

植物性别决定基因研究进展*

汪俏梅 孙耘子 于凤池
(浙江大学园艺系 杭州 310029)

性别是自然界中最引人注目的生物性状之一,从低等生物到高等的动植物都存在这一性状。由于植物的性别比较复杂,与动物的性别研究相比,植物的性别分化研究起步较晚,研究也不够深入,但无论在理论上,还是在应用上这一研究都有重大意义。植物的性别分化过程可以为植物的发育研究提供天然的试验系统,植物性别分化机理的研究已成为当今生命科学领域的研究热点之一;同时这一研究在农、林业上又有很大的应用价值。分子水平上的研究表明,植物的性别分化就是在特异信号作用下分化程序表达的结果,根据这一思路,可以把性别分化研究分为三个层次,即分化程序、诱导信号和性决定基因^[1-4]。一般认为性决定基因调节雄性或雌性分化途径的相对活性,在性别分化程序表达中发挥决定性作用。性决定基因的研究是性别分化中最高水平的研究,也是彻底解决性别表达机理的关键所在。早期的性决定基因大多以一些与性别有关的发育性突变体为材料,研究性决定基因的作用机理。随着分子生物学技术,特别是分离发育基因的方法的发展,目前研究性决定基因一般要先分离性别分化特异表达基因,在分离到这些基因的基础上,再对其时空表达及其调控进行研究,并结合遗传学分析,就有可能最终确定性决定基因及其作用机理。

一、性别分化特异表达基因的分离

近5年来,分离性别分化特异表达基因的研究异常活跃。其研究思路和方法主要有:(1)以特异蛋白质为基础的基因克隆方法。如 Boissay 根据山靛中存在与雄性相关的特异的过氧化物酶,用编码过氧化物酶特异位点的简并寡聚核苷酸探针从山靛的雄花 cDNA 文库中筛选出过氧化物酶的 cDNA 克隆-M11,再以 M11 经 *EcoRI* 酶切的片段 M11-5' 和 M11-3' 为探针进行 Northern 印迹分析,发现了一个在雄花中优势表达的过氧化物酶基因^[5]。(2)已知基因的分离与表达研究。如以金鱼草的 MADS box 基序(motif)序列为探针,分离白麦瓶草(*Silene latifolia*)和酸模(*Rumex acetosa*)中的 MADS box 基因,并用原位杂交法研究其表达^[6,7]。(3)根据特异表达性分离未知的性别分化特异表达基因。如 Mat-

sunaga 等以差异筛选法分离了白麦瓶草的雄性器官特异基因^[8], Delong 等以转座子标签法(transposon tagging)分离了玉米的性别决定基因 *TS2*^[9]。

二、玉米性别分化的分子机理

玉米是进行植物遗传学研究的经典材料之一,其遗传背景清楚,并有较为丰富的与性别决定有关的突变体,可以为雌雄同株植物性别决定的遗传调节的研究提供优良的试验系统。近年来,随着分子生物学理论与技术的运用,特别是形态学、组织化学、细胞学、植物生理学和遗传学等多学科的渗透与交叉,使玉米性别分化的分子机理研究取得了很大的进展。

