植物学通报 *Chinese Bulletin of Botany* 2007, **24** (2): 218–225, www.chinbullbotany.com

·专题介绍·

种子特异性启动子研究进展

刘晓娜, 付畅, 黄永芬*

哈尔滨师范大学生命与环境科学学院生物系, 哈尔滨 150080

摘要 植物的种子，尤其是油料和谷类作物的种子与人类的生产生活关系非常密切，因此，也成为植物基因工程中进行改良的重要目标材料。转化的外源基因在植物受体组织中能否正确、高效并按照人们的意愿特异地表达是人们非常关注的问题。启动子驱使外源基因在受体植株中启动转录是外源基因能够表达的必要条件。目前人们所广泛研究的种子特异性启动子基本上属于II类启动子，它可以驱使外源基因在植物的种子中特异表达，按照人们的意愿改进植物代谢途径，提高种子中营养物质含量等。种子特异性启动子的结构符合II类启动子的特点，具有基本启动子、起始子和上游元件。它区别于其它类型启动子的一个显著特点是上游存在一些特异的调控元件与调控种子特异性基因的特异表达有关。本文综述了高等植物种子特异性启动子的结构及其在植物基因工程中的最新研究进展。对这类启动子的结构和功能元件的了解,有助于人们更加深入地理解高等植物基因表达调控机制，提高人们对植物种子发育过程及有机物在种子中积累机制的认识，而且可以为植物基因工程中生物反应器的研究提供有应用价值的启动子元件。

关键词 植物基因工程, 种子特异性启动子, 结构

刘晓娜,付畅,黄永芬 (2007). **种子特异性启动子研究进展**. **植物学通报 24**, 218 - 225.

在植物基因工程中, 转化的外源基因在植物受体组织中能否正确、高效并按照人们的意愿特异地表达是人们非常关注的问题。它不仅体现了人们定向改造生命的研究成果, 而且可以创造出巨额的经济效益, 此外, 转化的植物基因的表达规律也是研究基因表达理论的基础资料。近年来, 对转化的外源基因在植物细胞中特异地表达的研究有重要进展。

高等植物的基因表达调控是多级调控系统(multistage regulation system), 包括转录前调控(或DNA结构的调控)、转录水平调控、转录后加工调控、转运调控、翻译水平调控和翻译后调控。在这些调控系统中, 转录水平调控是重要环节。转化的外源基因能否在植物中表达, 取决于转录能否被启动, 在转录启动中启动子是必不可少的。真核生物的启动子有3类, 分别由RNA聚合酶I、II和III识别, 行使转录功能。其中, II类启动子被RNA聚合酶II识别和结合, 控制众多编码蛋白质基因的表达。目前人们所广泛研究的种子特异性启动子基本上属于II类启动子, 它可以驱使外源基因在植物的种子中特异表达, 按照人们的意愿改进植物代谢途径, 提高种子中营养物质含量, 调控转基因植物继代繁殖, 利用种子便利地获得工业新产品和医药新化合物等。因此, 种子特异性启动子的研究对植物基因工程的发展和人们生产生活水平的提高具有十分重要的意义。本文对高等植物种子特异性启动子的结构和它们在植物基因工程中的研究和应用的最新进展进行了综述。

1 种子特异性启动子的结构特点

种子特异性启动子的结构符合II类启动子的特点, 具有基本启动子(basal promoter)、起始子(initiator)和上游元件(upstream element)。其中, 基本启动子和起始子是行使转录所必要的, 与其它高等植物的II类启动子一样, 由TATA框和PyPyANT/APyPy(Py为嘧啶碱, N为任意碱基, A为转录的起点)组成, 被RNA聚合酶II识别和结合。

收稿日期: 2006-05-29; **接受日期**: 2006-09-06
基金项目: 黑龙江省自然科学基金和黑龙江省“十五”科技攻关计划项目(No. GB01C10603)
* **通讯作者**。E-mail: wanghuang2002@hotmail.com

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

但这些结构单独存在只能产生微弱的效率, 还需要位于上游的一些调节控制元件及其识别因子参与作用, 才能达到适宜转录的水平。种子特异性启动子区别于其它类型启动子的一个显著特点是在该类启动子上游存在一些特异的调控元件, 这些调控元件与调控种子特异性基因的特异表达有关。目前, 关于种子特异性启动子的应用研究报道很多, 仅NCBI数据库2003 - 2006年收录的文献就有数十篇之多。其中有多篇文献与种子特异性启动子上游调控元件有关, 下面我们介绍几种与种子特异性基因表达关系最为密切的调控元件。

