构、基因类型和基因表达的调控;第七至十章讲述植物的胚胎、根、茎、叶、花的细胞分化、器官发育的分子遗传学基础;第十一至十六章讲述植物的环境因素如光、温、水(干旱)、病原生物和昆虫与植物的相互作用。全书深入浅出,着重在分子水平进行讨论。

本书所用专业名词术语和符号比较规范,可供综合性大学、师范和农林院校的大学生和研究生学习植物分子生物学之用,也可作为教师和科研人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植物分子遗传学 = Plant Molecular Genetics / 刘良式主编. - 2版. - 北京: 科学出版社, 2003.1

(现代遗传学丛书/谈家桢主编)

ISBN 7-03-010381-5

I. 植… II. 刘… III. 植物学:分子遗传学 IV. Q943

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 026435 号

责任编辑:霍春雁 刘安/责任校对:包志虹

责任印制:刘士平/封面设计:韦万里

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

源海印刷有限责任公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

1997年3月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2003年1月第 二 版 印张:39 3/4

2003年1月第三次印刷 字数:916 000

印数:4 651—7 650

定价:78.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈环伟〉)

《现代遗传学丛书》序

《现代遗传学丛书》诞生于我国“科学的春天”。1978年，在中国遗传学会成立大会上，经科学出版社罗见龙、蒋伯宁先生提议，大会代表一致同意由我的老师——中国遗传学的先驱和奠基人之一李汝祺教授和本人主编这一套遗传学基础理论系列书，以供生命科学领域的科研人员、教师、研究生和高年级大学生阅读。根据当时的约定，本丛书的组稿原则是按学科发展的需要与可能，成熟一本列选一本。

本丛书的第一个分册是1981年出版的盛祖嘉教授的《微生物遗传学》，此书出版后曾经过修订再版，印数已超过27000册。紧接着，发育遗传学创始人之一李汝祺教授亲自完成的《发生遗传学》（上、下册）于1985年问世，被我国遗传学界誉为“中国遗传学的经典著作”。我和李汝祺先生曾请李竞雄院士撰写《植物细胞遗传学》，此书在1993年由李竞雄与宋同明二位教授合作完成。本丛书于世纪之交又出版了童克中、刘良式、盛志廉、陈瑶生和孟金陵等教授分别撰写的《基因及其表达》、《植物分子遗传学》、《数量遗传学》、《植物生殖遗传学》4个分册，受到读者的欢迎。今年内本丛书还将出版张玉静教授主编的《分子遗传学》、童克中教授所著的《基因及其表达》第二版、吴常信院士主编的《动物遗传学》、盖钧镒教授主编的《植物数量性状遗传体系》、顾万春教授主编的《统计遗传学》，以及为推动遗传学出版物中符号的使用与国际接轨，由王金发教授主译的《TIG遗传命名指南》等。接下来将出版的还有吴旻院士主编的《肿瘤遗传学》、印木泉教授主编的《遗传毒理学》、刘良式教授主编的《植物分子遗传学》第二版、杜若甫教授主编的《中国人群体遗传学》、陈竺和强伯勤院士主编的《基因组学》，以及盛祖嘉、陈永青和毛裕民教授编著的《微生物遗传学》第三版等等。借本丛书扩大开本之际，特作此序，并感谢童克中教授为丛书封面的设计提出反映学科内涵的创意。

希望上述遗传学家的这些著作能引出我国年轻一代遗传学者层出不穷的佳作，为推动我国生命科学基础学科更加健康和迅速地发展，为我国的科技现代化做出应有的贡献。

第二版序

《植物分子遗传学》初版于1997年问世后,得到同行们的热情支持和关爱。一些资深学者和专家认为该书内容比较系统,有相当的深度,对了解植物分子遗传学的基础知识和进展很有帮助;许多高等院校师生和研究人员对这本书的知识结构表示认同。对此,我感到非常欣慰。说明有众多读者对这个相当专门的领域有着浓厚的兴趣。从那时起,便产生了出第二版的想法。更何况有人说过类似的话:一本书第二版的写作将有助于作者自身知识的更新。这也是计划出版本书第二版的初衷。