1. 玉米的性别决定

玉米的性别决定过程包含了花序中性器官之一选择性退化的过程。玉米的雄穗由顶端分生组织分化产生,正常情况下只具有雄性小花;其雌穗由腋生分生组织分化产生,通常只含雌性小花。虽然成熟期的雄穗与雌穗具有很大区别,但在发育早期,两者在形态上几乎没有差异。早期的雄穗或雌穗中小穗的成对小花都含有相同的花原基,颖片、外稃、内稃、雄蕊及雌蕊原基的分化都已经起始,因此这一时期也称为“两性花”时期。在“两性花”时期之后,雄穗与雌穗的进一步发育则显示出很大的区别,雄穗小花中的雌蕊群和雌穗小花中的雄蕊发育停滞,相应的器官组织开始退化,但雄穗小花中的雄蕊和雌穗小花中的雌蕊群继续正常发育至性成熟。同时,两种单性花还显示出第二性征,雌穗的颖片短而小并呈半透明状,其成对小花中的一个败育,小花保持无柄状;而雄穗小花具有长颖片,成对小花皆正常发育,但其中一个小花花梗保持无柄,另一小花则具有伸长的花梗^[10]。玉米单性花中性器官的败育发生在器官原基形成之后,但在性器官的细胞组织分化之前。细胞学和组织化学研究表明:在玉米中,性别决定涉及一种细胞死亡过程,它包括败育器官原基细胞的液泡化和胞质的流失。其性别决定过程通过程序化的器官死亡发生在玉米花发育的晚期,并且

* 国家自然科学基金(3000015)和浙江省自然科学基金(396279)资助项目。

很可能在花的同源异型基因调控的发育程序之后发生^[10,11]。

2. 与性别决定有关的突变体及其应用

玉米含有丰富的与性别决定有关的突变体(表1)。早期的性别决定基因的研究大多以玉米的一些发育性突变体为材料,如以雄穗结实突变体和矮化突变体等为材料的研究表明:雄花的分化限制在雄穗上,而雌花的发育限制在雌穗上,是因为这两个位点的局部 GA 浓度的差异,这种差异可能受性决定基因的调节。由于雌雄同株植物的花轴细胞中同时含有两种性别的性决定基因,因而这些决定性别分化途径的关键基因在一些关键时刻在雌雄同株植物的雌性或雄性组织原基中可能存在“开”或“关”的交替状态^[2],而在雌雄异株植物中,由于其花轴细胞中仅含有一种性别的性决定基因,因此,性决定基因虽然也涉及维持内源信号物质的水平,但不必有“开”或“关”的选择。

表1 玉米中与性别分化有关的突变体及其表型^[2,12]

突变	表型
<i>ts1, ts2</i>	雄穗中两小花均发育为正常雌花,雌穗中两小花也发育为正常雌花
<i>Ts5</i>	雄穗中出现两性或雌性小花,雌穗中雌性小花发育正常
<i>sk</i>	雄穗中雌性小花发育正常,雌穗中雌性小花败育
<i>dwarf</i>	雄穗中雌性小花发育正常,雌穗中出现雄性小花或两性花
<i>ts4, Ts6</i>	雌、雄穗中花器官增生形成不规则的雄性、雌性、两性或不育的小花,其中 <i>ts4</i> 突变花器官增生程度更大

在影响玉米花序发育的突变体中,有些基因的突变造成突变体植株单性花的发育异常,导致雄穗结实(tassel seed, *ts*),即突变型植株的雄性小花中,雌蕊也得到正常发育,这些突变型植株的营养生长没有因为这些基因的突变而受到影响,仅雄穗及雌穗中小花的有性生殖器官的发育具有不同程度的变化。这一类突变包括显性(如 *Ts5* 突变)与隐性突变(如 *ts1, ts2* 突变),都能影响突变型植株雄穗小花的发育而引起雄穗结实的表型。*ts1* 和 *ts2* 基因在野生型植株的性别决定过程中起着非常重要的作用;*Ts5* 基因的突变对雌蕊群的选择性败育过程具有特异性影响,因此这一基因的作用可能代表了性别决定过程的一个重要步骤。

sk(*silkless*)突变型植株雌穗中雌性小花败育,但雄穗中雄穗小花发育正常,从而导致其雌性不育。玉米的矮化(*dwarf*)突变型为雄花两性花同株植物,*dwarf* 表型由至少 6 个不连锁的基因(如 *An1*、