1.1 RY基序

RY基序(RY motif)是种子特异性启动子的上游启动子元件中研究较为深入的一个, 广泛存在于单子叶和双子叶植物的种子特异性基因启动子中。如 1.7S 油菜贮藏蛋白(napin)基因启动子、7S大豆贮藏蛋白(β-conglycinin)基因启动子和蚕豆豆球蛋白(legumin)基因启动子等。RY基序在启动子中常以多拷贝形式存在, 对种子特异性基因的高水平表达十分重要, RY基序的突变明显降低特异性基因在种子中的表达, 并可以致使该基因在叶片中表达。因此可以说, RY基序具有抑制种子特异性基因在非种子组织中表达的负调控元件(negative element)的作用(Reidt et al., 2000)。

1.2 GCN4基序

大多数种子贮藏蛋白基因的启动子中都含有GCN4基序(GCN4 motif)。如水稻种子贮藏蛋白中各种谷蛋白(glutelin)的编码基因都含有GCN4基序, 并且位于基因5'端的相似位置上, 是该基因在胚乳中特异性表达所必需的顺式调节元件之一。当其发生突变时, 大部分启动子活性会丧失, 还会使谷蛋白基因在叶片中表达(Wu et al.,2000)。

1.3 E盒与G盒

E盒(E-box)和G盒(G-box)广泛存在于各种种子特异性启动子中,是高度保守的, 也是研究最清楚的植物转录元件之一, 对种子特异性基因的表达在时间和空间上都起到重要的顺式调节作用。它们的保守序列具有相似性, 突变后会使种子特异性启动子的活性大部分丧失(Chandrasekharan et al.,2003)。

1.4 B盒

B盒(B-box)是脱落酸(abscisic acid, ABA)应答元件(ABA response element, ABRE), 具有ACGTGG保守序列和G盒元件, 以复合体形式存在, 在生长的组织中介导ABA应答, 是种子成熟阶段不可缺少的顺式调节元件之一(Ezcurra et al.,1999)。

此外, 还有一些启动子元件, 如醇溶谷蛋白框(prolamin-box)(Wu et al., 2000)、豆球蛋白框(legumin-box) (Shirsat et al., 1990)、CAAT 盒和AACA基序(Wu et al., 2000)等也广泛存在于种子特异性启动子中, 与基因表达的种子特异性和活性有关, 主要起数量调节作用。

上述调控元件(表1)常常几种以多拷贝形式存在于种子特异性启动子中, 协同作用, 对基因的种子特异性表达进行调控。

2 种子特异性启动子的种类及应用

随着植物基因工程的发展, 一些种子特异性启动子被克隆, 成为转基因技术中的有利工具。以下介绍其中研究比较深入, 应用较多的启动子。

2.1 贮藏蛋白来源的种子特异性启动子

种子贮藏蛋白是包括人类在内的动物界食用蛋白的第一来源。据估计, 人类有50%的食物蛋白直接来源于谷类种子。在种子发育过程中, 贮藏蛋白基因是少数几个在种子中大量表达的基因; 种子贮藏蛋白是基因表达的直接产物, 大量积累于种子中; 种子发育的生理学和遗传学研究比较深入, 这些有利因素使种子贮藏蛋白基因成为研究基因调控的理想对象。因此, 从种子贮藏蛋白基因中克隆种子特异性启动子是十分有效而简便的方法, 并且具有巨大的潜在市场价值和应用价值。

2.1.1 1.7S 蛋白基因启动子

1.7S 蛋白(napin)是芸薹属植物中普遍存在的一类由多基

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

因编码的种子贮藏蛋白, 主要为种子萌发及幼苗的生长提供氮源。napin基因的表达是种子特异性的, 并且受ABA的影响。napin 基因是多基因家族, 不同 napin 基因启动子中相当一部分序列是保守的, 翻译起始密码子前的300 bp序列足够驱动下游基因在转基因植物种子中特异性表达。油菜贮藏蛋白 napA 基因启动子区(-309 - +44), -152 - -144 序列含有与 E-box 相重叠的 ABRE 类似元件, -133 - -120 序列中存在 RY 元件, -309 - -152 序列与启动子的数量表达有关(Ellerstrom et al., 1996)。此外, 许多研究报告中显示 CAAT 盒、G 盒、$(CA)_n$和AT丰富区等多种顺式调控元件也广泛分布于napin启动子中, 与该启动子的种子特异性表达活性密切相关。

