

种子贮藏蛋白合成与调节的研究进展*

吴显荣 刘建卫

(北京农业大学生物学院植物生化教研组)

提 要

种子贮藏蛋白的合成机制是目前生物化学、农业、食品工业及生物技术极为关心及重点研究的课题之一,本文对贮藏蛋白及其基因、贮藏蛋白的合成、翻译后的修饰及合成的调节等最新研究进展,进行了较详细的讨论。

一、引 言

种子中的蛋白质可分为两大类:一类是贮

藏蛋白,占种子蛋白的大部分;另一类是各种酶

* 国家自然科学基金资助课题。

酶法改造,检测气体和有机物的酶传感器及有机废水处理等。现在看来,生物催化剂的应用范围有可能进一步扩大,在超临界液体和气体中使用酶就是证明。最近的工作证明,这种工艺在食品加工和化学工艺中可行^[24,25]。

在有机溶剂中使用酶标志着传统酶学的深刻变革,改变了关于酶工业应用潜力的思考方法,为酶的应用提供了广阔前景。随着这一技术的继续发展及其与 DNA 重组技术结合,必将深刻改变生物催化剂领域的面貌,出现更多的令人鼓舞的新产品和新工艺。

参 考 文 献

- [1] Coghlan, A.: *Chemistry & Industry*, 1985, 19, 642.
- [2] Klibanov, A. M.: *Chemtech*, 1986, 16, 354—359.
- [3] Zaks, A. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1985, 82, 3192.
- [4] Inada, Yuji. et al.: *Trends Biotechnol.*, 1986, 4, 190.
- [5] Kazandjian, R. Z. et al.: *J. Am. Chem. Soc.*, 1985, 107, 5448.
- [6] Martinek, K. et al.: *J. Appl. Biochem.*, 1981, 3, 93.
- [7] 黄中祥:《生命的化学》, 1987, 7, 18.
- [8] Cambou, B. et al.: *J. Am. Chem. soc.*, 1984, 106, 2687.
- [9] Zaks, A. et al.: *Science*, 1984, 224, 1249.

- [10] Dectx, J. S. et al.: *Trends Biotechnol.*, 1988, 6, 15.
- [11] Kirchner, G. et al.: *J. Am. Chem. Soc.*, 1985, 107, 7072.
- [12] Koshiro, S. et al.: *J. Biotechnol.*, 1985, 2, 47.
- [13] Larsson, K. M. et al.: *Eur. J. Biochem.*, 1987, 864, 1.
- [14] Yoshimoto, T. et al.: *Biotechnol. Lett.*, 1984, 6, 337.
- [15] Takahashi, K. et al.: *Biotechnol. Lett.*, 1984, 6, 765.
- [16] Cesti, P. et al.: *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 1985, 11, 401.
- [17] Grunwald, J. et al.: *J. Am. Chem. Soc.*, 1986, 108, 6732.
- [18] *Biocatalysis in Organic Syntheses*, Eds: J. Tramper, H. C. Vander Plas, P. Linko, Elsevier, Amsterdam, (1985), 3—258.
- [19] *NATO Advanced Research Workshop on Enzyme as Catalysts in Organic Synthesis*, Ed. M. P. Schneider, Reimsburg, Germany, 1986, 3—401.
- [20] Halling, P. J. et al.: *European Patent Application* 0064855.
- [21] Macrae, A. R.: *J. Am. Oil. Chem. Soc.*, 1983, 60, 291.
- [22] Klibanov, A. M. et al.: *US patent* 46011987, 1986.
- [23] Margolin, A. L. et al.: *J. Am. Chem. Soc.*, 1987, 109, 3802.
- [24] Barzana, E. et al.: *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 1987, 15, 25.
- [25] Randolph, T. W. et al.: *Biotechnol. Lett.*, 1985, 7, 325.

