

拟南芥 2-甲基-6-叶绿基-1,4-苯醌甲基转移酶启动子的分离及表达特性分析

刘宾^{1,3}, 王磊^{1,2}, 杨娇艳^{1,4}, 张伟^{1,2}, 范云六^{1,2}

1 中国农业科学院生物技术研究所, 北京 100081

2 国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081

3 河北大学生命科学学院, 保定 071002

4 华中师范大学, 武汉 430000

摘要: 维生素 E 是一类人体必需的脂溶性抗氧化剂, 具有重要的生理功能。2-甲基-6-叶绿基-1,4-苯醌甲基转移酶 (MPBQ MT) 是天然维生素 E 合成途径中的关键酶之一, 催化 MPBQ 甲基化, 生成 DMPBQ。从拟南芥分离了 MPBQ MT 基因 1018bp 的启动子序列, 构建了含该启动子和 GUS 报告基因的植物表达载体, 通过农杆菌介导转化拟南芥, 获得了转基因植株。GUS 组织化学染色结果表明, 在 MPBQ MT 启动子驱动下, 报告基因 GUS 在拟南芥的茎、叶、花萼、雄蕊、种荚均有表达, 且在茎、叶、种荚中表达量较高, 而在根、花瓣和种子中则没有观察到 GUS 基因的表达, 表明 MPBQ MT 基因可能仅在拟南芥幼嫩茎、叶、种荚等绿色组织中特异性高表达。

关键词: 拟南芥, 维生素 E, 生育酚, 2-甲基-6-叶绿基-1,4-苯醌甲基转移酶 (MPBQ MT), 启动子

Isolation and Characterization of 2-methyl-6-phytyl-1, 4-benzoquinol Methyltransferase Gene Promoter from *Arabidopsis thaliana*

Bin Liu^{1,3}, Lei Wang^{1,2}, Jiaoyan Yang^{1,4}, Wei Zhang^{1,2}, and Yunliu Fan^{1,2}

1 Biotechnology Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Science, Beijing 100081, China

2 National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, NRCRI, Beijing 100081, China

3 College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China

4 Huazhong Normal University, Wuhan 430000, China

Abstract: Vitamin E, or tocopherol, is a lipid-soluble antioxidant and essential for human health. 2-methyl-6-phytyl-1, 4-benzoquinol methyltransferase (MPBQ MT), one of the key enzymes in vitamin biosynthetic pathway in plants, converts 2-methyl-6-phytyl-1,4-benzoquinol (MPBQ) to 2,3-dimethyl-6-phytyl-1,4-benzoquinol (DMPBQ). In this study, we isolated the 1018bp promoter of *Arabidopsis* MPBQ MT gene. The promoter was fused with GUS reporter gene and this expression cassette was introduced into wild *Arabidopsis* by *Agrobacterium*-mediated transformation. GUS staining shows that GUS gene was expressed in stems,

Received: April 20, 2007; Accepted: June 4, 2007.

Supported by: the National Key Basic Research and Development Plan of China (No. 2004CB117203).

Corresponding author: Wei Zhang. Tel: +86-10-62136470; Fax: +86-10-62136470; E-mail: zwcaas@hotmail.com

国家重点基础研究发展规划(973 项目)资助项目(No. 2004CB117203).

leaves, calyxes, stamens and siliques in transgenic *Arabidopsis* plants, with higher expression in green tissue such as stems, leaves, siliques, while invisible in roots, petals, and seeds. The data indicate that *MPBQ MT* gene promoter was likely to be expressed preferentially in green tissues such as stems, leaves, and young siliques.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*, Vitamin E, Tocopherol, 2-methyl-6-phytyl-1,4-benzoquinol methyltransferase (*MPBQ MT*), Promoter

维生素 E 又称生育酚(tocopherol), 可以清除生物体内的活性氧(Reactive Oxygen Species)和自由基(Free Radicals), 是人体必需的一类脂溶性维生素^[1], 具有重要的抗氧化功能。

