



中国科学院研究生教学丛书



植物生理与分子 生物学

第二版

余叔文 汤章城 主编

科学出版社

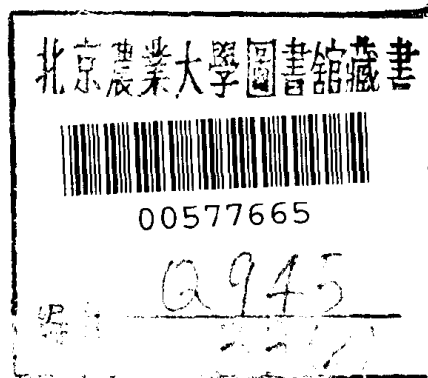
ND 02115

中国科学院研究生教学丛书

植物生理与分子生物学

第二版

余叔文 汤章城 主编



科学出版社

1998

内 容 简 介

本书是《中国科学院研究生教学丛书》生物学类的第一部。旨在反映植物生理与分子生物学的最新进展,及更好地满足研究生教学需要。

植物生理学作为一门独立学科,所研究的内容和范围在不断扩大和深入,最为明显的是分子生物学和遗传学的概念和技术更高地融入植物生理学中,鉴此,本书在第一版的基础上做了大量的增补,现全书共有8编53章。包括植物基因、细胞、光合作用、生物固氮、营养和代谢、激素、生长发育、感应及信息传导、环境与植物的关系等。几乎包括了植物生理学的全部领域。

本书的大多数作者是国内植物生理学各分支学科的学术带头人,其中7位是中国科学院院士。

相关专业研究生和科技工作者在阅读本书后会得到很多有益的启示。

图书在版编目(CIP)数据

植物生理与分子生物学/余叔文,汤章城主编. -2版. -北京:科学出版社,1998

(中国科学院研究生教学丛书)

ISBN 7-03-006058-X

I. 植… I. ①余…②汤… III. ①植物生理学-研究生-教材②植物-分子生物学-研究生-教材 IV. Q945

中国版本图书馆CIP数据核字(97)第19866号

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

北京科地亚印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1992年9月第一版 开本:787×1092 1/16

1998年1月第二版 印张:54 1/4

1998年1月第二次印刷 字数:1 264 000

印数:2 401—4 400

定价:79.00元

《植物生理与分子生物学》编辑委员会

主 编	余叔文	汤章城		
编 委	沈允钢	洪孟民	夏镇澳	宋鸿遇
	赵毓桔	卫志明	朱治平	王怀智
	吴梦淦	周兆康	曹祖恭	

《中国科学院研究生教学丛书》总编委会成员名单

主任 路甬祥

常务副主任 白春礼

副主任 李云玲 师昌绪 杨 乐 汪尔康
沈允钢 黄荣辉 叶朝辉 李 佩

委员 赵保恒 匡廷云 冯克勤 冯玉琳
朱清时 王 水 刘政凯 龚 立
侯建勤 颜基义 黄凤宝

《中国科学院研究生教学丛书》生物学科编委会成员名单

主 编 沈允钢

副主编 匡廷云

编 委 王亚辉 林克椿 施蕴瑜
周培瑾 龚岳亭

《中国科学院研究生教学丛书》序

在 21 世纪曙光初露,中国科技、教育面临重大改革和蓬勃发展之际,《中国科学院研究生教学丛书》——这套凝聚了中国科学院新老科学家、研究生导师们多年心血的研究生教材面世了。相信这套丛书的出版,会在一定程度上缓解研究生教材不足的困难,对提高研究生教育质量起着积极的推动作用。

21 世纪将是科学技术日新月异,迅猛发展的新世纪,科学技术将成为经济发展的最重要的资源和不竭的动力,成为经济和社会发展的首要推动力量。世界各国之间综合国力的竞争,实质上是科技实力的竞争。而一个国家科技实力的决定因素是它所拥有的科技人才的数量和质量。我国要想在 21 世纪顺利地实施“科教兴国”和“可持续发展”战略,实现邓小平同志规划的第三步战略目标——把我国建设成中等发达国家,关键在于培养造就一支数量宏大、素质优良、结构合理、有能力参与国际竞争与合作的科技大军。这是摆在我国高等教育面前的一项十分繁重而光荣的战略任务。