[本文于 1987 年 7 月 25 日收到]

和属于细胞膜结构的一些蛋白质。贮藏蛋白量虽大,但却只有几种。凡是在种子发育过程中以较大量积累,在种子萌发时又迅速水解为幼苗早期生长提供N源的蛋白质均可称为贮藏蛋白。贮藏蛋白按其不同溶液中的溶解性又可分为清蛋白、球蛋白、谷蛋白和醇溶谷蛋白,分别溶于水、稀盐、酸性或碱性溶液以及乙醇中。双子叶植物的贮藏蛋白主要为球蛋白,而单子叶植物的则主要为谷蛋白和醇溶谷蛋白(燕麦除外)。

本文主要讨论贮藏蛋白的合成机制(包括翻译后的加工),贮藏蛋白在细胞内的运输以及影响贮藏蛋白组成的因素(如发育、遗传性和环境因素等等)。

二、贮藏蛋白及其基因

1. 贮藏蛋白的一般特征

贮藏蛋白有许多特征,容易与其他蛋白质相区别,如其含有较丰富的谷氨酰胺、天冬酰胺、精氨酸及脯氨酸,能为幼苗提供N源,易受环境的影响。而某些氨基酸则含量很低,如豆科中的半胱氨酸、蛋氨酸和色氨酸及谷类中的赖氨酸、苏氨酸及色氨酸等。在成熟的种子中,贮藏蛋白主要以不溶于水的寡聚体存在于蛋白体(一种直径为1—20 μm 的细胞器)中。

2. 贮藏蛋白之间的同源性

植物中贮藏蛋白之间在进化上有惊人的同源性,这可在蛋白质装配的不同水平上检测出来。醇溶蛋白存在于禾本科胚乳中,而球蛋白(7—8S和11S)则以不同量存在于所有高等植物中。豆科、葫芦科、油菜籽和燕麦的11S球蛋白由6个相同的亚基构成寡聚体,每个亚基则由一个二硫键连接的酸性肽和碱性肽组成,亚基的合成机制也相同。利用免疫技术,氨基酸序列分析及由cDNA转录出的不同贮藏蛋白的mRNA也揭示了贮藏蛋白之间的同源性。许多豆科植物的球蛋白之间以及小麦、大麦和玉米的醇溶蛋白之间有共同的抗体因子和很强的同源性。豌豆、菜豆和大豆的7S球蛋白是同源的。豌豆、菜豆、蚕豆、小扁豆和刀豆的凝集素

也是同源的。

3. 贮藏蛋白基因

贮藏蛋白象其他蛋白质一样,是由多基因族编码的,每个玉米醇溶蛋白族(zein family)由大约3—10个基因编码,由于玉米醇溶蛋白有10个族,这就共需30—100个玉米醇溶蛋白基因。在一个玉米醇溶蛋白族的两个成员之间,有90%以上的核苷酸顺序是同源的。核苷酸顺序上的差异,导致氨基酸的改变,但在其结构和溶解度上是保守的。不同玉米醇溶蛋白族之间的核苷酸同源性为65%,并在他们的信号序列(signal sequence)、头区(head domain)、重复阻遏结构(repetitive block structure)和尾段(tail piece)的体积和顺序上有显著的相似性^[1]。利用圆二色性技术,加上一级结构分析,Argos曾对玉米醇溶蛋白提出了一个合理的二级和三级结构^[2],通过这种结构,可以解释这种蛋白质的某些物理性质。

双子叶植物的球蛋白也是多基因族的产物,在豌豆中,编码豌豆球蛋白(vicilin, 7s)的Mr. 50,000亚基有3个基因族,并有80%左右的同源性。每个基因族内经鉴定有6个基因,这说明编码Mr. 50,000亚基有18个基因。编码豌豆球蛋白(legumin, 11s)和大豆球蛋白(glucinin, 11s)至少有4个同源基因^[3]。大豆球蛋白亚基的酸性部位中有内同源区,菜豆7s蛋白质(phaseolin)的一个亚基中有多达8个同源结构区^[4]。从上面贮藏蛋白可能由多基因编码及在贮藏蛋白中存在内同源区这一事实看出,贮藏蛋白基因在进化中是经历了一系列复杂的基因加倍的。