第二版的内容比第一版作了一些扩充,各章的编排顺序也作了调整。全书分为3个部分:第一部分包括第一章到第六章,讲述植物细胞的3个遗传系统,其基因组的组织结构、基因类型、基因表达的调控及基因组之间的相互作用。众所周知,许多分子遗传学的前沿工作是用酵母和动物进行的。但是植物的研究仍有其特色,读者阅读了这些章节,可以看到某些前沿领域的研究也用植物材料进行。第二部分包括第七章到第十章,详尽地讲述植物的胚胎、根、茎、叶、花发育过程的形态、解剖,遗传和变异,以及细胞分化、器官发育的分子遗传学基础知识。通过许多植物基因发现过程的叙述,读者从中可以了解到分子遗传学的思路和方法的巧妙,不少农学、林学、园艺学和生物技术学的读者对这一部分内容十分感兴趣。确实,受到近年丰硕的研究成果的启发,研究者们恢复了对植物形态学知识的兴趣,不再以获得一个克隆序列而高兴不已;更重要的是要设法得知其与发育过程的相关表达和功能意义。第三部分包括第十一章到第十六章,讲述植物环境因素与基因组之间的相互作用,研究以光、温、水(干旱)、病原微生物、昆虫为代表的几种环境因素是如何与植物基因相互作用的,这也许是植物科学中最引人注目的未来领域。老实说,人类社会应该投入更多的资源到这个领域的研究中才是明智的。这一部分也包括转座子的介绍,也可以将转座子看做与基因组相互作用的一种内环境因素。

总的说来,第二版比第一版增加了5章。同时也对原有的每一章作了部分修改。然而,对于这个发展十分迅速的科学领域,本书要对植物分子遗传学的所有重要命题作出全面的论述是力不从心的。加之,在启动写作计划之后,若干作者赶赴国外作研究,难以保证有足够的时间来写作;也限于编者学识水平,编著经验不足,缺点和错误在所难免,望读者不吝赐教。这里列出本书各章的作者,以示他们的贡献和责任。第一章王永胜、刘良式,第二章王永胜,第三章刘良式、黄雯,第四章刘良式、李菁菁,第五章刘良式、李菁菁,第六章李发强、俞皓,第七章王春新、刘良式,第八章王春新、刘良式,第九章王春新,第十章冯亮、刘良式,第十一章段静雅、唐振亚,第十二章王景、王艇,第十三章宋松泉、林慧贤,第十四章刘文华,第十五章刘风玲,第十六章刘筱斌、刘良式。索引由罗文永整理。

最后,需要说明的是,在本书的第一版和第二版编辑出版过程中,对于分子遗传学

出版物中基因及其产物的符号尚未统一，如何规范使用，着实感到困难。由于全国自然科学名词审定委员会遗传学名词审定委员会原副主任委员童克中先生和科学出版社刘安编审的倡导与帮助，使我们能够按照国际遗传学会的遗传命名指南（TIG Genetic Nomenclature Guide）的要求，试行统一使用有关符号。对此，我表示衷心的感谢。然而，我们在运用这一具有前瞻性的《TIG 遗传命名指南》后，发现某些符号与当前的习惯用法不同。本书中若有运用不当之处，敬请专家学者和读者批评指正。

本书中采用的许多插图来源于各种期刊。由于各种原因，我在一时之间难于和原作者取得联系，除了在图题处标出原作者及相关文献表示尊重之外，在此一并表示衷心的感谢。

《植物分子遗传学》（第二版）被作为中山大学“211 工程”精品教材立项出版，受到中山大学教学基金和生命科学学院教学基金的资助，为此，我衷心地感谢主持工作的徐远通副校长和何建国副院长的热情关怀与帮助，使本书得以顺利出版。