根据侧链的饱和程度, 维生素 E 分为生育酚和三烯生育酚(tocotrienol)两大类, 又根据芳香环上甲基的位置和数量, 可以分为 α 、 β 、 γ 、 δ -生育酚和 α 、 β 、 γ 、 δ -三烯生育酚^[2]。天然存在的生育酚和三烯生育酚中, 芳香环完全被甲基化的 α -生育酚生物活性最高, β 、 γ 、 δ -生育酚的活性分别为 α -生育酚的 50%、10%、3%; α 、 β -三烯生育酚分别为 α -生育酚的 30% 和 5%^[3]。 α -生育酚大多存在于植物绿色组织中, 但这些组织中的总生育酚水平却非常低(10~50 μ g/g 鲜重)^[4]。植物的非绿色组织(如大多数油料作物的种子)中总生育酚含量常常比较高(500~2000 μ g/g 鲜重), 而其中 α -生育酚的含量却比较低(84~200 μ g/g 鲜重), 绝大多数为它的生物合成前体— γ -生育酚^[4]。例如, 占世界食用油消费 30% 的豆油, 虽然平均每 100g 豆油中就含有 100mg 总生育酚^[5], 但是维生素 E 的活性却很低, 因为其中只有不到 10% 为 α -生育酚, 大多为 γ -生育酚(60%~65%) 和 δ -生育酚(20%~26%)^[6]。*MPBQ MT* 是维生素 E 合成中的关键酶之一, 催化 2-甲基-6-叶绿基-1,4-苯醌(*MPBQ*) 的甲基化, 产生 2,3-二甲基-6-叶绿基-1,4-苯醌(*DMPBQ*)^[7]。*MPBQ* 和 *DMPBQ* 能够在生育酚环化酶(TC)的催化下分别产生 δ 、 γ -生育酚^[8]。 δ 、 γ -生育酚在维生素 E 合成途径中的最后一种酶 γ -生育酚甲基转移酶(γ -TMT)作用下分别甲基化生成 β 、 α -生育酚^[9]。

研究表明生育酚环化酶的活性在植物自然发育或胁迫过程中对生育酚合成没有明显影响^[10]。在转基因大豆中种子特异表达的 *MPBQ MT* 基因, 使大豆中的 δ -生育酚由原来占总生育酚 20% 降低到占 2%, *MPBQ MT* 突变体拟南芥种子中 δ -生育酚含量累积增加, γ -生育酚含量降低^[3]。因此, *MPBQ MT* 表达及活性在决定植物维生素 E 的组成中起着重要作用。

本研究分离了拟南芥 *MPBQ MT* 基因上游

1018bp 的启动子序列, 以 *GUS* 作为报告基因, 转化拟南芥, 对该启动子的表达特性进行了初步分析研究, 为深入研究 *MPBQ MT* 基因在植物体内的表达特性和植物维生素 E 代谢途径的表达调控奠定了基础。

1 材料和方法

1.1 材料

1.1.1 植物材料

拟南芥(*Arabidopsis thaliana* ecotype Columbia) 由本实验室保存。

1.1.2 菌种和载体

大肠杆菌(*E.coli*) 菌株 DH5 α 、农杆菌菌株 GV3101 等由本实验室保存; pBI121 质粒由本实验室保存; pGEM-T Easy Vector 购自 Promega 公司。

1.1.3 酶和试剂

各种限制性内切酶和修饰酶购自 Promega 公司、New England Biolabs 公司、TOYOBO 公司和宝生物工程(大连)有限公司; X-gluc 购自 Sigma 公司; 其他化学药品均为国产分析纯试剂; DNA 回收使用天根生化科技(北京)有限公司的离心柱型琼脂糖凝胶 DNA 回收试剂盒; 引物合成与 DNA 测序由北京奥科生物技术有限公司完成。