中国科学院作为我国自然科学与高新技术的综合研究与发展中心,在建院之初就明确了出成果出人才并举的办院宗旨,长期坚持走科研与教育相结合的道路,发挥了高级科技专家多、科研条件好、科研水平高的优势,结合科研工作,积极培养研究生;在出成果的同时,为国家培养了数以万计的研究生。当前,中国科学院正在按照江泽民同志关于中国科学院要努力建设好“三个基地”的指示,在建设具有国际先进水平的科学研究基地和促进高新技术产业发展基地的同时,加强研究生教育,努力建设好高级人才培养基地,在肩负起发展我国科学技术及促进高新技术产业发展重任的同时,为国家源源不断地培养输送大批高级科技人才。

质量是研究生教育的生命,全面提高研究生培养质量是当前我国研究生教育的首要任务。研究生教材建设是提高研究生培养质量的一项重要的基础性工作。由于各种原因,目前我国研究生教材的建设滞后于研究生教育的发展。为了改变这种情况,中国科学院组织了一批在科学前沿工作,同时又具有相当教学经验的科学家撰写研究生教材,并以专项资金资助优秀的研究生教材的出版。希望通过数年努力,出版一套面向 21 世纪科技发展、体现中国科学院特色的高水平的研究生教学丛书。本丛书内容力求具有科学性、系统性和基础性,同时也兼顾前沿性,使阅读者不仅能获得相关学科的比较系统的科学基础知识,也能被引导进入当代科学研究的前沿。这套研究生教学丛书,不仅

适合于在校研究生学习使用，也可以作为高校教师和专业研究人员工作和学习的参考书。

“桃李不言，下自成蹊。”我相信，通过中国科学院一批科学家的辛勤耕耘，《中国科学院研究生教学丛书》将成为我国研究生教育园地的一丛鲜花，也将似润物春雨，滋养莘莘学子的心田，把他们引向科学的殿堂，不仅为科学院，也为全国研究生教育的发展作出重要贡献。

第二版序

五年前，我们在原来为纪念已故的罗宗洛教授编写的《植物生理学专题讲座》的基础上，扩增内容，编辑成《植物生理与分子生物学》一书，仍由科学出版社出版，并由当时仍健在的殷宏章先生作序。本书为从事植物生理及相关领域研究的研究生提供了一本很好的教材，也为有关的研究人员提供了一本十分有用的参考书。为力求使这本教材能及时反映植物生理与分子生物学的最新进展，在中国科学院教育局的支持下，我们这次又作了较大幅度的修订和扩增。

植物生理学作为一门独立的学科，问世一百多年来，所研究的内容和范围在不断扩大和深入。殷先生在1991年4月所写的序中指出：“现在的植物生理学除了在宏观方面向环境、生态等综合方面发展外，还与分子生物学、细胞生物学、微生物学和遗传学等交叉渗透，植物生理科学的研究已从植物整体和器官的活动进入到细胞和细胞器的组成和功能的研究”。在过去的10年中，这一趋势确是变得越来越明显，分子生物学和遗传学的概念和技术已越来越多地融入植物生理的研究之中，甚至进入更为宏观的研究领域，出现了诸如分子生态学(molecular ecology)、分子农业生物学(molecular agrobiolgy)、分子育种(molecular breeding)等。这种交叉已经或正在使植物生理学的各个研究领域的面貌发生着前所未有的变化，同时也为植物生理的应用开辟了更为广阔的前景。植物生理过程的分子机理方面的研究也正在为生物工程不断提供新的思路。利用乙烯生物合成途径的酶学知识而构思的通过导入反义基因阻断乙烯生物合成，从而延迟果实成熟的技术，即是最为典型的例子之一。

在这次增订过程中，我们得到了中国科学院上海植物生理研究所、植物研究所、华南植物研究所以及北京大学、复旦大学、兰州大学、北京农业大学、南京农业大学、华南农业大学、华东师范大学、华南师范大学等单位的不少同行专家的大力支持和响应。经过这次修订和扩增，全书比第一版增加了20章，原有的大多数章节的内容也作了较大的修订，从而使本书更为充实、系统。