napin 启动子在转基因油菜的研究中应用较多。油菜是世界上重要的油料作物之一,油菜种子品质的改良一直是科学研究的热点。在调控目的基因在油菜种子中特异表达, 改良油菜脂肪酸含量的脂肪酸代谢的基因工程研究中, napin 启动子被广泛使用。Tomlinson 等(2004)利用 napin启动子介导酵母蔗糖酶基因在油料种子中特异表达,蔗糖酶含量增加了10-30倍, 油类物质的积累明显增加。napin 启动子在其它方面的研究中也有应用, Husken等(2005)利用napin启动子驱动导入的植物抗毒素基因在芸薹属植物中表达, 提高了植物自身抵御病虫害的能力。

napin 启动子也可以介导外源基因在烟草、拟南芥和大豆等非十字花科植物中表达, 改良种子品质, 在种子中积累药物生产的原材料或生产直接作为保健品食用的种子, 这些研究具有重要的应用价值。胆碱磷酸转移酶(choline phosphotransferase, CPT)是磷脂合成代谢途经中的一个重要酶。该酶基因在植物种子中特异地过量表达, 可以增强种子中磷脂合成, 增加磷脂和不饱和脂肪酸含量, 提高受体植物的经济价值和抗胁迫能力。本实验室将napin启动子和CPT基因融合, 构建了napin-CPT-NosT(终止子)融合基因的植物表达载体pRD400, 通过花粉管通道法转化大豆, 获得 3 个阳性株系。检测后发现, 转化植株种子中磷脂(PC和PE)有所增加, 不饱和脂肪酸(18∶2, 18∶3)也有所增加, 植株的抗寒性得到了增强, 相关研究仍在进行中。

2.1.2 谷蛋白基因启动子

谷蛋白(glutelin)是水稻中含量最多的贮藏蛋白, 在小麦等谷类作物中也广泛存在, 由多基因家族编码, 在发育的胚乳中特异性表达。谷蛋白基因时空特异性表达必需的顺式调控元件位于转录起始位点至245 bp之间, GCN4基序位于 -165 - -158和 -96 - -92序列中,并且位于谷蛋白基因家族中所有基因的相同位置上(Takaiwa et al., 1996)。此外, 还存在 AACA 基序、ACGT 基序和醇溶

表 1 种子特异性启动子的上游调控元件及相应转录因子

Table 1 The upstream regulation element and relative transcription factor in the seed-specific promoters

元件名称	共有序列	调节因子	存在	参考文献
RY 基序	CATGCA(TG)	bZIP(FUS3和ABI3)	广泛存在	Reidt et al., 2000
GCN4基序	TGAGTCA	bZIP	广泛存在	Wu et al., 2000
E盒	CANNTG	bHLH	广泛存在	Chatthai et al., 2004; Buchanan et al., 2004
G盒	CACGTG	bZIP	广泛存在	Chandrasekharan et al., 2003
B盒(ABRE)	ACGTGGC	bZIP	广泛存在	Ezcurra et al., 1999
醇溶谷蛋白盒	TGTAAAG		醇溶谷蛋白基因	Wu et al., 2000
豆球蛋白盒	TCCATAGCCATGCA-TGCTGAAGAATATC		豆球蛋白基因	Shirsat et al., 1990
CAAT盒	CCAAAT		广泛存在	Wu et al., 2000
AACA	AACA		广泛存在	Wu et al., 2000

bZIP: 碱性亮氨酸拉链区域蛋白; bHLH: 碱性区螺旋蛋白; FUS3: FUSCA 3; AB13: 脱落酸敏感因子 3

bZIP: basic-region leucine-zipper proteins; bHLH: basic-region helix-loop-helix proteins; FUS3: FUSCA 3; AB13: abscisic acid insensitive 3