1.2 实验方法

1.2.1 拟南芥总 DNA 的提取

以叶片为材料, 采用 SDS 法提取拟南芥总 DNA。

1.2.2 *MPBQ MT* 基因启动子的分离

根据拟南芥全基因组序列的 *MPBQ MT* 基因(AT3G63410.1) 序列, 推测出其启动子的序列, 合成下列引物: FW :5'-AAGCTTtactcctcacacacggttg-3'; RV₁ :5'-TCTAGAtctatcaccaattctccgcc-3'。引物 5'端分别添加 *Hind*III 和 *Xba*I 的酶切位点。取拟南芥基因组 DNA 20 ng 为模板, 以 FW 和 RV₁ 为引物, 进行 PCR 反应, 条件为: 94 $^{\circ}$ C 预变性 4min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 58 $^{\circ}$ C 退火 45 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 70 s, 30 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min。获得约 1 kb 的 PCR 产物, 经 1% 的琼脂糖

凝胶电泳回收纯化, 连接到 pGEM-T Easy 载体, 构建重组质粒 pMPBQ MT-promoter 并转化 *E. coli* 菌株 DH 5 α , 将酶切鉴定获得的阳性克隆进行序列测定分析。

1.2.3 植物表达载体的构建

提取测序正确的 pMPBQ MT-promoter 质粒, 用 *Hind*III 和 *Xba*I 双酶切, 经 1%琼脂糖凝胶电泳, 回收纯化。将植物表达载体 pBI121 用 *Hind*III 和 *Xba*I 双酶切, 1%琼脂糖凝胶电泳, 回收纯化。T4 DNA 连接酶连接两个片段, 构建 pBI121-MPBQ MT-promoter 重组质粒。对获得的阳性克隆进行酶切鉴定。

1.2.4 拟南芥的转化

将 pBI121-MPBQ MT-promoter 质粒电击转化转入农杆菌 GV3101 中, 挑取含有 pBI121-MPBQ MT-promoter 质粒的 GV3101 单菌落, 接种于 5 mL YEB (Kan 50 mg/L, Rif 50 mg/L) 液体培养基中, 28 $^{\circ}$ C, 250 r/m 培养 36 h。按照 1:100 转接至 200 mL YEB (Kan 50 mg/L, Rif 50 mg/L) 液体培养基中, 28 $^{\circ}$ C, 250 rpm 培养至 OD_{600} 为 1.3~1.6。10,000 r/min 离心 5~7 min, 收集菌体。菌体重悬于约 2 倍体积的 10%(W/V) 的蔗糖溶液中至 OD_{600} \approx 0.6 左右, 加入 Silwet 70 (Sigma 公司) 至终浓度为 0.02%(V/V)。采用粘花法转化拟南芥, 收获种子, 在含有 Kan 50 mg/L 的 1/2 MS 培养基上筛选, 获得抗性植株。

1.2.5 抗性植株 PCR 检测

提取抗性植株基因组 DNA, 以其为模版进行 PCR 检测。引物序列如下: FW: 5'-AAGCTTtactcctcacacacggtg-3'; RV₂: 5'-ttcttgattatgaccacac-3', 其中 RV₂ 是 pBI121 载体上的 *GUS* 基因中的引物。PCR 条件: 94 $^{\circ}$ C 预变性 4 min; 94 $^{\circ}$ C 变性 30 s, 58 $^{\circ}$ C 退火 45 s, 72 $^{\circ}$ C 延伸 90 秒, 30 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min; 琼脂糖凝胶电泳检测。

1.2.6 GUS 染色

22 $^{\circ}$ C, 16 h 光照/8 h 黑暗条件下培养拟南芥, 取不同生长时期的转基因植株进行 GUS 染色(37 $^{\circ}$ C, 过夜), 脱色后在体视镜下(Nikon DIGITAL CAMERA Dxm 1200F)观察染色结果。GUS 染液配方(1 mL): 二甲基亚砷(DMSO)50 μ L; X-gluc 0.5 mg; 100 mol/L 磷酸缓冲液 pH7.0 980 μ L; 5 mol/L 铁氰化钾 10 μ L; 5 mmol/L 亚铁氰化钾 10 μ L; Triton X-100 1 μ L。脱色液配方: 乙醇: 乙酸=9:1。