D1、*D2*、*D3*、*D4* 和 *D5*)中一个基因的突变所引起。对 *dwarf* 突变型的生理生化分析表明,赤霉素(GA)可能对玉米的雌性发育相当重要,并可能是性别决定中的一个主要信号分子。通过施加外源赤霉素,隐性 *dwarf* 突变型的大小及开花特性等突变症状可以消除,从而恢复野生型的表型,并随后发现 *dwarf* 突变型植株只能产生低于正常水平的赤霉素,如 *An1*、*D1*、*D2*、*D3*、*D4* 和 *D5* 基因突变失去功能,都会导致 GA 的生物合成受阻,引起玉米植株矮化,果穗中有两性花和雄花产生^[13,14]。目前已从玉米中克隆到 *An1* 和 *D3* 基因,这两个基因是编码 GA 生物合成早期步骤的关键酶基因^[15,16],这进一步证实了 GA 的存在阻止了雄蕊的发育。

3. 玉米的性决定基因及其作用机理

玉米中分离性别分化特异表达基因的常用方法有差异筛选法和转座子标签法。Wright 等用差异筛选法从玉米中分离到几种雄花特异表达基因的 cDNA 克隆,同时分析了这些基因表达的时期,并对表达终产物进行了结构分析。发现其中一种 cDNA 编码的多肽分子量为 12KD,等电点为 9.54,其氨基酸序列中富含 Gly、Pro 和 Ser,这一特点与其他植物结构蛋白相似,并且含有裂解分泌信号:疏水的 N 末端,表明它可能是一种分泌蛋白。定位研究还发现它主要连接在维管束鞘、成熟花药、外稃和内稃的细胞壁中^[17]。Delong 等在玉米上分离到第一个植物的性决定基因: *TASSELSEED2* (*TS2*) 基因。*TS2* 不含 MADS box 基序,并且序列分析表明它不是作为一个转录因子发挥作用。对其时空表达的研究表明: *TS2* 等决定性别分化途径的基因在一系列同源异型基因已经决定了花器官的数目和类别之后才发挥作用。在花序分生组织中, *TS2* mRNA 在雄穗小花的雌蕊群原基的次上皮细胞中表达水平最高,尤其是雌蕊群退化起始之前,在其他花器官原基中表达水平很低。*TS2* 基因产物的作用可能涉及使雌蕊败育的器官死亡程序,而之后雄蕊生长的促进只是它的非直接效应。预期的 *TS2* 蛋白产物分子量为 35KD,其氨基酸序列与一类短链乙醇脱氢酶高度同源,其中与羟基类固醇脱氢酶同源程度最高。赤霉素含多个羟基,并且对玉米性别分化有特殊的效应, *TS2* 产物作用的底物有可能是赤霉素或甾类分子。*TS2* 产物可能在细胞水平上有直接的效应,也可能通过调节其他尚未被鉴定的基因而发挥作用。*TS2* 引起器官原基的败育可能是通过产生“自杀分子”(胞内或胞外毒物),使细胞死亡,或者

是通过产生使细胞分裂停滞的末端分化信号,而之后的器官死亡只是一个非直接效应。

三、白麦瓶草性别分化的 分子生物学研究进展

白麦瓶草的性别决定受到最严格的遗传控制,它的性别表型与异型性染色体(Y染色体)的存在具有清晰的相关性,施加外源植物激素对植物个体的单性花发育几乎没有影响,因此长期以来被认为是植物性别决定研究的模式系统^[18-20]。

1. 白麦瓶草性别决定的遗传学

白麦瓶草含形态差异明显的性染色体,即X染色体和Y染色体。其雌性个体的基因型为XX,而雄性个体的基因型为XY,其中Y染色体在白麦瓶草的性别决定中发挥关键性作用。遗传学和细胞遗传学研究表明,白麦瓶草的性染色体和动物的性染色体有一定的相似性,如哺乳动物和白麦瓶草的Y染色体均包含在减数分裂中可与X染色体配对的区域(PAR)和含性别决定基因的非重组区域^[23]。在白麦瓶草Y染色体的非重组区上连锁存在两类与性别决定有关的基因,即雌性抑制基因和雄性活化基因,此外,还存在与花粉正常发育和雄性可育性相关的基因。