刘良式

2002 年 7 月于中山大学生命科学学院，广州

第一版序

回顾历史,植物科学曾经在生物学中处于领先的地位。早在200年前,植物学家J. W. 冯哥德(1790)提出过同源学(homology)的概念;后来M. J. 施莱登(1879)又根据植物组织的观察结果提出了细胞学说;现代一些重要的遗传学现象许多也是首先在植物中发现的,如G. 孟德尔从豌豆杂交实验中发现遗传学第一定律和第二定律,B. 麦克林托克在玉米中发现转座子等等。另外,植物有三个独立存在却又相互作用的遗传系统,即叶绿体基因组、线粒体基因组与核基因组。从这方面看,植物与动物及微生物相比其研究内容更为丰富。然而,自20世纪50年代中到70年代末,当分子生物学迅速发展时,植物科学却似乎从分子生物学研究的主流中消失了。在1990年出版的《基因IV》,1994年的《基因V》,以及J. D. 沃森的《基因的分子生物学》(第二版)中甚至没有,或仅以极少篇幅提及有关植物分子生物学的资料。究其原因,一方面是由于植物材料有其自身的研究难度,另一方面,是由于在50年代有一批优秀的学术带头人从植物研究领域转移到微生物和动物研究领域,造成研究重点的转移,使得植物科学的发展一度处于滞后状态。不过,由于植物科学与农业生产实践息息相关,其重要性是显而易见的。从70年代末开始,这一门学科已经逐渐显示出它的研究特色和复兴的趋势。植物组织细胞培养技术和转化技术的进步,以及各国政府对农作物增产和品质改良的急需,极大地推动了植物科学领域的研究。80年代至今,接连召开了几次大型的国际植物分子生物学和植物发育生物学会议;相继出现了几种有关植物分子生物学研究的高水平科学杂志,如《植物分子生物学》、《植物细胞》、《植物杂志》等。更值得一提的是,科学家们经过长达30年的努力,已对拟南芥的遗传背景了解得相当清楚,得以将其作为模式植物来深入研究植物分子生物学的诸多问题。于是,曾被冷落了近20年的植物分子生物学重新成为年轻学者们热情向往的研究领域。近十多年来,我国植物分子生物学的发展紧随着国际步伐,人们已认识到植物分子生物学的研究成果将成为世界第二次农业革命的理论基础的重要组成部分,因而热情倍增。

最近15年,植物分子生物学领域取得了日新月异的进展。目前已经分离到数以千计的植物基因,测定了几种植物的叶绿体和线粒体DNA全序列。植物的发育,特别是花发育的研究,已经从简单的形态描述转为对发育调控机制的研究。此外,从基因的组织结构到基因的表达调控,从植物与环境的相互作用到植物系统进化等领域都已成为植物分子生物学家们研究的热点,因而可以说,植物科学又有希望重新汇入分子生物学研究的主流之中。对研究者来说,植物毕竟有其独特的魅力:植物的细胞壁在极性发育、细胞识别中的作用,植物可塑性发育的丰富内涵,植物三个遗传系统之间的相互作用及遗传物质的流动等等,无疑都会为分子生物学家提供其他生物难以提供的机会来研究他们感兴趣的问题。本书试图比较全面地反映这些研究领域的背景和现状,因此本书前4章比较系统地阐述植物分子生物学的基础知识框架,并介绍最新概念、理论和研究的策略;进而在后7章里对植物特有的发育分化问题和植物在光、温度、病原微生物应答过

程中信号转导和基因表达的调控方面进行系统论述。然而,植物分子生物学近年的发展如此之迅速,要囊括更多的内容实在力不从心,只好在上述有限范围内进行讨论。

本书的作者是一个年龄跨度较大的集体,有的多年从事植物分子遗传学的教学和科研工作,深感找不到一本比较有系统的植物分子生物学教学参考书的难处,更觉得知识更新的必要;而年轻人则凭着对植物分子遗传学的高度热情,孜孜不倦地钻研求索,也希望有一本比较系统的参考书,以了解植物分子遗传学的基础知识和最新研究进展。于是在一年前,我们集体下决心动手编著本书,用以充实自己,同时亦希望为从事植物科学、农业科学领域的科研、教学工作及学生提供一些帮助。这里列出本书作者,以示他们的贡献和责任。第一章 刘良式、李菁菁,第二章 刘良式、李菁菁,第三章 俞皓,第四章 黄雯、刘良式,第五章 王春新、刘良式,第六章 王春新,第七章 王春新,第八章 冯亮,第九章 王艇、唐振亚,第十章 刘文华,第十一章 黄雯、刘良式,索引由罗文永整理。