2 结果与分析

2.1 MPBQ MT 启动子序列结构特征分析

根据拟南芥 *MPBQ MT* 的基因信息(AT3G63410.1), 通过 <http://www.arabidopsis.org> 网站分析拟南芥 *MPBQ MT* 的基因组序列, 发现 *MPBQ MT* 与其相邻的另外一个基因 *AGGI*(AT3G63420.1)之间有

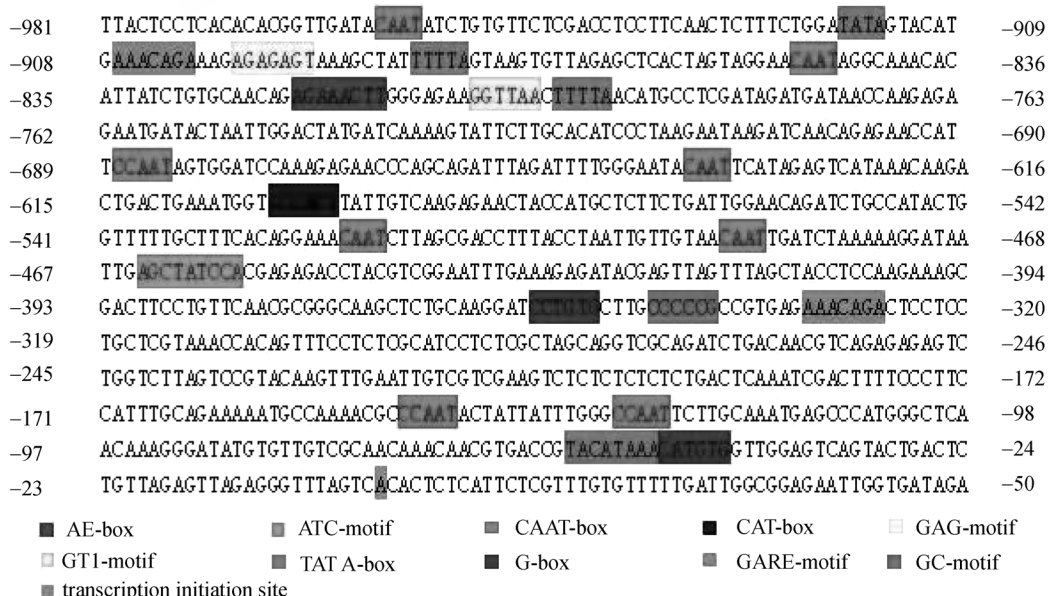


图 1 拟南芥 *MPBQ MT* 基因启动子 DNA 序列及其特征分析
Fig. 1 Sequence and analysis of Arabidopsis *MPBQ MT* gene promoter

383bp 的非转录区, 且二者的转录方向相反, 推测这一段 DNA 序列为二者启动子共用区段。本研究将 *MPBQ MT* 基因上游 1018bp 的序列推测为 *MPBQ MT* 基因的启动区域, 经 PCR 扩增获得该启动子。

用 PlantCARE 数据库^[11,12]对 *MPBQ MT* 启动子进行分析, 预测到的顺式作用元件中有 5 种与光调控有关, 同时还发现 1 个与赤霉素有关的元件, 1 个分生组织表达顺式调控元件和 1 个缺氧诱导增强

子。推测的 TATA-box 和 CAAT-box 位于转录起始位点上游 49 和 121bp 处(图 1)。*MPBQ MT* 启动子区域含有大量的与光调控有关的元件, 说明 *MPBQ MT* 的表达可能受光的调控。