白麦瓶草也存在一些与性别分化有关的突变体,这些突变体是由Y染色体部分缺失引起的,如雄性不育突变体,其表型为只产生退化的不育花粉。用 γ -射线辐照花粉的方法可人工诱导与性别分化有关的突变体的产生,如失去雄蕊抑制功能的两性化突变体 *bsx*^[21]和失去雄性活化功能的无性化突变体 *asx*^[22]。这些突变体材料对与性别分化有关的基因在Y染色体上的定位起到非常重要的作用,也有助于确定分离到的Y染色体基因在性别分化中的作用。

2. 白麦瓶草雄性特异基因的分离

近年来,关于白麦瓶草性别决定的分子生物学研究异常活跃,已经分离得到多个与性别分化有关的雄性特异基因^[8,23,24],并通过序列分析和原位杂交等技术对这些基因的功能进行了分析。

Matsunaga等报道在白麦瓶草上,用差异筛选法分离得到4个雄性繁殖器官特异cDNA克隆:*MROS1-4*,并研究了它们的表达。发现*MROS3*和*MROS4*转录本在发育早期的雄花芽中积累,而*MROS1*和*MROS2*则在发育晚期的雄花芽和开放的雄花的花药中积累。其中,*MROS3*只在成熟的

绒毡层中表达,它可能在绒毡层细胞的成熟中发挥作用。*MROS2*编码的蛋白有一段富含甘氨酸(Gly)的序列,这一段序列能形成一个在蛋白质中有高度柔性的甘氨酸环;*MROS2*还包含一个类似伸展蛋白的SPPPP基序,一般来说,含这一基序的蛋白质可能在细胞壁的自我组装中发挥作用^[25]。有趣的是,原位杂交发现,*MROS2* mRNA的定位方式随花药的发育而发生动态变化。在花药的连接组织继续退化的时期B3,*MROS2* mRNA主要分布在药室内壁、表皮和连接组织中;而到了花药变成二室的时期B4,*MROS2* mRNA则主要分布在裂口附近的药室内壁和表皮中。由于药室内壁、表皮、连接组织和裂口在花药的开裂中发挥重要作用,开裂过程需要很多基因的表达,包括编码使连接在药室内壁细胞的细胞壁上的纤维加厚、使连接组织分解或使花药在裂口破裂的蛋白质的基因,*MROS2*则很可能是在开裂过程中发生作用的分子。到了花粉粒成熟的时期B5,*MROS2* mRNA在表皮中的分布大大减少,在花粉中的分布则大大增加。RNA杂交结果显示:*MROS2*转录本的水平分别在时期B3和B5有两个峰值。*MROS2*很可能在花药的发育中是一个多效基因,它的表达可能受到两套不同机制的时空调控。

Scutt等用减法杂交和差异筛选相结合的方法分离到8个雄性特异cDNA克隆(*Men1-8*),其中*Men1*与*MROS1*同源,*Men4*和*MROS2*同源。分离到的*Men*基因都不在Y染色体上,但它们的表达直接或间接地受到Y染色体上的性别决定基因的诱导。不同的*Men* cDNA的时空表达模式各异,它们可以作为白麦瓶草性别决定的分子机理研究的发育性标记物。Barbacar等利用无性化突变体(5KR63),采用减法克隆的策略分离到一些在白麦瓶草繁殖器官中早期表达的基因。分离到的22个cDNA克隆所代表的基因大多为单拷贝或低拷贝数基因,并且大部分在系统发育上是保守的,根据它们表达时间的不同可分为三大类:晚期、早期和极早期。其中分离到的14个早期和极早期表达的基因是已报道的在花药发育的最早时期表达的基因,它们很可能就在器官性别基因的下游作用,启动区域化或末端特异化,在花轮3和花轮4中发挥特殊作用,目前对繁殖器官中的这种作用还一无所知,因此很有必要分离和鉴定这样的基因,并研究其表达和生化特性,以确定其功能。此外,分离到的这些早期和极早期表达的cDNA克隆还可以作为花早期分化