在本书增订前，殷宏章先生已于1992年11月离开人世了。罗宗洛、殷宏章两位先生，作为中国植物生理学研究和教育事业的开拓者和奠基人，为发展中国的植物生理学作出了卓越的贡献。我们希望以本书作为对已故的这两位卓越的植物生理学家的怀念，并鼓励中国的青年一代植物生理学家能沿着他们所开辟的道路，为开创我国植物生命科学的新局面，再创辉煌！

许智宏

1996年4月于北京

第一版序

四年前，我们编写了一本《植物生理学专题讲座》，当时只收刊了 23 讲，未能覆盖植物生理学全部领域，例如生理固氮问题就未纳入，发展迅速的分子生物学方面讨论亦不多。由于知识的积累和更新，有一些内容已跟不上时代步伐，读者建议补充内容再版，基于此点，就以中国科学院上海植物生理研究所举办的“高级植物生理学”的教材为基础，又特约了十多篇专题，组成了此书。本书在内容上既反映植物生理学各分支学科的最新进展，又全面展现植物生理学日益扩展的全貌。

在《植物生理学专题讲座》导言中曾提到，在一百多年前已出版植物生理学教科书。随着时代的进步，内容逐步深入。现在的植物生理学除了在宏观方面向环境、生态等综合方面发展外，还与分子生物学、细胞生物学、微生物学和遗传学等交叉渗透，植物生理科学的研究已从植物整体和器官的活动进入到细胞与细胞器的组成与功能的研究。在 30~40 年代，生物化学与生物物理学的兴起，将一些生理代谢过程深入到分子水平，将细胞结构的研究推进到大分子的组成和性能的研究，但那时分子生物学还未成为一个体系或学科。就我个人所见，分子生物学成为一个学科或体系，是在本世纪 60 年代中期，当时曾出版了几本专著，如《基因的分子生物学》、《发育的分子生物学》、《噬菌体与分子生物学起源》等。主要工作是在遗传学方面，从孟德尔定律（1865，1900 年重新发现）到基因学说（1926）、核酸分析（1965），把生物遗传机理问题推进到化学大分子水平，这是一个大突破。所以分子生物学这一“新”学科的产生和发展不过二三十年。在这方面最有贡献的有 G. D. Watson, F. H. C. Crick, M. Delbrick, 他们先后因此获得诺贝尔奖。分子生物学的兴起，立即波及到生物学各个学科，纷纷向微观靠近，植物生理学自不例外。正如 F. Steward 所说：“当今植物生理学受到最富有侵略性的分子生物学的冲击，但决不会被冲倒，因为一个分子不管有多么小，多么复杂，总不是活的吧。”实际上，植物生理学的范畴更广阔了，分析也更深入了，这是自然发展的趋势。从文献中可看出植物生理从分子水平上的研究的报告日益增多，以致有些期刊不得不增订、改名，如《植物生理学年评》在 1985 年改名为《植物生理与植物分子生物学年评》(Ann Rev of Plant Physiology and Plant Molecular Biology)，原因就是植物生理的发展重点已有改变，论文、综述中的分子观点多了，本书的定名也正符合学科演进的变化。

本书在选题和内容上介于高级教科书与科研专题综述之间，有细胞生理(结构、功能、培养、遗传变异)12 篇；光合作用(光化学、能量转化、碳固定、生态、效率等)8 篇；生物固氮 2 篇；生长发育 5 篇；激素 4 篇；逆境生理、病理等 7 篇，以及物质运转 3 篇等。这些方面近年来都有较快的进展，对比 1987 年出版的《植物生理学专题讲座》，选题增加了一倍，内容、分析也更深更广，特别是在分子水平上的工作，例如细胞运动的分子生物学，叶绿体的分子生物学，共生结瘤固氮的分子基础，植物冠瘿发生的分子生物学，植物与病原相互关系的分子(生物学)基础等。此外，在实际应用方面本书也有涉及，现代