2.2 抗性植株 PCR 检测

经卡那霉素筛选, 共获得 20 个卡那抗性株系, 以此抗性植株的基因组为模板, FW 和 RV₂ 为引物, 进行 PCR 扩增来检测抗性植株, 最终获得 16 个 PCR



图 2 转基因拟南芥不同生长时期的 GUS 组织化学染色

Fig. 2 GUS-staining in transgenic Arabidopsis

A: 2 d old seedling; B: 5 d old seedling; C: 10 d seedling; D: cotyledon of 20 d old; E: leaf of 25 d old; F: root of 30 d old; G: flower; H: silique I seeds

阳性株系。

2.3 GUS 组织化学染色

对获得的 16 个 PCR 阳性转基因拟南芥株系进行 GUS 染色, 其中 12 个株系为阳性。挑选具有代表性的株系分别在其萌发、生长、开花和结果的不同时期进行 GUS 组织化学染色, 结果表明不同株系表达模式基本相同(图 2)。

在 22℃, 16 h 光照/8 h 黑暗条件下, 转基因拟南芥萌发 2 d 后, 进行 GUS 染色观察发现 GUS 在子叶、上胚轴表达很强, 在下胚轴和胚根上没表达(图 2-A); 生长 5 d 后, 茎尖分生组织表达最强, 子叶和上胚轴次之, 根和下胚轴不表达(图 2-B); 10 d 后转基因拟南芥除根部没有表达, 其他部位均有表达, 其中茎尖分生组织表达最强(图 2-C); 生长 20 d 后的转基因植株的根仍没有表达, 而子叶、真叶及真叶的表皮毛均有较强的表达(图 2-D、E、F); 生长 30 d 后的植株, 在花器官的花萼、花药、花丝均有表达, 其中花萼表达最强, 花药和花丝表达较低(图 2-G), 在即将成熟的种荚中表达量很高(图 2-H), 在种子中没有观察到表达(图 2-I)。

从图 2 可以看出, *MPBQ MT* 启动子活性最强的部位是茎尖, 其次是叶片、茎、花萼、雄蕊、种荚, 而在根和种子中未观察到表达, 说明该启动子的表达具有明显的组织特异性。

3 讨论

生育酚是一组苯环上有多个甲基的苯并二氢吡喃衍生物, 都具有一个疏水侧链和一个芳香环的极性头部, 当参与膜组成时, 它们的疏水侧链插入脂双层分子的疏水核心, 而极性头部保留在膜的表面^[4]。生育酚能有效清除脂类过氧化及光合过程产生的单线态氧、过氧化氢、超氧阴离子、羟基自由基等活性氧^[13,14,15], 使膜免受脂类过氧化物的伤害, 维护生物膜的完整性和稳定性^[16]。本实验室在对拟南芥尿黑酸叶绿醇转移酶(HPT)和 γ -TMT 启动子的研究中发现 γ -TMT 主要在茎叶等绿色组织中表达^[17], 而控制维生素 E 合成总含量的 HPT 基因的表达模式则与之相反, 主要在根中表达^[18], 这与 α -生育酚主要存在于绿色植物组织里, 但绿色组织中总生育酚含量较低的相关报道相一致。在植物的非绿色组织中, 比如大多数油料作物的种子中, 总生育酚含量