三、贮藏蛋白的合成

1. 贮藏蛋白在细胞内的合成及翻译后的修饰

在胞内或胞间运输的蛋白质都是以其前体形式合成的,前体中含有特定转移路线的信息。例如,许多核编码的叶绿体或线粒体蛋白均在细胞质中的自由多核糖体上合成,并含有一段较长的N-末端氨基酸顺序,这段转移序列,指

导蛋白质在合成后运输到特定的细胞器,并在那里切除多余的氨基酸。相反,最终运输到膜系统或外分泌的蛋白质则在与膜结合的多核糖体上合成,N-端氨基酸序列较短,称为信号子,它对初生肽的运输是必不可少的。在转移过程中信号子被切除,初生肽成熟。

一般认为,贮藏蛋白是在内质网上合成^[5],但也有人提出贮藏蛋白是由直接附着在蛋白体上的核糖体合成的^[6]。从大多数实验证据中看出,内质网是合成贮藏蛋白的场所,玉米贮藏蛋白直接沉淀在内质网中,形成一个膨大的细胞器。

2. 贮藏蛋白的信号序列

在体外,首先合成的贮藏蛋白是玉米醇溶蛋白,其大小与种子中的醇溶蛋白相近。首先发现贮藏蛋白可能由前体形式合成的迹象是在无细胞起始系统中由豌豆多核糖体 RNA 的翻译产物中发现的。翻译的产物虽然在大小上与真正的贮藏蛋白不同,但确实含有贮藏蛋白的序列。后来用免疫选择技术证明体外合成的豌豆球蛋白只比成熟的多肽稍大,如在翻译过程中加入豌豆子叶微粒体膜则可使前体变成与成熟多肽一样大小。在无细胞起始系统中进行 RNA 的翻译也证明了玉米醇溶蛋白同样是从前体形成的,加入完整的内质网则可使前体的体积正好与成熟多肽一样大。

贮藏蛋白的信号序列具有其他生物中运输蛋白质所具有的特性,诸如长度、疏水性及在成熟多肽 N-末端有一个不带电荷的小侧链氨基酸。关系较近的玉米醇溶蛋白的信号序列之间有序列同源性,豌豆和蚕豆凝集素的信号序列有很好的同源性,但与菜豆凝集素之间却不存在同源性。由此看出,这些蛋白质在进化过程中的改变是氨基酸性质的改变,可能是信号序列三级结构的改变而不是氨基酸顺序的改变。与动物系统相比较,植物贮藏蛋白中信号序列的作用是帮助贮藏蛋白转移到内质网腔中,待蛋白质到达指定位点后,信号序列就被切除了。

3. 转运过程中的糖基化

除了在转运的同时去掉信号序列外,新合

成的云扁豆球蛋白、菜豆球蛋白和豌豆球蛋白还进行了糖基化。在贮藏蛋白中发现的寡聚糖苷“甘露糖”类型,即含有甘露糖和葡萄糖胺,偶尔也含有其他中性糖(如果糖)。Bollini 等研究云扁豆蛋白的糖基化时发现,某些链进行了两次糖基化,而另一些链则只进行一次糖基化^[7]。由 cDNA 克隆编码的一个云扁豆蛋白也有两个潜在的糖基结合位点^[8]。

虽然可以肯定种子中许多 7S 蛋白质及凝集素都有糖基化现象,但糖基化的生理作用仍不太清楚。11S 球蛋白及大多数醇溶蛋白一般不糖基化。抑制豌豆球蛋白的糖基化并不影响其合成、装配及在细胞内的运输。糖基化作用可能在种子干燥过程中对稳定蛋白质起一定的作用。

4. 蛋白质的装配及在细胞内的运输

内质网除了是切除信号序列及糖基化的位点外,也是球状贮藏蛋白的装配位点。豌豆球蛋白在内质网中装配成 7S 寡聚体,豆球蛋白则在内质网中进行部分装配,其体积只有成熟豆球蛋白的一半。同时,内质网中豆球蛋白未装配的单体要比豌豆球蛋白的多。