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

谷蛋白框(Wu et al.,2000)等元件。

目前, 在植物基因工程中应用较多的是GluB-1启动子。它主要应用于驱动一些大豆基因在水稻中表达, 如铁蛋白基因和球蛋白基因等, 改良水稻的品质。水稻谷粒中含有的铁蛋白多积累在糊粉层, 在谷粒加工中容易失去, 因此, 通过基因工程手段利用胚乳特异性的谷蛋白基因启动子驱动大豆铁蛋白基因在水稻中表达,可以使铁蛋白在转基因水稻的胚乳中积累, 不易丢失, 从而使稻米的含铁量增加(Liu et al., 2004)。在谷类作物的生物反应器研究中, Xue等(2003)利用了GluB-1基因启动子,大量合成纤维素酶(1,4-β-glucanase), 具有一定的市场应用价值和经济价值。此外, 在通过转基因技术表达抗生素蛋白, 提高植物抗病虫能力等方面的研究中, 谷蛋白启动子也具有重要的应用价值。

2.1.3 豆球蛋白基因启动子

豆球蛋白(legumin)是植物种子中主要的贮藏蛋白之一, 由多基因编码。豆球蛋白基因的启动子区最大的特点是都含有保守的28 bp的legumin box豆球蛋白盒, 它与其它顺式调节元件一起调控外源基因在种子中特异性表达(Shirsat et al.,1990)。

豆球蛋白基因中的legumin B4(LeB4)启动子在植物基因工程中应用较多。Fiedler等(1997)利用蚕豆的LeB4启动子在转基因植物种子中合成具有功能活性的单链抗体(single-chain Fv antibody, scFv),为大规模生产药用蛋白提供了新思路,比传统的细菌或哺乳动物细胞培养系统更具优势。此外, 已报道的 legumin B4 基因启动子的应用主要集中在提高蚕豆属植物种子中糖类和蛋白质含量, 降低淀粉含量等方面, 为人类食品工程的研究提供理论基础。

2.1.4 油体蛋白基因启动子

脂类是植物种子中贮藏能量最为有效的形式, 贮藏于油质体中, 油质体的 1%-4%由油体蛋白(oleosin)组成。oleosin基因的表达具有胚胎特异性, 对ABA、渗透势及茉莉酸敏感。oleosin 启动子来源于拟南芥的油体蛋白, 早期研究发现, 它的 -1 100 - -600和 -400 - -200区对基因的数量表达起正调控作用, -600 - -400 区对基因的数量表达起负调控作用, -2500 - -1100区在胚发育早期起调控作用, -400 - -200区是ABA和山梨酸应答区(Plant et al., 1994)。后来研究发现, oleosin 启动子中ABRE元件与转录激活因子ABI3相互作用,诱导种子特异性表达(Crowe et al., 2000)。Junko 等(2006)利用水稻18 kDa oleosin启动子驱动亚油酸异构酶基因在转基因水稻中表达, 提高了水稻中亚油酸的含量, 并且增强了稻米防癌和抗动脉硬化的功能。可见, oleosin 启动子的功能才刚刚被发掘出来, 还有很大的应用潜力。

2.1.5 云扁豆蛋白基因启动子

云扁豆蛋白(the β-phaseolin, phas)是豆类植物的主要贮藏蛋白之一, 主要在发育中的子叶中表达。phas基因启动子具有十分严格的时空调节能力, 约295 bp的序列中含有超过20个种子特异性启动子顺式调节元件, 其中G盒作用最强, 它的突变可以使启动子活性丧失 97.4%。此外, CCAAAT 盒、E 盒和 RY 基序等元件也发挥着重要作用(Chandrasekharan et al., 2003)。Schernthaner等(2003)将phas启动子与种子致死 (seed-lethal, SL) 基因连接转化烟草后发现, 致死基因在转基因烟草种子中特异地表达, 转基因烟草植株能够正常生长并结种子, 但是所结的种子并不能够萌发。该实验获得的致死系统在基因工程研究中具有应用价值, 将此致死系统与外源基因相连后再进行遗传转化试验, 可以降低外源基因继代传播的能力, 减少转基因物种间基因渗透的危害, 为转基因植物的安全推广提供了新思路。

2.1.6 2S 清蛋白基因启动子

2S 清蛋白(albumin)是广泛存在于各种植物中的贮藏蛋白。葡萄和油菜等植物的 2S 贮藏蛋白基因已经被克隆, 研究表明它们的启动子中都含有RY基序、E盒和ACGT等种子特异性启动子特征元件, 说明它们具有种子特异表达活性。Chatthai等(2004)从基因组文库中克隆的花旗松的2S清蛋白基因启动子中也含有相同的特征基序, 与*GUS*报告基因融合转化烟草后发现其表达具有严格的胚和胚乳特异性。Roeckel等(1997)利用 2S albumin基因启动子驱动细胞分裂素生物合成酶基因, 在转基因油菜和烟草中特异地