的发育性标记物,如 CCLS4 克隆,原位杂交显示它是前减数分裂期药室内壁/表皮细胞的很好的标记物。序列分析表明,在分离到的 22 个 cDNA 克隆中,有 10 个是新基因,另有 8 个与植物中的已知基因同源(其中 CCLS4 和白麦瓶草中发现的另一个绒毡层特异基因 MROS3 同源),4 个与酵母中的已知基因同源。根据已知基因的功能,可把这些与同源雄性特异基因分为三大类:(1)逆境反应基因。(2)维持细胞骨架和核的完整性的基因。(3)作为转录因子和控制胞内相互作用的基因。

以上介绍的这些雄性特异基因都不在 Y 染色体上,因而都不是性别决定基因,它们可能直接或间接地受到性决定基因的调节。有趣的是, Guttman (1998) 发现,雄性特异基因 MROS3(或 CCLS4)定位在 X 染色体上,并且在 Y 染色体非配对区域有其处于非功能状态的退化同源序列存在^[26],这预示了白麦瓶草的 X 和 Y 染色体可能是由共同的祖先进化而来。

3. 白麦瓶草 Y 染色体基因的分离与分析

利用白麦瓶草的 Y 染色体进行 Y 染色体基因的分离,也是得到与性别决定过程相关的基因的一条可行途径。激光显微解剖技术(laser-microdissection)的应用^[27]使白麦瓶草性染色体的分离及其 DNA 组分分析成为现实。一些研究者先后从 Y 染色体上分离到一些基因,但这些基因大多为非编码序列,并且是 Y、X 和常染色体所共有的^[28,29]。

Delichere 等报道从白麦瓶草的 Y 染色体上分离到首个活性基因 *SlY1*^[30], *SlY1* 在 X 染色体上有同源序列 *SlX1*。以无性化突变体和两性化突变体为材料进行的基因组 Southern 印迹分析表明, *SlY1* 不定位于 Y 染色体上含性别决定位点的区域上,这说明 *SlY1* 本身并不是性别决定基因,但对其功能、时空表达及其调控等方面的研究还是非常有意义的。首先, *SlY1* 的发现说明在白麦瓶草的 Y 染色体上除了涉及性别决定和雄性可育的基因外,还存在其他活性基因,如在 X 染色体上含同源序列的看家基因,这一情况与人类的 Y 染色体非常类似。同时, *SlY1/SlX1* 基因对植物性染色体的起源和进化研究也很有帮助。其次, *SlY1* 和 *SlX1* 编码几乎相同的蛋白质,这种蛋白质包含 WD(Trp-Asp)-repeat 结构域,属 WD-repeat(又称 WD-40 repeat 或 β -转导素类似物)蛋白家族成员。一般认为, WD-repeat 蛋白与蛋白质的相互作用有关。免疫学试验表明, *SlY1* 和 *SlX1* 编码的蛋白质定位于核

中,并且它们在活跃分裂或开始分化的细胞中含量最丰富。因此, *SlY1* 和 *SlX1* 可能参与促进细胞分裂与早期分化的调节途径,并可能与其他 WD-repeat 蛋白相互作用。更有意思的是,由于 *SlY1/SlX1* 在发育停滞的性器官(如雌花中的雄蕊和雄花中的心皮)中不表达,很可能它们或其上游基因受到性别决定基因的控制。因此,通过启动子分析等研究就有可能鉴定与 *SlY1* 和 *SlX1* 相互作用的蛋白质,从而找到性别决定基因。在标记技术尚未建立,而 Y 染色体的显微解剖分离法又不够精确和完善的情况下, *SlY1* 和 *SlX1* 基因无疑为白麦瓶草性别决定基因的研究提供了一条捷径。