栽培植物方法除了调节外界环境，控制水肥、病虫之外，开始进入改变植物的本质，即细胞工程，基因工程，有目的的人工“制造”所需要的植物了。在介绍新技术方法方面也有论述，如基因克隆、分子杂交等，为实际运用打下理论基础。

本书的作者都是从事多年科研与教学工作、熟悉国内外科研动态的专家，写作中结合自身的实际经验、体会和观点、见解，对资料的精选和分析评述深入浅出，自有独到之处。全书各章既有相互配合又有分工。另外，从所列的参考文献来看，许多是国内发表的研究成果，这也反映我国正在建立起自己的植物生理学。在《植物生理学专题讲座》的导言里，曾提到我国近代植物生理是从国外引入的，第一二代专业人员均系二三十年代在国外学习或工作过的，回国后建立实验室、教研组、研究机构并培植人才。50年代以后发展加快，虽经“文化大革命”的浩劫干扰，但也已康复，正继续发展。现在植物生理学各分支领域均有专门人才，结合国内条件自力更生地进行研究，有些工作已有扎实的基础，并进入国际学科发展的前沿。从本书的内容上也可窥豹一斑。

有人推论，21世纪将是生物学的时代，科学的中心将转移到中国。这一推论有一定道理，即以植物生理学而论，以中国的自然条件、人才智力、社会环境，都表明是有远大的发展前程的，并将对我国的科学发展和经济建设起一定的作用。同时，植物生理学科本身也将有一个跃进，这是令人振奋的。

殷宏章

1991年4月

目 录

《中国科学院研究生教学丛书》序	路甬祥 (i)
第二版序	许智宏 (iii)
第一版序	殷宏章 (v)

第一编 植物基因、细胞

第 1 章 植物基因的结构及其表达调控	洪孟民 (1)
第 2 章 花药和花粉培养	卫志明 (16)
第 3 章 植物原生质体培养和细胞杂交	夏镇澳 (30)
第 4 章 植物的遗传转化和基因工程	许智宏 刘春明 (54)
第 5 章 植物冠瘿发生的分子生物学	白永廷 唐 惕 (77)
第 6 章 高等植物细胞壁的结构和功能的分子生物学基础 颜季琼 张孝琪 龙 程 (93)
第 7 章 细胞运动的分子生物学	阎隆飞 马永泽 刘 雄 刘国琴 (113)
第 8 章 植物细胞间的物质运转	张伟成 (135)

第二编 光合作用

第 9 章 叶绿体的分子生物学	吴相钰 吴光耀 赵进东 (155)
第 10 章 叶绿体类囊体膜脂及叶绿素蛋白的结构与功能 匡廷云 彭德川 陈志强 (171)
第 11 章 光合作用的原初反应	徐春和 米华玲 (188)
第 12 章 叶绿体的电子传递	叶济宇 (198)
第 13 章 叶绿体的光合磷酸化	王国强 (212)
第 14 章 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶的结构、功能及组装 ...	李立人 (223)
第 15 章 C ₄ 二羧酸途径及其调节	施教耐 唐 犁 (237)
第 16 章 光呼吸	李明启 (248)
第 17 章 光合作用的限制因素	许大全 沈允钢 (262)

第三编 生物固氮

第 18 章 固氮酶的结构、功能和活性调节	陈 因 (277)
第 19 章 共生结瘤固氮的分子基础	宋鸿遇 (296)

第四编 营养和代谢

第 20 章 离子运转及其调节	倪晋山 (307)
第 21 章 高等植物细胞质膜的传递蛋白及其功能	焦新之 陈思学 (320)
第 22 章 无机营养	倪晋山 (336)
第 23 章 植物呼吸代谢	梁 峥 梁厚果 (344)
第 24 章 植物的氧代谢	王爱国 (366)

第 25 章	植物次生代谢及其调控	陈晓亚	(390)
第 26 章	高等植物的韧皮部运输	王新鼎	(401)