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

表达, 增加了种子中细胞分裂素的含量, 为探索种子增重提供了新思路。2S albumin 基因启动子的应用研究报道不是很多, 但是, 我们相信它还具有相当大的发展空间。

2.1.7 伴大豆球蛋白基因启动子

伴大豆球蛋白(β-conglycinin)是7S贮藏蛋白,在大豆种子中含量十分丰富, 由 α、α' 和 β 3 个亚基组成。其中 α' 亚基的编码基因的启动子序列中含有多种种子特异性启动子所具有的序列元件，如: legumin 盒、CCAAT 盒和 RY 基序(Wu et al., 2000)等, 因此具有很强的种子特异性启动子活性。Fujiwara 等(1992)将反向葡萄糖苷酸酶基因与beta-conglycinin启动子连接后转化烟草获得了成功,表达产生的反义 RNA 与葡萄糖苷酸酶基因表达产生的正义mRNA互补, 形成双链复合物, 从而抑制了葡萄糖苷酸酶基因的mRNA被翻译成酶蛋白, 致使转基因烟草中葡萄糖苷酸酶活性完全丧失。该项研究在反义技术发展之初, 为反义技术的可行性提供了有利的证据, 同时也表明, 种子特异性启动子可以应用于驱动反义基因在转基因植株中高效表达的实验研究中。

2.2 非贮藏蛋白来源的种子特异性启动子

除了从种子贮藏蛋白基因中克隆种子特异性启动子外, 科研人员还从非种子贮藏蛋白基因中克隆了一些启动子, 研究后发现它们同样具有种子特异表达活性。在今后的发展中, 这类启动子可能会发挥出更大的应用潜力。

2.2.1 USP 基因启动子

USP基因1991年首次从蚕豆中分离出来, 属于非种子贮藏蛋白基因,在种子发育早期的子叶中表达。它的 5' 端 637 bp序列可以驱动报告基因在转基因拟南芥和烟草的种子中特异地表达(Baumlein et al.,1991)。进一步研究发现,USP基因上游0.4 kb的启动子区序列中至少含有6种顺式调控元件, 包括 AT 丰富序列、G 盒和 RY 基序(Fiedler et al., 1993)。

Fiedler 等(1997) 将蚕豆 USP 启动子与单链抗体 *scFv*基因相连并获得转基因烟草, *scFv*基因对ABA活性有免疫调节作用, 结果发现转基因烟草种子中ABA含量增加, 种子萌发提前。Hornung 等(2005)利用 USP 启动子驱动聚环脂肪酸异构酶(the polyenoic fatty acid isomerase)基因在烟草中表达,结果转基因烟草种子中亚油酸缀合物含量大幅度提高。USP 启动子还应用于通过转基因植物大规模生产药用蛋白等方面的研究中。相信随着研究的不断深入, USP 启动子必将有更广阔的应用前景。

2.2.2 棉花酰基载体蛋白硫酯酶基因启动子

棉花酰基载体蛋白(acyl carrier protein, ACP)硫酯酶基因 5' 区含有 914 bp 序列, TATA box 位于转录起始密码子 ATG 上游 -324 bp 处。此外, 还含有 CAAT 盒和 E 盒等与种子特异性表达相关的顺式调节元件(Yoder et al., 1999)。ACP 基因启动子可以驱动鼠类乳腺细胞中特有的脂肪酸链水解酶基因在转基因油菜种子中特异地表达, 产生的酶蛋白可以调控相应的油类贮存物质的合成。分析结果显示, 转基因油菜种子中脂肪酸链水解酶的表达与对照没有明显不同。该研究跨越了动植物基因组的界线, 为跨物种转基因研究提供了支持(Safford et al.,

表 2 已应用于转基因研究的种子特异性启动子

Table 2 The seed-specific promoter having been used in the transgenic research

启动子	来源	转化植物	参考文献
ABA 应答基因 *rab17* 启动子	玉米	烟草、拟南芥	Buchanan et al.,2004
α- 球蛋白基因启动子	水稻	油棕	Morcillo et al.,2001
蓝豆蛋白基因启动子	羽扇豆	烟草	Ilgoutz et al.,1997
ABA 不敏感基因启动子	拟南芥	拟南芥	Ng et al.,2004
醇溶谷蛋白 *4a* 基因启动子	水稻	烟草	You et al.,1999
PtNIP1; *1* 基因启动子	火炬松	挪威云杉	Ciavatta et al.,2002
玉米醇溶蛋白 *Z4* 基因启动子	玉米	烟草	Matzke et al.,1990
脂肪酸链延长酶基因 *Bn-FAE1.1* 启动子	油菜	拟南芥、油菜	Rossak et al.,2001