贮藏蛋白在细胞内从合成位点转移到沉淀位点的详细机制还了解得很少,玉米醇溶蛋白的沉淀很简单,蛋白质沉积在靠近合成位点的内质网中。玉米的蛋白体由内质网衍生,当新合成的醇溶蛋白沉积在内质网库中时,这个库便膨胀,脱离内质网形成 1—2 μm 的小泡^[9]。在小麦中,贮藏蛋白则是从内质网或通过高尔基体转移到蛋白体中^[10]。玉米、小麦和大麦的蛋白体由内质网形成,而豆科的蛋白体则由液泡形成,水稻的 3 种蛋白体均由内质网形成,其中 2 种蛋白质可直接沉淀在其中,第 3 种则需通过高尔基体衍生的小泡提供蛋白质。

Harris 证明果糖是在翻译后加入植物血球凝集素 (phytohemagglutinin),这一结果已使分析凝集素在菜豆中的运输成为可能。用 ³H-果糖饲喂菜豆子叶证明凝集素必须通过内质网,高尔基体和稠密泡进入蛋白体中^[11]。

四、翻译后的修饰

某些贮藏蛋白在合成后由糖基化和肽链降解进行修饰。翻译后的糖基化修饰可以从两个方面得到证明;其一,通过酶的活动加上 N-乙酰葡萄糖胺,即通过末端连接到云扁豆蛋白和凝集素上^[42],其二,是在翻译后将果糖加到植物血球凝集素上,使这种蛋白质至少部分抗内-B-N-乙酰葡萄糖胺酶^[43],这种末端连接是在翻译后在高尔基体膜系统上进行的。种子蛋白在翻译后进行内部降解而产生裂解均出现在 11S 蛋白质中。详细的脉冲追踪分析表明豌豆球蛋白在合成后的 1—2 小时内即由内部水解而产生由二硫链连接的两个酸性和碱性多肽。这种蛋白质在内质网内运输到蛋白体中之前进行部分装配,在蛋白体中则发生寡聚体亚基的断裂,断裂发生在多肽链中富含碱性氨基酸精氨酸和赖氨酸的区域中。

7S 蛋白质的水解加工则表现出一定范围内的选择性,有些 7S 蛋白质(如云扁豆蛋白和伴大豆球蛋白)在翻译后的水解加工并不明显,而另外的 7S 蛋白则含有加工过的和未加工过的亚基。在成熟的蛋白体中发现豌豆球蛋白有大、小两种多肽,利用脉冲标记追踪技术证明小分子量多肽来源于大分子量多肽^[44]。

蛋白质内部水解的加工过程也在某些种子的凝集素中得到了证明,但另外的外源凝集素则在除去信号序列后保持完整,如大豆凝集素和植物血球凝集素等。

豌豆、蓖麻和蚕豆的外源凝集素在翻译的同时或之后进行修饰。虽然现在还不知道断裂的精确位点,但可以肯定断裂是发生在一个无碱性氨基酸的亲水区域中。此外,其加工过程很缓慢,也在蛋白体中进行。豌豆成熟的外源凝集素的小肽链在其羧端比从 cDNA 序列预测的氨基酸数少 4 个氨基酸,从而增加了在翻译后以羧肽酶形式进行修饰的可能性。

五、贮藏蛋白合成的调节

1. 发育调节

豆科种子蛋白质积累呈 S 曲线,紧随着干重的增加开始,并与种子发育中的细胞膨胀期有关。积累是出现在分裂细胞中还是在分裂的组织中还不清楚。继这种早期的合成和积累之后,积累的速度在细胞膨胀时大大加快,并与 DNA 的复制相吻合。经对各种贮藏蛋白进行详细研究后发现,各种贮藏蛋白的积累速度各不相同。

(1) mRNA 的作用: 蛋白质的积累反映了蛋白质合成与降解的平衡,种子贮藏蛋白在吸胀(imbibition)和萌发前的沉降期内是稳定的,因此合成速率主要决定了积累速率。mRNA 的水平和模板非限制水平的翻译可以限制合成的速率。有些迹象表明 mRNA 的翻译可受氨基酸和氨酰-tRNA 水平的影响而受到限制,但贮藏蛋白积累的主要限制因素仍是 mRNA。