第五编 植物生长调节物质

第 27 章	植物生长调节物质概论	曹宗巽	(421)
第 28 章	生长素对基因表达的调节及其受体	邢 惕 张德颐	(426)
第 29 章	赤霉素的生物合成、代谢和作用机理	潘瑞炽	(439)
第 30 章	细胞分裂素的生物合成、代谢和作用机理	赵毓桔	(458)
第 31 章	脱落酸的生物合成、代谢与作用机理	周 燮 夏 凯	(476)
第 32 章	乙烯的生物合成和信号转导	李振国	(493)
第 33 章	其他植物生长调节物质	曹宗巽 周阮宝 赵毓桔	(512)

第六编 生长发育

第 34 章	植物的营养生长及其基因调控	白书农 谭克辉	(535)
第 35 章	植物的开花生理	王隆华	(546)
第 36 章	高等植物开花调控的分子基础	种 康 谭克辉 白书农	(563)
第 37 章	植物繁殖器官分化发育的分子基础	唐锡华	(579)
第 38 章	种子的形成和萌发	朱治平	(594)
第 39 章	果实的成熟及其调节	刘 愚	(610)
第 40 章	植物变态器官发育的分子基础	何玉科	(621)
第 41 章	光敏色素及光形态建成	童 哲	(633)

第七编 感应、信息传导

第 42 章	植物的 GTP 结合蛋白	黄 海	(655)
第 43 章	高等植物的命脉——维管束之谜	娄成后	(665)
第 44 章	根瘤菌与豆科宿主的共生及信号交换	宋鸿遇 曾维清	(681)
第 45 章	植物的它感作用	余叔文 孙文浩	(699)

第八编 植物与环境

第 46 章	植物对温度逆境的适应	苏维埃	(721)
第 47 章	对渗透和淹水胁迫的适应机理	汤章城	(739)
第 48 章	植物对盐胁迫的反应和耐盐性	刘友良 汪良驹	(752)
第 49 章	植物抗病的物质代谢基础	薛应龙 欧阳光察	(770)
第 50 章	植物抗病反应的分子机理	王 钧	(784)
第 51 章	植物的辐射敏感性	顾瑞琦 李 群	(808)
第 52 章	重力植物生理学	刘承宪	(824)
第 53 章	植物生理学中的数学模型	王天铎	(837)

第一编 植物基因、细胞

第 1 章 植物基因的结构 及其表达调控

洪孟民

(中国科学院上海植物生理研究所, 上海 200032)

目 次

- | | |
|------------|-------------------|
| 1. 基因的结构 | 2. 基因的表达调控 |
| 1.1 5'上游区 | 2.1 器官与组织专一性表达的基因 |
| 1.2 5'非翻译区 | 2.2 受环境因素诱导而表达的基因 |
| 1.3 编码区 | 2.3 基因表达的调节机理 |
| 1.4 3'非翻译区 | |

自从孟德尔用不同表型的豌豆品种进行杂交试验以探讨生物的遗传规律以来,一部遗传学的发展史反映了人类对基因不断深化认识的过程。特别在分子遗传学诞生以后,有关基因的结构、突变、表达、调节与克隆等方面的研究取得很大的进展,这不但帮助生物学各分支学科找到了深化自己研究问题的思路,同时也为解决医药与农业上的许多难题提供了新的技术与途径。但是目前对基因仍有许多不够了解的地方,还有许多基因尚未被克隆,这有待不同学科研究者的共同努力来完成。本文就近年有关植物中编码蛋白质的核基因的结构,以及表达调控方面的一些进展作一简单的介绍。

1. 基因的结构

在研究一个基因的结构之前,先要克隆到这个基因。目前常用来克隆植物中编码蛋白质的核基因的方法大致有以下几种:

- ①根据蛋白质中所测出的部分氨基酸顺序,合成一段与之相对应的由三联密码组成

的寡核苷酸,以此寡核苷酸为探针,从该植物的基因组文库与 cDNA 文库中分别钓出编码此蛋白质的基因与 cDNA 克隆。

②根据蛋白质中所测出的氨基酸顺序,合成一对或数对用于聚合酶链式反应(PCR)的引物,以植物总 DNA 为模板,扩增或分段扩增出所要克隆的基因或基因片段,再以此 DNA 片段为探针,从基因组文库与 cDNA 文库中分别钓出编码此蛋白的基因与 cDNA 克隆。