回顾起来,本书的编著出版得益于国家 863 计划和美国洛克菲勒基金会(ROCKEFELLER FOUNDATION)的科研课题资助,以及广东省人民政府王屏山原副省长的特别科研资助,使我们有条件在较高起点的分子生物学领域进行研究,而推动了自身的知识更新。在成书的过程中,得到全国自然科学名词审定委员会遗传学名词审定委员会副主任委员童克中教授有关使用统一基因符号(TIG Genetic Nomenclature Guide 1995)的建议和指导,洪孟民院士的诚挚鼓励,以及郭俊彦教授、王金发教授的评阅和鼓励,对此,我们表示深切的谢意。但是,由于书中内容涉及面广泛,我们的学识水平不高,编著经验不足,缺点和错误在所难免,惟望读者不吝赐教。

刘良式

1995 年 12 月于中山大学生命科学学院,广州

目 录

《现代遗传学丛书》序

第二版序

第一版序

第一章 植物细胞核组织结构和 DNA 复制	1
第一节 植物细胞核的组织结构	1
一、核膜和核孔复合物	1
二、染色质结构	6
三、纺锤体结构	8
四、着丝粒的结构	10
五、端粒的合成与端粒酶	11
第二节 植物细胞核基因组	15
一、核基因组大小	15
二、核基因组与重复 DNA 序列	16
三、重复 DNA 与植物基因组多样性的关系	20
第三节 DNA 复制	22
一、DNA 复制的起始	22
二、复制叉蛋白复合物	25
三、复制叉处 DNA 的合成机制	29
第二章 植物细胞周期	34
第一节 细胞周期概述	34
一、细胞周期的概念	34
二、细胞周期的重要检验点	35
第二节 周期蛋白和依赖于周期蛋白的激酶	35
一、周期蛋白	35
二、依赖于周期蛋白的激酶	37
三、CLN-CDK 复合物活性的调节	39
四、其他 CDC2 相关蛋白	42
第三节 CLN-CDK 复合物在细胞周期中的作用	43
一、CLN-CDK 复合物的类型	43
二、S 期起始的调节: RB 途径	45
第四节 植物细胞周期的一些特点	47
一、由静止期到分裂期的转变	48
二、植物激素对细胞周期的影响	49
三、植物 CDC2 对前前期带形成和消失的调节	51

第三章 基因表达的调节	53
第一节 基因表达在染色质结构水平上的调节	53
第二节 转录水平上的调节	56
一、RNA 聚合酶 II 全酶复合物	57
二、转录起始复合物的装配	66
三、特异性转录因子	66
四、转录元件	77
第三节 转录后调节	83
一、核前体 mRNA 的剪接反应	83
二、剪接反应的顺式元件和反式因子	83
三、选择性剪接类型及其功能意义	93
四、植物剪接系统的一些特点	96
五、翻译及翻译后加工的调节	100
第四章 叶绿体遗传系统	123
第一节 叶绿体的基本结构及其主要功能复合体	123
一、叶绿体的基本结构	123
二、叶绿体的主要功能复合物	124
第二节 叶绿体 DNA 和叶绿体基因组的组织结构	129
一、叶绿体 DNA 的物理化学性质	129
二、叶绿体基因组的组织结构	132
第三节 叶绿体基因组基因表达的调节	139
一、叶绿体的多顺反子转录单位	139
二、叶绿体的转录系统	140
三、转录水平的调节	142
四、转录后调节和修饰	146
五、翻译调节和翻译后修饰	153
六、细胞核和质体基因组的相互作用	156
第四节 叶绿体蛋白的输入	158
一、叶绿体蛋白输入存在两种机制	159
二、叶绿体蛋白输入的通用装置和工作模型	159
三、转运肽和靶向信号识别	161
四、类囊体膜蛋白的定位机制（输入途径）	162
第五节 叶绿体基因组的起源和进化	165
一、基因组的大小和构型的比较	165
二、重复 DNA 序列	165
三、基因含量和基因排列顺序	166
四、内含子	169
第五章 线粒体遗传系统	172
第一节 线粒体的结构和功能	172

