

高等植物叶绿体的启动子

孔宪铎和C.M. Lin (美)

一、摘要:

本文收集了迄今发表的六十种高等植物叶绿体启动子序列,并将它们与原核生物系统的启动子序列作了比较。现有的事实表明,结构确定的叶绿体启动子,大多数情况下具有起始叶绿体基因表达的功能。

二、引言:

转录周期由三个主要步骤组成:转录的起始、链的延伸、链的终止。转录的起始是一个关键步骤,基因表达过程在这一步可被RNA聚合酶与启动子的相互作用所调节。启动子定义为一段RNA聚合酶结合并参与起始步骤的DNA区域。在原核生物系统中,除Klebsiella菌固氮酶基因(nif)的情况明显不同外,启动子均由两个序列保守区组成,它们分别位于转录起始终点上游第10和第35碱基对处,其间合适的间隔为17碱基对。这些特点及初级启动子上游区域的某些二级保守序列,是启动子活性的主要决定因素。

人们分析了112种真实启动子的DNA序列,确定了原核生物启动子的一致序列(consensus sequence),位于-35区域的序列,则被称为Pribnow盒。在-35区域(TTGACA)中,三联体TTG是高度保守的,每个碱基出现的频率分别是82%、84%和79%;在-10区(TATAAT)中,第一个“TA”对和最后一个“T”也是高度保守的。

一般情况下,一个基因具有一个启动子。两个以上的基因共用一个启动子的情况也可能发生。另外,某些基因不止一个启动子,现已提出一种工作模型来解释稳定RNA基因复启动子的功能和调节作用。

三、叶绿体启动子

叶绿体可能起源于原核生物,因而它的蛋白质合成系统是原核类型的。许多叶绿体基因及其5'末端相邻(flanking)区域的序列与功能已被人们分析研究。目前分析过的叶绿体基因的上游,多数都有启动子保守序列。表I中列出了两组的叶绿体启动子。第一组(A)收入的启动子是基于结构与功能两方面的因素。这些叶绿体启动子必须在结构上与原核生物启动子相类似,并且具备下列功能中的一种,a)这些结构能被大肠杆菌RNA聚合酶保护而不受DNase消化的影响,b)这些结构应被S₁单链酶制图法定位于基因5'端相邻区域中;c)这些结构在同源或非同源系统中,具有起始基因表达过程的活性。第二组(B)包括的启动子,只是根据结构特征确定的。例如,这类启动子可用确定与原核生物启动子“一致序列”相对应且又靠近叶绿体基因的DNA序列的位置来

鉴定。从表 I 可见,目前已鉴定的叶绿体启动子,大多数属于第二组(B)。表 I 中启动子的排列是依据Hawleg和McClure提出的格式和考虑因素,最大限度地体现-35和-10区的同源性。为了使启动子按不同间隔排列,紧靠-35和-10区域的序列分别有一空隙。除-35、-10及间隔区(Spacer)外,大多数情况下,每一保守序列末端还包括有另外20个碱基(如果有的话),整个启动子约有70—80个碱基。

两组中的启动子均含有两个被大约17个碱基对分隔的保守六联体核苷酸。第一个六联体是TTGACA,类似于原核生物启动子-35区域的序列,而六联体中的TTG是高度保守的。在第二个六联体中,保守序列TATAAT与原核生物启动子-10区域的序列完全相同。该六联体中的三个碱基(TA——T)是高度保守的,第一个TA对绝大多数情况都存在(见表 I)。类似于原核生物的启动子,第二个六联体中最后一个“T”也是高度保守的,我们收集的六十种启动子绝大部分都是“T”(见表 I)。-35区域与-10区域由11—24个碱基对间隔,这与原核生物间隔区允许的15—21个碱基间隔区非常接近。总而言之,从统计学的角度来看,上述叶绿体启动子-35和-10区域中,每一个位置上碱基的分布规律都与原核生物启动子的情况类似(见表 II)。

象大肠杆菌基因一样,叶绿体稳定RNA基因的初级启动子位点上游区域,也发现有二级或三级启动子。例如,许多发表的tRNA基因都有两个启动子位点。大多数情况下,二级启动子含有间隔为11~22个碱基对的一35和-10区;少数几种情况,二级启动子仅含有一10区。报道的玉米和浮萍rRNA基因均有多个启动子位点。亦有数个基因共用同一启动子的情况存在,rRNA基因、一些tRNA基因、 β 和 ϵ 基因就是协同转录的(co-transcribed)。

叶绿体启动子在PKO1系统中的功能测验,使被测序列的结构与功能之间的特定关系得到确定。link用带5'旁侧区顺序缺失(Sequential deletions)的psb-A基因的质粒,和 ϵ 同源叶绿体的提取物进行实验,表明高效率体外转录需要含有TTGACA和TATAAT序列的上游区域。该上游区类似于原核生物的一35和-10区。Chua及其合作者采用类似的方法,表明玉米核酮双磷酸羧化酶大亚基(rbcL)启动子的一35与-10区之间的距离,以18个碱基对增至20个碱基对(插入一个AT对),会显著降低转录水平的活性。显然,-35和-10区及其两者之间的间隔区,参与叶绿体启动子转录效率的调节。同源系统功能检测的结果证明,一些结构完全确定的叶绿体启动子,的确是具有启动功能的启动子。因此,这篇综述可以认为是高等植物叶绿体启动子性质和各种特点的“予展”。

王穗生(北大生物系)

译自: Nucleic Acids Research 1985 v.13.N21.

颜一兵校

注:表从略,见原文。