摘 要

本文概述了植物性别分化特异表达基因的分离方法以及近年来在性别分化研究的模式植物玉米和白麦瓶草上性决定基因研究的进展。

参 考 文 献

- [1] Durand R. and Durand B. 1984, *Physiol. Plant*, **60**: 267 - 274.
- [2] Irish EE and Nelson T. 1989, *The Plant Cell*, **1**: 737 - 744.
- [3] 汪俏梅、曾广文, 1996, 植物生理学通讯, **32**(5): 385 - 389.
- [4] 汪俏梅、曾广文, 1997, 植物生理学通讯, 1997, **33**(2): 147 - 151.
- [5] Boissay E et al., 1996, *Physiol Plant*, **96**(2): 251 - 257.
- [6] Hardenack S, et al., 1994, *Plant Cell*, **6**(12): 1775 - 1787.
- [7] Ainsworth C et al., 1995, *Plant Cell*, **7**(10): 1583 - 1598.
- [8] Matsunaga S et al., 1996, *Plant Journal*, **10**(4): 679 - 689.
- [9] DeLong A et al., 1993, *Cell*, **74**: 757 - 768.
- [10] Cheng PC et al., 1983, *Amer. Jour Bot*, **70**: 450 - 453.
- [11] Dellaporta SL and calderon-Urrea A, 1993, *Plant Cell*, **5**: 1241 - 1251.
- [12] Veit B et al., 1993, *Plant Cell*, **5**: 1205 - 1215.
- [13] Cheng PC and Pareddy DR. 1994, *The Maize handbook*. New York: Springer-Verlag, 45 - 47.
- [14] Irish EE 1996, *BioEssays*, **18**(5): 533 - 569.
- [15] Bensen RJ et al., 1995, *Plant Cell*, **7**: 75 - 84.
- [16] Winkler RG and Helentjaris T, 1995, *Plant Cell*, **7**: 1307 - 1317.
- [17] Wright SY et al., 1993, *Plant Journal*, **3**(1): 41 - 49.
- [18] Grant S et al., 1994, *Plant J*, **6**(4): 471 - 480.
- [19] Grant S et al., 1994, *Dev Genet*, **15**: 214 - 230.
- [20] Farbos I et al., 1997, *Sex Plant Reprod*, **10**(3): 155 - 167.
- [21] Lardon A et al., 1999, *Genetics*, **151**: 1173 - 1185.
- [22] Farbos I et al., 1999, *Genetics*, **151**: 1187 - 1196.
- [23] Scutt CP et al., 1997, *Plant Physiol*, **114**(3): 967 - 979.
- [24] Barbacar N et al., 1997, *Plant Journal*, **12**(4): 805 - 817.

- [25] Kieliszewski MJ and Lamport DTA, 1994, *Plant J*, **15**: 157-172.
- [26] Guttman DS and Charlesworth D, 1998, *Nature*, **393**:263-266.
- [27] Scutt CP et al., 1997, *Genome*, **40**:705-715.
- [28] Donnison IS et al., 1996, *Genetics*, **144**:1893-1901.
- [29] Zhang YH, et al., 1998, *Genome*, **41**:141-147.
- [30] Delichere C et al., 1999, *EMBO J*, **18**(15):4169-4179.

AGPase 及其基因表达研究

姚新灵

(宁夏大学生物工程系 银川 750021)

在高等植物淀粉生物合成过程中,二磷酸腺苷葡萄糖焦磷酸化酶-AGPase(ADP-glucose pyrophosphorylase)将一磷酸葡萄糖焦磷酸化,形成二磷酸腺苷葡萄糖(ADP-葡萄糖)。其产物 ADP-葡萄糖是合成直链和支链淀粉的底物。在含淀粉组织内,ADP-葡萄糖是淀粉合成酶、与淀粉粒结合的淀粉合成酶以及分支酶等的底物,用于直链淀粉和支链淀粉的合成。该底物的浓度直接影响淀粉的合成速度和效率。