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

1993)。Holmberg等(2002)使用ACP基因启动子驱动下游的固醇转甲基酶I (S-adenosyl-methionine-dependent sterol-C24-methyltransferase type 1 , SMT1)基因在转基因烟草种子中特异地表达, 结果使种子中固醇含量增加了44%, 相应的其它醇类物质也大幅度增加。该研究提高了人们对植物种子中固醇类物质生物合成调节机制的认识。

除了上述几种常见的种子特异性启动子外, 表2中还列出一些已有研究报道但应用尚不广泛的几种种子特异性启动子。

3 问题与展望

近20多年来, 植物种子特异性启动子的研究和应用硕果累累。但是, 种子特异性启动子由多个元件控制, 在不同植物种类和不同发育时期起关键作用的调控元件不同, 调控元件的作用存在正向、反向和多向之分, 各个调控元件之间又存在着相互作用, 调控元件还受到调节因子和外界环境的影响, 因此调控机制十分复杂。例如, 一些种子特异性启动子在种子中表达的同时, 也会在叶中和花粉中异位表达(Zakharov et al., 2004)。此外, 已克隆的种子特异性启动子能否驱动外源基因在转基因植物中正确表达, 表达的时间和空间是否严格遵循种子特异性, 启动子的哪些序列参与了表达和调控, 顺式调控元件与转录因子间如何协同作用, 能否跨越种属间隔进行调控等, 这些都有待进一步研究和解决。

植物的种子, 尤其是油料和谷类作物的种子与人类的生产生活关系非常密切, 因此种子特异性启动子的研究和应用具有重要意义。相信, 随着实验技术手段的不断更新和完善, 许多启动子特异性调控方面的问题将会被解决, 大量有应用价值的新型种子特异性启动子元件将不断涌现, 植物启动子的研究将会取得更大的进展, 随之而来的科研价值和商业价值将不可估量。

参考文献

Baumlein H, Boerjan W, Nagy I, Bassune R, Van MM, Inze D, Wobus U (1991). A novel seed protein gene from *Vicia faba* is developmentally regulated in transgenic tobacco and Arabidopsis plants. *Mol Gen Genet* **225**, 459-467.

Buchanan CD, Klein PE, Mullet JE (2004). Phylogenetic analysis of 5'-noncoding regions from the ABA-responsive *rab16/17* gene family of sorghum, maize and rice provides insight into the composition, organization and function of cis-regulatory modules. *Genetics* **168**, 1639-1654.

Chandrasekharan MB, Bishop KJ, Hall TC (2003). Module-specific regulation of the beta-phaseolin promoter during embryogenesis. *Plant J* **33**, 853-866.

Chatthai M, Forward BS, Yevtushenko D, Stefanov I, Osuska L, Osuaky M, Misra S (2004). 2S storage protein gene of douglas-fir: characterization and activity of promoter in transgenic tobacco seeds. *Plant Physiol Biochem* **42**, 417-423.

Ciavatta VT, Egertsdotter U, Clapham D, von Arnold S, Cairney J (2002). A promoter from the loblolly pine *PtNIP1*; *1* gene directs expression in an early-embryogenesis and suspensor-specific fashion. *Planta* **215**, 694-698.

Crowe AJ, Abenes M, Plant A, Moloney MM (2000). The seed-specific transactivator, ABI3, induces oleosin gene expression. *Plant Sci* **151**, 171-181.

Ellerstrom M, Stalberg K, Ezcurra I, Rask L (1996). Functional dissection of a napin gene promoter: identification of promoter elements required for embryo and endosperm-specific transcription. *Plant Mol Biol* **32**, 1019-1027.

Ezcurra I, Ellerstrom M, Wycliffe P, Stalberg K, Rask L (1999). Interaction between composite elements in the napA promoter: both the B-box ABA-responsive complex and the RY/G complex are necessary for seed-specific expression. *Plant Mol Biol* **40**, 699-709.