很高, 但其中累积的主要是 γ -生育酚和三烯生育酚^[19]。除了作为抗氧化剂和维持膜稳定性以外, 生育酚还可能参与细胞内信号转导和光系统 II 的电子传递循环^[20]。到目前为止, 生育酚合成所必需基因都在蓝细菌和拟南芥中找到^[2,7,21-26]。Welsch 等人的研究发现光合作用和光合保护具备共同的调控机制^[26]。由此推想, 既然生育酚在植物中具有抗氧化和光合保护功能, 那么破坏或损坏生育酚合成, 应会提高植物对氧化胁迫的敏感性。然而, 在最适光照和高光照两种条件下, 拟南芥 *VTE1* 突变体尽管完全不能合成生育酚, 但其生长量只减少 10%~15%, 而且即使暴露在 850 μmol 光子 $\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强下, 叶绿素含量和光合量子产率的减少也很小^[7]。推测, 生育酚对光合器官的保护是非必需的, 存在另外的抗氧化剂或保护机制, 并且能对生育酚缺乏进行功能补偿。比如, 在 chIP 转基因烟草中, 双糖牛儿基还原酶活力下降, 而在叶片中则通过选择性累积叶黄素环状色素来补偿, 并使植物体具有长期光适应性, 避免了光氧化损伤^[27]。但在对 α -生育酚相关的一些研究中发现 α -生育酚、抗坏血酸、谷胱甘肽和鼠尾草酸之间存在补偿机制^[20,28], 植物体中某种抗氧化剂缺乏会引起其他抗氧化剂或光保护的积累和增强, 表明生育酚和其他抗氧化剂之间存在协同效应。

目前, 关于维生素 E 合成途径中的关键酶的研究主要集中在尿黑酸叶绿醇转移酶(HPT)和 γ -生育酚转甲基酶(γ -TMT)上, 关于 *MPBQ MT* 的研究报道还较少。为了了解拟南芥中 *MPBQ MT* 的表达特性, 本研究从拟南芥中分离了 *MPBQ MT* 启动子, GUS 染色发现由该启动子驱动的报告基因 *GUS* 在拟南芥种子中未见表达, 而已有文献报道中均发现种子中含有较高的 γ -生育酚, 且 *MPBQ MT* 在种子中也有一定表达 (<http://signal.salk.edu/cgi-bin/tdnae-xpress>), 推测这可能是由于本研究只取了转基因植株授粉后 23 d 的种子进行检测, *MPBQ MT* 启动子可能仅在种子发育的某一阶段表达或仅在种子的某一特定部位表达。

根据基因表达芯片数据(<http://signal.salk.edu/cgi-bin/tdnaexpress>)可知 *MPBQ MT*(*At3g63410*)在拟南芥子叶、成熟叶片、叶柄、花梗中表达最高, 下胚轴、茎、果荚、茎尖等组织次之, 这与本研究中 GUS 的

染色结果基本一致; 该表达谱还表明 *MPBQ MT* 在花瓣中有一定的表达, 根中有少量表达, 雄蕊和花粉中只有痕量表达, 而本研究中在花瓣以及根中没有观察到 GUS 的表达, 在雄蕊中 GUS 存在明显的表达, 推测这种差异产生的原因可能是由于取样的部位和时期不同造成的、也可能是因为该芯片数据是 RNA 水平上的分析, 而 GUS 组织染色是蛋白水平上的分析。根据该芯片表达谱信息还可知拟南芥 *MPBQ MT* 基因在不同的生物逆境和非生物逆境中的表达与对照基本一致 (isoxaben 除外), 但光逆境条件下 *MPBQMT* 的表达特性尚未有研究数据。在本研究中, 通过对 *MPBQ MT* 启动子进行序列分析发现该序列中存在 5 个光调控元件, 说明该启动子很可能受光的调控, 该启动子在光逆境条件下的表达方式以及相关的调控元件也还有待于进一步的分析研究。

4 结论

通过对 PCR 阳性植株的整个生长周期的不同时期进行 GUS 组织化学染色表明: *MPBQ MT* 启动子是一个具有组织特异性的启动子, 其在拟南芥的茎、叶、花萼、雄蕊、种荚均有表达, 且在茎、叶、种荚等绿色组织中高表达, 而在根、种子和花瓣等组织中则没有观察到表达。