在种子萌发过程中,mRNA 可由 mRNA 的无细胞翻译或对每一 mRNA 组分或 mRNA 族专一性的标记 cDNA 进行核酸杂交来测量。用前一种方法证实大豆 11S 球蛋白的 mRNA 水平是在成熟中期达到最大值。后一种方法则同样证明豌豆种子中的各个蛋白质组分的合成量是与其 mRNA 的水平相吻合的。许多贮藏蛋白的 mRNA 已经分离出来,并进行了定量。虽然在其前体中有少数内含子,但在大多数方面仍表现出与其核 mRNA 相同的特征,特别是玉米醇溶蛋白前体 mRNA 中不含任何内含子。

(2) 组织专一性: 贮藏蛋白在胚的各种组织中分布的种类和含量是不同的。在双子叶植物中,球蛋白和清蛋白分布在胚轴和子叶中。虽然分布在胚轴中的贮藏蛋白只占极少数,但其含量和成分的变化都很显著。在大豆胚轴中,11S 蛋白质的比例较子叶中少得多,而 7S 蛋白质则主要为 α^1 亚基和胚轴专一性的亚基 α^0 构成。绿豆的清蛋白主要在胚轴中,玉米醇溶蛋白主要在胚乳中,而球蛋白则主要分布在胚乳和胚中。

具有组织专一性的贮藏蛋白的表达控制及

决定它们在种子发育过程中合成的顺序是两大争论的问题,植物激素可能起一定的作用,但到目前为止,只有零星证据表明常规植物激素与此有关,虽然种子是大多数已知植物激素的一个窝源,但离体培养豌豆和棉花胚时,发现脱落酸对贮藏蛋白的积累无效^[19],但可刺激菜豆 7S 蛋白质和油菜籽中 12S 蛋白质的合成和积累。令人惊奇的是蔗糖在维持油菜籽 12S 蛋白质的合成和积累上与脱落酸一样有效,这表明控制这种组织的渗透压可能是一个关键因素。连续用生长素、细胞激动素和脱落酸处理仍附着在植株上的豌豆荚,则导致了种子蛋白质成分的显著变化。

2. 遗传调节

研究了不同基因型的蛋白质积累速度及贮藏蛋白的基因调控,发现在禾谷类作物中有许多调节基因,但在豆科中则不太多,在禾谷类作物中,控制贮藏蛋白水平的调节基因对成熟种子中的醇溶蛋白水平有很大的定性和定量效应,并伴随着其他种子蛋白的显著变化。

许多玉米突变体都影响醇溶蛋白的水平。在 opaque-2、opaque-7 和 floury-2 中,醇溶蛋白的含量较正常玉米减少了 50% 和 80%。在 opaque-2 中,清蛋白和球蛋白含量的上升部分补偿了总蛋白的降低。

在 opaque-2 种子内,玉米醇溶蛋白积累的减少是由于合成醇溶蛋白的多核糖体水平下降所引起的,特别是高分子量多肽的 mRNA 水平下降。此外,还发现胚乳中氨基酸库所提供氨基酸的多少也能调节醇溶蛋白的合成与积累。

大麦醇溶蛋白的积累也受位于染色体上隐性突变基因的影响,并引起大麦醇溶蛋白多肽谱的量变和质变。Lys 3a 基因突变虽然使醇溶蛋白 D 增加了 4 倍,但却使醇溶蛋白 B 和 C 的积累大大减少。大麦 Ris ϕ 56 的醇溶蛋白水平较低,这是由于其 DNA 在 Hor-2 位点丢失了 85Kb 造成的。所以,结构基因和调节基因的突变,为研究蛋白质合成的调控提供了绝妙的机会。