一、植物功能 AGPase 由四个亚基构成

植物中 AGPase 由四个亚基组成,其中两两在组成和结构方面相同,构成了两种大小明显不同的多肽^[1],其中较大的称为大亚基,其分子量因种不同而变化于 54kD 到 60kD 之间,较小的为小亚基,分子量在 51kD 到 55kD 间。编码两亚基的基因已从几种植物中被克隆,大亚基之间和小亚基之间的 DNA 序列及推测的氨基酸顺序表现同源性,并与大肠杆菌中该酶表现相似的氨基酸顺序^[2,3]。

较早从分子水平证实 AGPase 由四个亚基构成的试验是在玉米的胚乳中,玉米 bt2 突变是发生于其胚乳 AGPase 小亚基的突变^[4],sh2 是发生于其大亚基的突变^[5],对两者的分析表明:为了表现 AGPase 完全活性,大小两亚基缺一不可,两种突变分别减少胚乳中 AGPase 活性 90% - 95%,减少胚乳淀粉含量 75%^[6,7]。皱粒豌豆是编码 AGPase 大亚基的基因突变(叫做 rb 基因)所致,rb 突变体子叶中 AGPase 活性比正常型下降 90%,淀粉含量下降 50%^[8,9],在大肠杆菌中表达两种马铃薯 AGPase 亚基表明,AGPase 单个亚基的活性低,而将两者合并表达其活性高于单个亚基 10-70 倍;试验证明植物中正常 AGPase 由两个大亚基和两个小亚基构成的四合体行使其完全功能^[10]。

二、AGPase 编码基因分化表达

淀粉的合成出现于植物体的不同组织器官,储

藏器官内 AGPase 基因的表达与其他组织及器官中 AGPase 基因表达之间的关系怎样是实现 AGPase 基因表达水平调控必须回答的问题。在已研究的植物种类中,包括拟南芥^[11]、马铃薯^[12,13]、大麦^[14]、水稻^[15]和小麦^[16]等,它们的 AGPase 的大亚基同属多基因编码,这些基因的表达具有高度专一性。例如在大麦和小麦中,这些基因的表达仅限于叶片或根和胚乳中。另外,它们的表达在特定条件的诱导下发生,如在马铃薯中增加蔗糖诱发该基因的表达,遗传分析也证实了大亚基的等位形式随器官及组织分化而出现。玉米 sh2 突变出现在胚乳中,这必然有另外的基因在胚和叶中编码 AGPase 大亚基^[17]。事实上玉米胚中另一个编码大亚基的转录子也在胚乳中被发现,但其量极低^[18]。大豆中 AGPase 小亚基的两个 cDNA 克隆已被识别,它们表现组织表达专一性,一个仅表达于叶中;另一个则表达于叶和子叶内^[19]。玉米中被识别的两个小亚基的 cDNA 也表现明显不同的组织专一性^[20]。

Muller Rober 等 1994 年从马铃薯中分离 3.2kb 的 AGPase 大亚基启动子序列,并将不同长度的序列与葡萄糖醛酸酶编码基因连接形成嵌合基因结构,转化于烟草和马铃薯;结果发现该结构在含淀粉的块茎薄壁细胞,茎和叶柄鞘细胞,保卫细胞中表达,在前两者中行使功能的启动子区域是位于 3.2kb 大亚基启动子-500 - -1200 的序列;启动子 5' 端的 0.3kb 片段负责该结构在保卫细胞内的表达^[13]。该结果表明马铃薯 AGPase 大亚基基因启动子序列本身具备了调节其所驱动的基因在不同器官表达的功能,这在一定程度上类似于大肠杆菌乳糖操纵子中所谓的调节基因的功能;当然,在近年的研究中关于启动子调节基因表达及表达效率的进展非常迅速;但在 AGPase 基因启动子调节其表达的研究尚未见很多报道。过去人们认为 AGPase 活性表现于