Fiedler U, Phillips J, Artsaenko O, Conrad U (1997). Optimization of scFv antibody production in transgenic plants. *Immunotechnology* **3**, 205-216.

Fujiwara T, Lessard PA, Beachy RN (1992). Seed-specific repression of GUS activity in tobacco plants by antisense RNA. *Plant Mol Biol* **20**, 1059-1069.

Holmberg N, Harker M, Gibbard CL, Wallace AD, Clayton JC, Rawlins S, Hellyer A, Safford R (2002). Sterol C-24 methyltransferase type 1 controls the flux of carbon into sterol biosynthesis in tobacco seed. *Plant Physiol* **130**, 303-311.

Hornung E, Krueger C, Pernstich C, Gipmans M, Porzel A,

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

Feussner I (2005). Production of (10E,12Z)-conjugated linoleic acid in yeast and tobacco seeds. *Biochim Biophys Acta* **1738**, 105-114.

Husken A, Baumert A, Milkowski C, Becker HC, Strack D, Mollers C (2005). Resveratrol glucoside (Piceid) synthesis in seeds of transgenic oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Theor Appl Genet* **14**, 1-10.

Ilgoutz SC, Knittel N, Lin JM, Sterle S, Gayler KR (1997). Transcription of genes for conglutin gamma and a leginsulin-like protein in narrow-leafed lupin. *Plant Mol Biol* **34**, 613-627.

Junko KM, Mari I, Saori EK, Koichi S, Hiroyasu E, Jun I (2006). Production of *trans*-10, *cis*-12 conjugated linoleic acid in rice. *Transgenic Res* **15**, 95-100.

Liu QQ, Yao QH, Gu MH (2004). Endosperm-specific expression of the ferritin gene in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) results in increased iron content of milling rice. *Acta Genetica Sinica* **31**, 518-524.

Matzke AJ, Stoger EM, Schernthaner JP, Matzke MA (1990). Deletion analysis of a zein gene promoter in transgenic tobacco plants. *Plant Mol Biol* **14**, 323-332.

Morcillo F, Hartmann C, Duval Y, Tregear JW (2001). Regulation of 7S globulin gene expression in zygotic and somatic embryos of oil palm. *Physiol Plantarum* **112**, 233-243.

Ng DW, Chandrasekharan MB, Hall TC (2004). The 5' UTR negatively regulates quantitative and spatial expression from the ABI3 promoter. *Plant Mol Biol* **54**, 25-38.

Plant AL, van Rooijen GJ, Anderson CP, Moloney MM (1994). Regulation of an Arabidopsis oleosin gene promoter in transgenic *Brassica napus*. *Plant Mol Biol* **25**, 193-205.

Reidt W, Wohlfarth T, Ellerstrom M, Czihal A, Tewes A, Ezcurra I, Rask L, Baumlein H (2000). Gene regulation during late embryogenesis: the RY motif of maturation-specific gene promoters is a direct target of the *FUS3* gene product. *Plant J* **21**, 401-408.

Roeckel P, Oancia T, Drevet J (1997). Effects of seed-specific expression of a cytokinin biosynthetic gene on canola and tobacco phenotypes. *Transgenic Res* **6**, 133-141.

Rossak M, Smith M, Kunst L (2001). Expression of the *FAE1* gene and FAE1 promoter activity in developing seeds of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol* **46**, 717-725

Safford R, Moran MT, De SJ, Robinson SJ, Moscow S, Jarman CD, Slabas AR (1993). Regulated expression of the rat medium chain hydrolase gene in transgenic rape seed. *Transgenic Res* **2**, 191-198.

Schernthaner JP, Fabijanski SF, Arnison PG, Racicot M, Robert LS (2003). Control of seed germination in transgenic plants based on the segregation of a two-component genetic system. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 6855-6859.

Shirsat AH, Meakin PJ, Gatehouse JA (1990). Sequences 5' to the conserved 28 bp Leg box element regulate the expression of pea seed storage protein gene *legA*. *Plant Mol Biol* **15**, 685-693.

Takaiwa F, Yamanouchi U, Yoshihara T, Washida H, Tanabe F, Kato A, Yamada K (1996). Characterization of common *cis*-regulatory elements responsible for the endosperm-specific expression of members of the rice glutelin multigene family. *Plant Mol Biol* **30**, 1207-1221.