3. 环境的调节和控制

除了发育和遗传的调节以外,环境因素(如温度、植物营养等)对贮藏蛋白的积累也起着控制作用,如温度可以改变小麦和豌豆的种子蛋白组成,植物营养则可使油菜、豆类和各类贮藏蛋白的总量和组成发生巨大变化^[19]。P、K、S 不足则豌豆结荚少,豆球蛋白的比例变化也很大。缺 Mg 则不影响豆球蛋白的比例。缺 P、K 植株的种子内豆球蛋白的水平增加 3 倍,缺 S 则使豆球蛋白水平大大下降,缺 S 也引起羽扇豆、大豆、小麦、大麦和燕麦中某些蛋白质相对水平的显著变化,其中含 S 氨基酸的蛋白质下降最严重,表明半胱氨酸和蛋氨酸可以限制某些蛋白质的生产。缺 S 的豌豆子叶中游离蛋氨酸库并未改变,而游离半胱氨酸的水平却下降 80%。在培养大豆胚时外加额外的蛋氨酸,可以加快胚的生长和增加总蛋白的含量,并可改变贮藏蛋白的组成。这表明氨甲酰-tRNA 的水平在大豆蛋白质合成中可能起着调节作用。

六、结 语

种子贮藏蛋白是由多基因族编码的,并受遗传和非遗传的因素调控。在许多情况下,这些蛋白质的合成包括一系列翻译后的修饰,如糖基化、肽链内部水解过程及细胞内的运输等。贮藏蛋白在内质网中合成,合成出的蛋白质既可沉淀在内质网中,也可穿过内膜系统沉淀在液泡蛋白体中。翻译后的修饰对贮藏蛋白的运输有一定的作用。不同种类的植物中贮藏蛋白的基因顺序同源性表明它们有共同的祖先,并反映出贮藏蛋白所必须具备的某些特征的保守性,以此来完成其生理作用。

现有的证据表明,植物可以忍受贮藏蛋白在量和组成上较大的改变,这意味着用植物育种和遗传工程的方法来改变这些参数很有可能获得成功。此外,植物也在一定程度上可以忍受贮藏蛋白氨基酸顺序的改变,但这种改变的性质及其范围还有待研究。比较氨基酸顺序和三维结构分析的结果可能有助于解决这些问题。此外,种子蛋白在细胞内的运输通道、贮藏

(下转第 334 页)

单个实验室进行的,且它们的作用不明。

有些实验室在用放射配体法进行的研究中还发现,细胞中可能存在着同种甾体激素的不同受体,它们在与配基的亲合力及数量方面均不相同,但对这些不同受体的分子特性尚缺乏研究,因而很难断定它们的性质。

四、结 语

近年来,由于新技术、新方法的应用,使我们初步了解了GR、ER、PR和维生素D₃受体的一级结构,并对结构和功能的关系进行了探讨,因而,今后关于甾体激素受体的研究将主要集中于(1)甾体激素受体调节基因表达进而产生生物效应的机制;(2)受体在细胞内的动态过程,即它们的定位、调节、“激活”,循环等过程;(3)努力阐明雄激素和盐皮质激素受体的结构。尤其是甾体激素受体已成为一类了解的最多的转录调节蛋白,因而已经并将继续作为我们认识真核基因表达、调控的一个良好模型。

本文承徐仁宝教授审阅、指正,特此致谢。

参 考 文 献

- [1] King, W. J. and Greene, G. L.: *Nature*, 1984, **307**, 705.
- [2] Welshons, W. V. et al.: *Endocrinology*, 1985, **117**, 2140.
- [3] Gustafsson, J. A. et al.: *J. Steroid Biochem.*, 1986, **24**, 63.
- [4] Lubahn, D. B. et al.: *J. Biol. Chem.*, 1985, **260**, 2515.

(上接第342页)

蛋白基因表达的控制机理及其分子基础,也是当前需要研究的问题。

我国在种子蛋白方面的研究开展的较晚,还处于起始阶段,我们应在这方面大力开展研究,利用我国丰富的植物资源,为改善人民的营养条件,促进科研和生产的发展而努力工作。

参 考 文 献

- [1] Spena, A. et al.: *Embo. J.*, 1982, **1**, 1589.
- [2] Argos, P.: *J. Biol.*, 1982, **257**, 9984.
- [3] Moreira, M. A. et al.: *Arch. Biochem. Biophys.*, 1981, **210**, 633.
- [4] Suzuki, E. et al.: *J. Biol. Chem.*, 1984, **258**, 2634.