第二节 线粒体基因组组织和基因含量	174
一、线粒体 DNA 的大小和构型	174
二、线粒体基因组的组织	178
三、线粒体基因组的基因含量	182
第三节 线粒体的蛋白质合成	186
一、遗传密码和 tRNA 基因	186
二、转录和 mRNA	187
三、蛋白质合成系统	188
四、离体翻译产物	190
第四节 线粒体蛋白的输入	190
一、前序列的性质	191
二、蛋白输入装置	192
三、输入途径和能量需要	197
四、植物线粒体蛋白质输入的调节	199
第五节 线粒体中的 RNA 编辑	199
一、植物线粒体 RNA 编辑的若干特点	200
二、编辑机制	202
第六节 线粒体与植物细胞质雄性不育	205
一、植物细胞质雄性不育现象	205
二、CMS 的表型及其恢复	205
三、CMS 的线粒体改变	206
四、细胞质雄性不育和恢复机制的探讨	209
五、绒毡层细胞特异表达基因及其应用	213
第六章 植物基因组计划和基因类型	218
第一节 植物基因组计划	218
一、模式植物的基因组计划	218
二、植物功能基因组	220
第二节 植物基因的功能分类	227
第三节 细胞结构相关基因	229
一、植物细胞壁蛋白基因	229
二、细胞骨架蛋白基因	233
三、细胞核结构蛋白基因	236
第四节 蛋白质合成相关基因	239
一、rRNA 基因	239
二、核糖体蛋白基因	240
第五节 吸收和运输载体相关基因	241
一、植物水通道蛋白及其基因	241
二、氮、磷、硫等阴离子的吸收和转运蛋白基因	243
三、植物钾离子的吸收和转运系统	246

四、糖的转运系统相关基因	246
第六节 次生代谢相关基因	248
一、萜类化合物的生物合成相关基因	248
二、苯丙烷类化合物的生物合成相关基因	250
三、生物碱的合成相关基因	253
第七节 蛋白贮存和降解相关基因	256
一、贮存蛋白基因	256
二、植物蛋白质降解相关基因	261
第七章 植物胚胎发生的分子生物学	266
第一节 植物发育的特点	266
第二节 合子胚胚胎发生	268
一、胚胎发生过程	269
二、胚胎发育中的模式建成和发育的区域性	272
三、茎端分生组织的形成	280
四、子叶的发育	282
五、种子成熟	283
六、胚胎发生中基因表达的调控	286
第三节 胚胎发育的极性	290
一、极性轴的形成	292
二、极性轴的固定	293
三、极性表达	297
四、极性的改变	297
第四节 胚乳的发育	300
一、胚乳发育突变体	301
二、基因组印迹和胚乳发育	302
三、独立于合子胚的胚乳发育	304
第五节 体细胞胚胎发生	305
一、愈伤生长	306
二、体胚发生	306
三、体胚发生过程中的生理变化	307
四、体胚发生突变体	309
五、体胚发生相关的基因	309
第八章 营养器官的发育	314
第一节 根的发育	314
一、根的基本结构	314
二、根的早期发育	318
三、根毛的发育	324
第二节 茎的发育	333
一、茎端分生组织的结构	333