Tomlinson KL, McHugh S, Labbe H, Grainger JL, James LE, Pomerov KM, Mullin JW, Miller SS, Dennis D, Miki BL (2004). Evidence that the hexose-to-sucrose ratio does not control the switch to storage product accumulation in oilseeds: analysis of tobacco seed development and effects of overexpressing apoplastic invertase. *J Exp Bot* **55**, 2291-2303.

Wu C, Washida H, Onodera Y, Harada K, Takaiwa F (2000). Quantitative nature of the prolamin-box, ACGT and AACA motifs in a rice glutelin gene promoter: minimal *cis*-element requirements for endosperm-specific gene expression. *Plant J* **23**, 415-421.

Xue GP, Patel M, Johnson JS, Smyth DJ, Ickers CE (2003). Selectable marker-free transgenic barley producing a high level of cellulase (1,4-β-glucanase) in developing grains. *Plant Cell Rep* **21**, 1088-1094.

Yoder DW, Nampaisansuk M, Pirtle IL, Chapman KD, Pirtle RM (1999). Molecular cloning and nucleotide sequence of a gene encoding a cotton palmitoyl-acyl carrier protein thioesterase. *Biochim Biophys Acta* **1446**, 403-413.

You ZP, Fan YL, Liao MJ (1999). Analysis of promoter I and its *cis*-acting elements of prolamin 4a gene in rice. *J Agric Biotechnol* **2**, 103-108.

Zakharov A, Giersberg M, Hosein F, Melzer M, Muntz K, Saalbach I (2004) Seed-specific promoters direct gene expression in non-seed tissue. *J Exp Bot* **55**, 1463-1471.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173

Advances in Studies of Seed-specific Gene Promoters

Xiaona Liu, Chang Fu, Yongfen Huang*

Department of Biology, Harbin Normal University, *Harbin 150080*, *China*

Abstract The seeds of plants, especially the oil plants and corn, are related very closely to human life and, therefore, are becoming important target material for plant genetic engineering. Whether the exogenous gene of the conversion can be expressed correctly, efficiently and as desired in the plant recipient is of current concern. The promoter promoting the exogenous gene's transcription in the plant recipient is the essential condition that the exogenous gene can express. The seed-specific promoter commonly under investigation today belongs to promoter II, which can promote the exogenous genes to express specifically in the seed, improve the plant metabolism path as desired, and raise the nourishment material content in the seed. The structure of the seed-specific promoter matches the characteristics of the promoter II, having a basal promoter, initiator and upstream element. One of the characteristics discriminating from the other type of promoters is having some specific elements in the upstream relative to the specific control of the seed-specific gene expression. The structural features and application of the seed-specific promoters are briefly introduced. The study of the structure and function of these promoters will help not only to comprehend the development of seeds and the mechanisms of gene expression and organic substance accumulation but also search for some promoter elements useful for plant genetic engineering.

Key words plant genetic engineering, seed-specific promoters, structure

Liu XN, Fu C, Huang YF (2007). Advances in studies of seed-specific gene promoters. *Chin Bull Bot* **24**, 218–225.

* Author for correspondence. E-mail: wanghuang2002@hotmail.com

(**责任编辑**: **孙冬花**)

第 12 届国际油菜大会会讯

第 12 **届国际油菜大会**(The 12th International Rapeseed Congress)**将于** 2007 **年** 3 **月** 26–30 **日在湖北省武汉市举行。本届大会是国际油菜大会第一次在亚洲举行的会议。本次会议由国际油菜研究咨询委员会主办**, **华中农业大学、中国农业科学院油料作物研究所、 湖南农业大学、 湖北省农业厅、 全国农业技术推广服务中心、安徽省农业科学院、中国种子集团总公司、陕西杂交油菜研究中心、国家油菜工程技术研究中心和武汉高科农业发展有限公司承办。傅廷栋研究员担任大会主席**; **王汉中研究员担任组委会主席。会议内容将以论文摘要集(中文和英文版本)和论文集形式出版，论文集为正式出版物。**

国际油菜研究咨询委员会热诚邀请国内外从事油菜研究的专家及学者届时参加。

通讯地址: **湖北省武汉市洪山区狮子山街华中农业大学　第**12**届国际油菜大会秘书处　邮编**: 430070

电话: +0086 027 87282026; +0086 027 87281181; **传真**: +0086 027 87396057

E-mail: 12IRC@mail.hzau.edu.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t26-173