③如果基因的产物不明确或蛋白质不易提纯而无法测序,但是知道该基因突变后所出现的表型改变,则可用转座子标签法来分离基因^[10],该法是利用转座子在染色体上能够移动的特性,分离出由于转座因子插入而造成该基因表型改变的突变株,构建突变株的基因组文库,以转座子作探针,从文库中钓出能与转座子探针杂交的阳性克隆,然后以该克隆中转座子的旁邻顺序为探针,从野生型植物的基因组文库中钓出杂交阳性的克隆,这就有可能得到所要克隆的基因。也有用农杆菌中的 T-DNA 作插入突变来克隆基因的^[29],原理相同。

④现在已有许多植物如水稻、番茄与拟南芥等的限制片段长度多态性图谱(RFLP)被建立,因此可利用这种图谱,通过共分离分析找出与所要克隆基因有紧密连锁关系的分子标记,然后利用染色体步行或染色体着陆(chromosome landing)策略^[63],找到所要克隆的基因。

⑤如果有该基因的突变株或该基因受某种因素诱导表达,则可利用 mRNA 的差异显示法或减法克隆策略找到所要克隆的基因^[35]。除以上几种方法外,也有人用其他生物中已被克隆的同源基因的顺序作探针或据此合成引物,从所研究的植物中克隆出同源的基因。在克隆到基因与 cDNA 后,即可对它们进行测序,并将基因的全顺序与相应的 cDNA 顺序作比较,就可以初步了解该基因结构的概况,如基因转录起始点的位置,内含子的数目、位置及其长度,终止密码子与加 polyA 信号的位置等。通过基因的 cDNA 克隆在细菌细胞中的高表达,以纯化出它所编码的蛋白质,在测出该蛋白质氨基端的部分氨基酸顺序后,即可确定基因的翻译起始密码子,并推测出基因所编码蛋白质中的氨基酸顺序与蛋白质的相对分子质量 M_r 。

近年来,很多科学家对植物基因的结构进行了研究,结果表明它们与其他真核基因的结构很相似。下面将它们对植物基因中 4 个区域结构的研究结果简述如下:

1.1 5' 上游区

这是指基因转录起始点 5' 端上游包括启动子在内的一段很长的区域,其中包含着与基因转录起始与表达调控有关的许多元件。这个区域在结构上有以下几点值得注意。

①Joshi^[26]曾比较了 79 个高等植物基因启动区的 DNA 顺序,推导出在基因转录起始点附近的一致顺序(consensus sequence)是 CTCATCA。其中的一个 A 是转录起始的核苷酸,一般都将此核苷酸编号为 +1 位。转录本中的核苷酸位置均以正数表示,而 A 的 5' 上游区非转录核苷酸则以负数表示,A 的两边通常是嘧啶核苷酸。

②Joshi 的总结中还指出,在转录起始点上游 -32 ± 7 核苷酸对(bp)处有一段一致顺序 TCACTATATAG,简称为 TATA box,这些顺序对 RNA 聚合酶 I 准确地使基因

起始转录是必需的。在 TATA box 上游-75 bp 附近常有一致顺序 GC (T/C) CAATCT, 简称 CAAT box, 这些顺序有增强基因转录的作用。在有些植物基因中, 没有明显的 TATA box, 在另一些植物基因中, AGGA box 替代了 CAAT box。从转录起始位点到 CAAT box 附近这一区段通常被称为启动子或基础启动子。

③在 5' 端远上游区域中, 还存在对基因的表达有增强或阻遏作用的顺序、决定基因在特定时空表达的顺序以及对激素或外界胁迫有应答作用的顺序, 由于这些顺序对基因表达起调控作用, 因此统称为调控元件, 又由于它们与基因位于同一条 DNA 链上, 故又称顺式作用元件 (cis-acting element)。有些研究论文中提到的启动子有时也指包括了这些元件在内的很长一段区域。