REFERENCES

- [1] Sattler SE, Cheng Z, DellaPenna D. From *Arabidopsis* to agriculture: engineering improved vitamin E content in soybean. *Trends in Plant Science*, 2004, **9**(8): 365–367.
- [2] Dean DellaPenna, Barry J Pogson. Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, **57**: 711–738.
- [3] Alison L, Van Eenennaam, Kim Lincoln *et al.* Engineering vitamin E content: from *Arabidopsis* mutant to soy oil. *The Plant Cell*, 2003, **15**: 3007–3019.
- [4] Grusak MA, Dellapenna D. Improving the nutrient composition of plants to enhance human nutrition and health. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, **50**: 133–161.
- [5] Eitenmiller RR. Vitamin E content of fats and oils: Nutritional implications. *Food Technology*, 1997, **51**(5): 78–81.
- [6] Tan B. Palm carotenoids, tocopherols and ocotrienols. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 1989, **66**: 770–776.
- [7] Shintani DK, Cheng Z, DellaPenna D. The role of 2-methyl-6-phytylbenzoquinone methyltransferase in determining tocopherol composition in *synechocystis* sp. *PCC6803*. *FEBS Lett*, 2002, **511**: 1–5.
- [8] Porfirova S, Bergmuller E, Tropf S *et al.* Isolation of an *Arabidopsis* mutant lacking Vitamin E and identification of a cyclase essential for all tocopherol biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, **99**(19): 12495–12500.
- [9] Shintani D, Dellapenna D. Elevating the vitamin E content of plants through metabolic engineering. *Science*, 1998, **282**: 2098–2100.
- [10] Eva Collakova, Dean DellaPenna. The role of homogentisate phytyltransferase and other tocopherol pathway enzymes in the regulation of tocopherol synthesis during abiotic stress. *Plant Physiology*, 2003, **133**(2): 930–940.
- [11] Lescot M, Déhais P, Moreau Y *et al.* PlantCARE: a database of plant cis-acting regulatory elements and a portal to tools for in silico analysis of promoter sequences. *Nucleic Acids Research*, 2002, **30**(1): 325–327.
- [12] Stephane Rombauts, Patrice Déhais, Marc Van Montagu *et al.* PlantCARE, a plant cis-acting regulatory element database. *Nucleic Acids Research*, 1999, **27**(1): 295–296.
- [13] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress and signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 2004, **55**: 373–399.
- [14] Kanwischer M, Porfirova S, Bergmüller E, Därmann P. Alterations in tocopherol cyclase activity in transgenic and mutant plants of *Arabidopsis* affect tocopherol content, tocopherol composition, and oxidative stress. *Plant Physiology*, 2005, **137**: 713–723.
- [15] Sergi Munne-Bosch. The role of α -tocopherol in plant stress tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 2005, **162**: 743–748.
- [16] Sattler SE, Gilliland LU, Magallanes-Lundback M, Pollard M, DellaPenna D. Vitamin E is essential for seed longevity and for preventing lipid peroxidation during germination. *The Plant Cell*, 2004, **16**: 1419–1432.
- [17] Zhou J, Wang L, Du JM, *et al.* Isolation and characterization of γ -TMT gene promoter from *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Biotechnology*, 2006, **22**: 835–839.
- [18] Zhu YX, Wang L, Zhang L, *et al.* Isolation and characterization of homogentisate phytyl-transferase (*HPT*) gene promoter from *Arabidopsis thaliana*. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, **33**(4): 554–559.
- [19] Munne-Bosch S, Falk J. New insights into the function of tocopherols in plants. *Planta*, 2004, **218**(3): 323–326.
- [20] Munne-Bosch S, Alegre L. Drought-induced changes in the redox state of α -tocopherol, ascorbate, and the diterpene carnolic acid in chloroplasts of Labiatae species differing in carnolic acid contents. *Plant Physiology*, 2003, **131**: 1816–1825.
- [21] Sandorf I, Hollander-Czytko H. Jasmonate is involved in the induction of tyrosine aminotransferase and tocopherol

- biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2002, **216**: 173–179.
- [22] Cahoon EB, Hall SE, Ripp KG *et al*. Metabolic redesign of vitamin E biosynthesis in plants for tocotrienol production and increased antioxidant content. *Nature biotechnology*, 2003, **21**: 1082–1087.
- [23] Falk J, Andersen G, Kernebeck B *et al*. Constitutive overexpression of barley 4-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase in tobacco results in elevation of the vitamin E content in seeds but not in leaves. *FEBS Letters*, 2003, **540**: 35–40.
- [24] Qi Q, Karunanandaa B, Taylor DC. Metabolic engineering of tocopherol biosynthesis for increased tocopherol content in *Arabidopsis* and *Synechocystis* sp. PCC6803. *Plant Physiology*, 2003, **1074**(Suppl): 326–337.
- [25] Sattler SE, Cahoon EB, Coughlan SJ *et al*. Characterization of tocopherol cyclases from higher plants and cyanobacteria. Evolutionary implications for tocopherol synthesis and function. *Plant Physiology*, 2003, **132**: 2184–2195.
- [26] Welsch R, Medina J, Giuliano G *et al*. Structural and functional characterization of the phytoene synthase promoter from *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 2003, **216**: 523–534.
- [27] Havaux M, Lutz C, Grimm B. Chloroplast membrane photostability in chIP transgenic tobacco plants deficient in tocopherols. *Plant Physiology*, 2003, **132**: 300–310.
- [28] Caretto S, Paradiso A, Zacheo G. Ascorbate and glutathione metabolism in two sunflower cell lines of differing α -tocopherol biosynthetic capability. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, **40**: 509–513.

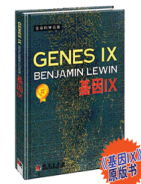
科学出版社科学出版中心生命科学分社 2007 年精品书回顾

基因 IX(原版书, 生命科学名著)

[美] Benjamin Lewin 著

978-7-03-018298-2 定价: 390 元 2007 年 6 月出版

几十年来, Benjamin Lewin 的经典著作《基因》系列在分子生物学和分子遗传学方面为教育界提供了最前沿的研究内容, 包括基因结构、测序、组织和表达。第 9 版具有崭新的设计理念和当代美编风格, 同时版面编排新颖, 使学生能够更加专注地阅读各单独专题。全书通篇内容都作了彻底的更新, 包括新增的“表观遗传学效应”一章。事实必将证明,《基因 IX》是业已出版的最前沿、最全面和最适合学生阅读 of 分子生物学著作。



踏上心的旅程——研究生心理指导手册

高文斌 编著

978-7-03-019825-9/G.1502 ¥18.00 2007 年 9 月 12 日出版

本书是目前国内正式出版的第一本针对研究生心理健康促进的专业科普读本, 阐述内容涵盖了研究生心理素质培养过程的系统步骤和关键环节, 具有很强的针对性、操作性和可读性。

本书内容主要包括: 研究生的心理定位、职业生涯发展、心理素质提升、压力应对、人际关系发展等重要课题, 并提供了一些简便易行的自我评估工具与自我指导方法。对于研究生读者具有直接的帮助作用, 同时也是研究生导师和从事研究生培养工作老师的重要参考读本。

这本理论与实践相结合的随身读物, 希望能够受到广大读者的欢迎, 成为研究生成长和成才过程中的好帮手, 让我们伴随着心理的成长旅途, 踏上崭新的成功征程!



李振声论文选集

李家洋 主编

978-7-03-018527-3/Q.1822 定价: 98.00 2007 年 3 月出版

本论文集收集了李振声从事科研工作 50 多年来, 在小麦-长穗偃麦草远缘杂交育种、植物细胞染色体工程、小麦育种新方法探索和宏观农业论述 4 个研究方向所发表的研究论文 60 余篇。



欢迎各界人士邮购科学出版社各类图书(免邮费)

邮购地址: 北京东黄城根北街 16 号 科学出版社 科学出版中心 生命科学分社 邮编: 100717

联系人: 阮芯 联系电话: 010-64034622(带传真)

更多精彩图书请登陆网站 <http://www.lifescience.com.cn>, 欢迎致电索要书目