二、茎端分生组织的早期发育	335
三、茎端分生组织发育的遗传控制	337
四、茎的发育	343
第三节 叶的发育	345
一、叶片起始	346
二、叶片伸展	348
三、叶序的形成	350
四、毛状体的发育	351
第四节 气孔的发育	357
一、气孔的模式建成	357
二、气孔发育的遗传控制	359
第九章 花的发育	363
第一节 花的典型结构与早期形态发育	364
一、拟南芥花的发育时期和形态结构	365
二、金鱼草花的形态结构	367
第二节 开花转换	367
一、影响植物开花的环境和生理因素	367
二、影响花期的突变体	368
三、开花转换的遗传控制	372
第三节 花序分生组织和花分生组织的发育	376
一、分生组织类别的决定	376
二、花序分生组织的发育	379
三、花分生组织的发育	380
四、花序分生组织和花分生组织发育基因	381
五、基因间的相互作用	386
第四节 花器官的发育	391
一、花器官发育和同源(异型)转换基因	391
二、花器官类别基因	402
三、花器官发育的开关基因	415
四、轮的形和每轮器官数目的控制	418
第十章 光与植物的生长发育	422
第一节 影响植物生长发育的光环境	422
一、光周期	422
二、光强与光质	423
第二节 光受体与植物生长发育	424
一、光敏色素	426
二、蓝光紫外光受体	434
三、其他光受体问题	436
第三节 植物光信号转导途径	436

一、植物细胞信号转导网络	436
二、光敏色素介导的光转导途径	438
三、光敏色素信号途径光受体下游组分	441
第四节 植物基因表达的光调节	443
一、植物光调节基因	443
二、植物光调节基因的元件和因子	447
第十一章 植物对逆境低温应答的分子机制	455
第一节 植物对逆境低温的反应	455
第二节 细胞膜是植物低温损伤的原初部位	456
一、细胞膜系统对逆境低温反应的重要性	456
二、膜脂与膜冷稳定性的关系	457
三、膜蛋白与膜冷稳定性的关系	463
四、细胞骨架与膜的冷稳定性	464
第三节 低温诱导基因	464
一、低温诱导基因的性质和功能	464
二、耐寒基因作图	478
第四节 低温诱导基因表达调控与信号转导途径	479
一、CBF (DREB1) 调控途径	479
二、ESK1 调控途径	485
三、ABA 的作用	485
第十二章 植物热激反应的分子基础	490
第一节 热激反应	490
第二节 植物的热激蛋白	491
一、HSP110	491
二、HSP90	492
三、HSP70	493
四、HSP60	494
五、低分子质量 HSP	495
六、遍在蛋白	498
第三节 热激反应的分子基础	498
第四节 热激蛋白作为分子伴侣的功能	501
第五节 热激反应对生长和发育的调节	505
一、天然条件下热激蛋白基因的表达	505
二、植物发育过程热激蛋白基因的表达	506
三、热激蛋白与冷胁迫	507
第十三章 植物水分胁迫的分子机制	510
第一节 水分胁迫诱导的细胞生理生化变化	511
一、水分胁迫诱导代谢相关酶的变化	511
二、水分胁迫诱导渗透调物的变化	515

三、水分胁迫诱导 LEA 蛋白的变化	515
四、水分胁迫诱导亚细胞组分的变化	517
第二节 水分胁迫过程中基因表达的调节	518
一、在水分胁迫过程中依赖 ABA 的基因表达	518
二、在水分胁迫过程中不依赖于 ABA 的基因表达	520
第三节 水分胁迫的信号转导	520
一、渗透感受器	521
二、第二信使	522
三、水分胁迫诱导的信号转导组分	523
四、水分胁迫中的 ABA 信号转导	524
第四节 与水分胁迫耐性相关的转基因植物研究	526
第十四章 植物与病原微生物相互作用的分子生物学	530
第一节 病原菌致病相关基因	531
一、毒性基因	531
二、无毒基因	533
三、决定寄主范围的基因	539
第二节 植物感病的分子基础	539
一、植物感病的遗传和分子模式假说	540
二、双子叶植物与根癌农杆菌亲和互作系统的研究	541
三、其他植物与病原菌亲和互作系统的研究概况	543
第三节 植物抗病的分子基础	544
一、植物抗病基因	544
二、植物抗病机制	550
三、植物抗病反应的信号转导模式	553
第四节 植物抗病的进化	555
一、抗病基因座的复合性	555
二、抗病基因座的起源和进化	557
三、抗病基因座等位基因决定不同抗病专化性的分子基础	560
第五节 植物抗病基因工程	560
一、植物抗病基因工程的基本途径	560
二、植物抗病基因工程的研究进展	561
三、抗病基因及其抗病机制在基因工程中的应用前景	562
第十五章 植物抗虫相关基因	565
第一节 植物与昆虫的共进化	566
第二节 植物抗虫基因	568
第三节 植物抗虫基因表达的信号转导途径	572
第四节 植物抗虫的间接机制	576
第五节 抗虫基因及抗虫基因工程	580
第十六章 植物转座子	586