1.2 5' 非翻译区

基因的转录起始位点到翻译起始密码子之间的一段顺序被称为 5' 非翻译区。该区的 5' 端是前体 mRNA 加帽 (7-甲基鸟嘌呤核苷) 的位点。有些基因的 5' 非翻译区中还有一些茎环结构, 这些茎环结构与翻译起始密码子的旁邻顺序对翻译的效率都有影响^[23]。此外在有些植物基因的 5' 非翻译区中还鉴定出有内含子存在。如在 *Ubiquitin* 基因、*Sh* 基因、*Actin* 基因、*Adhl* 基因与 *Wx* 基因的 5' 非翻译区中均有内含子存在, 且这些内含子都有增强基因表达的作用^[37]。

1.3 编码区

这是指从翻译起始密码到终止密码之间的一段区域, 或者说是指这一区域中的所有外显子部分。

①Kozak^[30]比较了 47 种植物基因与植物病毒基因中翻译起始位点附近的 23 个核苷酸, 除了一个基因例外, 其余的都是从 5' 端的第一个 AUG 作为翻译起始密码子的。例外的是菜豆的凝集素基因, 它的转录本 5' 端有 4 个 AUG, 但彼此的读码框不同。可能由于前面 3 个 AUG 的旁邻顺序不适宜核糖体的识别而不被使用, 第 4 个 AUG 是真正的翻译起始密码子。

②关于编码区外显子中 4 种核苷酸的比例, Murray 等^[45]统计了 54 种单子叶植物基因与 153 种双子叶植物基因, 总结出单子叶植物基因的 AU 含量为 43%, 双子叶植物基因中 AU 含量为 54%。主要的差别是发生在密码子的第 3 个碱基上, 双子叶植物基因对 A、U、C、G 4 种碱基的选用机率基本相似, 而单子叶植物基因则偏向于选择 A 与 U。

③像其他真核基因一样, 植物基因的编码区中也常有数目不等的内含子, 而且有些编码区中的内含子也有增强基因表达的作用^[8]。

④有些真核基因中的一个外显子正好对应此基因所编码蛋白质中的一个结构域, 因此有人推测在基因演化过程中, 一个内含子可能会带着相邻的外显子在基因间飘移, 从而构成由不同结构域组成的不同蛋白质分子。

1.4 3'非翻译区

这是指转录本中终止密码子后面的一段顺序,这段顺序中也有一些调控元件,它们对 mRNA 的稳定性和翻译的效率均起重要的调节作用。

①Angenon 等^[2]分析了 748 种植物基因中围绕终止密码子的 18 个核苷酸顺序,总结出所有 3 种已知的终止密码子都能被植物基因用作翻译终止讯号,但使用的比例则因植物的不同而有差别。单子叶植物基因使用 UGA 作为终止密码的占 46%,UAA 与 UAG 的分别占 28%与 26%,而双子叶植物基因首选 UAA 占 46%,而用 UGA 与 UAG 的分别为 36%与 18%,总之,琥珀密码子 UAG 选用的百分比最低。

②在 mRNA 末端有 1 或 2 个加 polyA 信号,多数植物基因均为 AAUAAA,有少数基因其中的个别核苷酸有不同。有些真核基因还有细胞质加 polyA 信号。

2. 基因的表达调控

在植物的一个生命周期,即从种子胚到下一代种子胚的形成过程中,要经过许多不同的发育阶段与形成许多不同的组织与器官。这些过程都是与基因时空专一性表达密切相关的。同时,植物的生长与发育也离不开光、温度等外界环境,而干旱、水涝、盐碱、甚至病虫害的侵袭等也会影响植物的正常生长与发育。因此,弄清基因时空表达以及环境因素如何诱导基因表达的分子机理在理论上与实际应用上都有重要的意义。

2.1 器官与组织专一性表达的基因

一般用于确定某个基因在何种组织中专一表达的方法有以下几种:

①以基因编码区中的一段顺序为探针,与从不同组织或器官中抽提出的总 RNA 进行 Northern 杂交。

②将待测基因的启动子(包括 5'远上游区)DNA 与一种报告基因的编码区及 3'端终止区连接,建成融合基因,经转化植物并得到再生植株后,用组织化学或其他分析方法,检测该报告基因在转化植株的何种组织与细胞中表达。常用的报告基因有 *GUS* 基因,*CAT* 基因与 *LUS* 基因等。