- [5] Greene, G. L. and Press, M. F.: *J. Steroid Biochem.*, 1986, **24**, 1.
- [6] Renoir, J.-M. and Mester, J.: *Mol. Cell. Endocrinol.*, 1984, **37**, 1.
- [7] Horwitz, K. B. et al.: *J. Steroid Biochem.*, 1986, **24**, 109.
- [8] Loosfelt, H. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1986, **83**, 9045.
- [9] Gehring, U. and Hotz, A.: *Biochemistry*, 1983, **22**, 4013.
- [10] Miesfeld, R. et al.: *Nature*, 1984, **312**, 779.
- [11] Hollenberg, S. M. et al.: *Nature*, 1985, **318**, 635.
- [12] Danielsen, M. et al.: *EMBO J.*, 1986, **5**, 2513.
- [13] Miesfeld, R. et al.: *Cell*, 1986, **46**, 389.
- [14] Green, S. et al.: *Nature*, 1986, **320**, 134.
- [15] Krust, A. et al.: *EMBO J.*, 1986, **5**, 891.
- [16] Jeltsch, J. M. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1986, **83**, 5414.
- [17] McDonnell, D. F. et al.: *Science*, 1987, **235**, 1214.
- [18] Sap, J. et al.: *Nature*, 1986, **324**, 635.
- [19] Berg, J. M.: *Nature*, 1986, **319**, 264.
- [20] Kumar, V. et al.: *EMBO J.*, 1986, **5**, 2231.
- [21] Wolff, B. et al.: *Trends in Pharmacological Science*, 1987, **8**, 119.
- [22] Godowski, P. J. et al.: *Nature*, 1987, **325**, 365.
- [23] Green, S. and Chambon, P.: *Nature*, 1987, **325**, 75.
- [24] Joab, I. et al.: *Nature*, 1984, **308**, 850.
- [25] Catelli, M. G. et al.: *EMBO J.*, 1985, **4**, 3131.
- [26] Mendel, D. B. et al.: *J. Biol. Chem.*, 1986, **261**, 3758.
- [27] Dougherty, J. J. et al.: *Trends in Pharmacological Science*, 1985, **6**, 83.
- [28] Raymoure, W. J. et al.: *Nature*, 1985, **314**, 745.
- [29] Auricchio, F. et al.: *J. Steroid Biochem.*, 1986, **24**, 39.
- [30] King, R. J. B.: *J. Steroid Biochem.*, 1986, **25**, 451.

[本文于1987年8月14日收到]

- [5] Hukman, W. J. et al.: *Plant Physiol.*, 1982, **69**, 1414.
- [6] Higgins, T. J. et al.: *Plant Physiol.*, 1981, **67**, 205.
- [7] Bollini, R. et al.: *J. Cell Biol.*, 1983, **96**, 999.
- [8] Slightom, J. L. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1983, **80**, 1897.
- [9] Larkins, B. A. et al.: *Plant Physiol.*, 1978, **62**, 256.
- [10] Parker, M. L.: *Plant Cell Environ.*, 1982, **5**, 37.
- [11] Harris, N.: *Planta*, 1979, **146**, 63—69.
- [12] Davies, H. M. et al.: *Plant Physiol.*, 1981, **68**, 284.
- [13] Chrispeels, M. J.: *Planta*, 1981, **58**, 140—151.
- [14] Gatehouse, J. A. et al.: *Eur. J. Biochem.*, 1981, **118**, 627.
- [15] Dierks, C.: *FEBS Lett.*, 1982, **144**, 167.
- [16] Chandler, P. M. et al.: *Plant Physiol.*, 1983, **71**, 47.

[本文于1987年8月3日收到]