第一节 转座现象和转座子	586
第二节 转座子的类型及其基本结构	588
一、I类元件	589
二、II类元件	591
第三节 转座机制	592
一、复制模式	592
二、“割离-粘贴”模式	594
第四节 转座子与基因组	598
一、转座子对基因组的影响	599
二、转座子和基因组之间的协调	599
三、环境胁迫对基因组和转座子活动的影响	600
第五节 转座子标签	601
一、标签基因与植物功能基因组研究	601
二、转座子标签系统	601
三、标签基因的鉴定	604
附录 I	606
附录 II	607
索 引	608

第一章 植物细胞核组织结构和 DNA 复制

第一节 植物细胞核的组织结构

一、核膜和核孔复合物

细胞的中心细胞器是细胞核。在细胞核内，遗传物质以染色体的形式存在。细胞核外的双层膜称为核膜。核膜为 RNA 转录和加工提供了时间上和空间上的屏障。外核膜 (ONM) 在生化上和功能上与内质网相似。内核膜 (INM) 则具有不同的蛋白质组成。内核膜下面紧挨着核纤层，核纤层主要由核纤层蛋白组成，为细丝状的网状结构，作为细胞核的结构框架。外核膜和内核膜间通过一种特化的“孔膜”相连，“孔膜”是核孔复合物 (NPCs) 的附着部位 (Gerace and Foisner 1994)。核孔复合物形成一种含水的通道，控制着核与细胞质间的交流。一些小分子可以扩散通过核孔复合物，大部分的蛋白质和所有的 RNA 则通过高度选择的主动运输进行核质间的运输。主动运输是一种需能过程，并且要求这些被结合的分子或蛋白质具有信号序列。核孔复合物是分子进出细胞核的主要控制点。每一个细胞核具有数以百计的核孔复合物，在核膜的冰冻断裂电子显微照相中可以观察到。

(一) 核孔复合物的结构

核孔复合物是一个直径为 120nm、高约 70nm 圆柱形的八面对称体，分子质量为 125MDa (两栖类) 的超分子结构。从纵切面观察，核孔复合物为三重结构，即一个细胞质环和一个核基质环，彼此间由两套辐环复合物连接形成直径为 26nm 的中央通道，和 8 个直径为 9nm 的较小通道。较小的通道可能允许一些核质间的被动扩散。在中央通道复合物上存在沙漏形转运子 (hour-glass-shaped transporter) (Akey and Rademacher 1993)。这种中心转运子与激活高分子进出细胞核的运输有关。利用表面成相技术如镜内场致发射扫描电镜 (FEISEN) 和透射电镜金属造影技术，可以观察到核孔复合物的外部结构。核孔复合物的外表为不对称结构，也许反映了对不同底物的识别。8 条细胞质纤丝附着在细胞质环上，作为底物的停泊位点。而在核基质环的外表面，8 条纤丝延伸至核基质中，纤丝可能与输出底物的结合有关。有人认为核孔复合物的外围结构起着连接核孔复合物与核基质的细胞骨架和细胞质的细胞骨架组分的作用。因此，核孔复合物通过辐环复合物附着在纤丝上，相邻的核孔复合物通过核膜腔内部的小辐射臂相互连接。

有关植物核孔复合物的结构主要通过超薄切片透射电子显微镜和冰冻蚀刻透射电子显微照相来进行研究，数据显示单子叶和双子叶植物的核孔复合物具有典型的八面对称体结构 (Roberts and Northcote 1970)。同样具有三重结构和外周组分。