③将基因所编码的蛋白制备出抗体,对植物的不同组织切片进行免疫原位杂交。近年来用上述方法已初步确定了一些在不同植物的各种组织中专一性表达的基因,现各举一例介绍如下:

在营养器官中:

(1) 编码 Rubisco 小亚基、参与光合作用中固定 CO₂ 的 *rbcS* 基因 它们主要在叶子的叶肉细胞、叶表面的保卫细胞,中脉与绿色组织细胞中表达^[3]。

(2) 编码富含羟基脯氨酸的糖蛋白的 *HRGP* 基因 此种糖蛋白是植物细胞壁的主要结构成分,有防御病菌感染的作用,主要在茎的栅状细胞、表皮细胞与滴漏细胞中表达^[13]。

(3) 编码S-腺苷酰甲硫氨酸合成酶并参与多胺与乙烯生物合成的 *Sam-1* 基因主要在维管组织的木质部、韧皮部, 厚壁组织与根的皮肤中表达^[50]。

在生殖器官中:

(1) *P2* 基因 只在雄蕊的成熟花粉与花粉管中表达, 它所编码的蛋白与聚半乳糖醛酶有同源性, 推测此蛋白参与花粉管萌发与生长时的果胶解聚作用^[7]。

(2) *def* 基因 它是金鱼草中编码一种转录因子的基因, 该基因发生突变后即造成金鱼草的雄性器官转换成不正常的雌性器官, 它只在花器官的雄蕊中表达^[58]。

(3) *PAL 2* 基因 它编码苯丙氨酸解氨酶, 参与花色素的合成, 只在花瓣中表达^[36]。

在种子中:

(1) 编码大豆贮藏蛋白的 *Gy4* 基因 它只在胚乳组织中表达^[21]。

(2) *O2* 基因 它是玉米中编码一种转录因子的基因, 该因子调节玉米醇溶蛋白基因的表达, *O2* 基因只在玉米的胚乳中表达^[41]。

(3) 编码禾谷类 α -淀粉酶的 *α Amyl* 基因 当种子吸水后开始萌发时, 该基因在糊粉层中表达^[27]。

除了上述几个例子外, 近年来还鉴定出了一些专一在果实、块茎与根瘤中表达的基因, 此处不一一列举。但要指出的是: ①许多组织专一性表达的基因, 往往也是发育阶段专一性表达的基因, 如一些贮藏蛋白基因。②有些外界因素会改变基因表达的部位。如土豆的 *Class I patatin* 基因, 它编码土豆的贮藏蛋白, 主要在块茎中表达, 在叶与茎中不表达。但当块茎与腋生芽被除去后, 该基因即在茎与叶柄中表达^[48]。此外蔗糖也可诱导此基因在叶与茎中表达^[53]。

2.2 受环境因素诱导而表达的基因

一些非生物性胁迫因素如高温、低温、干旱、水涝、盐碱、重金属离子与创伤以及一些生物性胁迫因素如致病菌的感染与根瘤菌的入侵等均能诱导植物基因的表达, 在胁迫因素与基因表达之间有一个很复杂的信号传导过程, 本书有另文介绍, 此处只介绍几个受这些因素诱导的基因的例子。

2.2.1 热休克基因

当在正常温度中生长的植物突然转到 40℃ 左右温度的环境中时, 有一组称为热休克基因很快表达。这些基因所编码蛋白的 M_r 有 80~90 kD, 65~75 kD 与 15~30 kD 等几种, 一些植物中的热休克基因已经被克隆, 并鉴定出了它们 5' 上游区中的一些调控元件, 并同其他生物热休克基因的调控元件在顺序上有很高的同源性^[56]。

2.2.2 低温诱导的基因

有报道说将一些植物先在非冰冻的低温中暴露一些时候, 再转到结冰的温度环境中时, 它们就能在一段时间内耐受这种结冰的环境。研究表明在这种低温处理过程中植物合成了一些蛋白。Kurkela 等^[31]从拟南芥中克隆了冷诱导与 ABA 诱导的基因, 并对它的