两栖类的核孔复合物由约 100 种核孔复合物蛋白组成 (Reichelt *et al.* 1990), 而酵母的核孔复合物 (66MDa) 可能含有 80 种不同的蛋白质。至今, 已经克隆了大约 1/3 的核孔复合物蛋白基因。方法是通过和核孔复合物的特异反应筛选核孔复合物、核纤层分部的单克隆抗体, 再用这些抗体筛选核孔复合物蛋白 (GP21 和 P62) 基因而克隆。也可利用麦胚凝集素 (WGA), 一种能与 *N*-乙酰葡萄糖胺结合的凝集素识别物帮助筛选。因为这些核孔复合物的糖蛋白被单个 *O*-连接的 *N*-乙酰葡萄糖胺 (*O*-GlcNAc) 残基修饰。*O*-GlcNAc 修饰可以作为分离 *O*-GlcNAc 核孔复合物蛋白的一种很好的工具, 通过 WGA 亲和层析得到 *O*-GlcNAc NPC 蛋白就可用于随后的多肽分析及基因克隆。而免疫共沉淀也可从不与 WGA 柱结合的核孔复合物、核纤层提取的蛋白分部中分离其余 NPC 蛋白。

利用脊椎动物 NPC 蛋白和酵母核基质的抗体鉴定了一批酵母 NPC 蛋白, 包括 Nsp1、Nup1、Nup2 和相关的 Nup49、Nup100 和 Nup116。值得一提的是, 酵母相应的基因的分离有助于用设计遗传学方法筛选功能缺失的 NPC。在这种筛选中, 利用单个 NPC 基因突变的酵母菌株是可存活的, 而带有第二个突变时的突变体将导致细胞死亡。原因可能是两者有部分重叠的功能或彼此相互作用。利用其温度敏感的合成致死突变筛选, 有效地鉴定出绝大多数已知的酵母 NPC 基因, 包括 NUP49、NUP57、NUP82、NUP84、NUP85、NUP96、NUP116、NUP133、NUP145 和 NUP170。其他的筛选方法建立在特殊的运输功能上, 如 poly (A)⁺ RNA 输出和核蛋白定位组分。分离高度富集的酵母 NPC, 也使克隆编码 Nup82、Nup120、Nup159、Nup188 的基因成为可能。

植物中, 关于 NPC 蛋白组分的鉴定和它们在核运输中的功能所知甚少。虽然几十年来关于植物 NPC 有过形态学描述, 但是对植物 NPC 成分缺少进一步的了解。Schofield 等 (1992) 报道了一个用酵母 Nsp1 抗体鉴定的胡萝卜 100kDa 蛋白, 并利用和单子叶及双子叶植物细胞核交联法, 观察到其核定位信号 (NLSs) 与一个低亲和性的位点结合, 该位点属蛋白质性质且牢固地与核膜和核孔复合物结合。用交联法还鉴定出一些与 NLS 特异结合的多肽。这些多肽的亲亲和性和生化特性与 NLS-结合位点的蛋白相似 (Hicks and Raikhel 1995)。表明在植物中识别 NLS 的组分可能定位在核孔复合物上。

(二) 核质运输机制

蛋白和 RNA 分子不仅需要进入细胞核, 同样需要从细胞核运出。NPC 蛋白在核质运输、NPC 的装配及 NPC 插入到核膜等方面行使功能。这种活性运输是一种需能的饱和过程, 也是一种受体调节过程。大多数核转运蛋白均含有核定位信号 (NLSs) (Gorlich 1997)。NLS 由一个或多个基本氨基酸丛组成, 存在于核内这些靶标蛋白中。因而这种运输方式属 NLS 依赖型。

在动物系统中携带 NLS 的蛋白输入分为两步。首先是在 NPC 上的结合, 此过程依赖胞液某些组分的存在, 要求 GTP 提供能量, 并受到低温和 WGA 的阻碍。输入蛋白 α 、 β (importin α 、importin β) 和小核 GTP 酶 RAN 对于输入都是必需的 (Gorlich and Mattaj 1996)。作为受体复合物输入蛋白 α 、输入蛋白 β 在细胞质中与输入底物结合, 形