

植物磷脂酶C及其参与的信号途径

潘延云^{1,*} 朱正歌² 孙大业²

¹河北农业大学生命科学学院, 保定071000; ²河北师范大学生命科学学院, 石家庄050016

Plant Phospholipase C and Its Involved in Signal Transduction

PAN Yan-Yun^{1,*}, ZHU Zheng-Ge², SUN Da-Ye²

¹College of Life Sciences, Hebei Agricultural University, Baoding 071000; ²College of Life Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050016

提要 就植物磷脂酶C(PLC)的结构特征、基因克隆和其在介导植物对外界刺激应答反应的信号转导过程中的作用等研究进展做了介绍。

关键词 植物; 磷脂酰肌醇; 磷脂酶C(PLC); 信号转导

在构成细胞膜的磷脂组分中, 肌醇磷脂(inositol phospholipid)主要分布在质膜内侧, 其含量约占膜磷脂总量的10%^[1]。动物细胞中肌醇磷脂和它们的磷酸化衍生物在多种因素, 如生长因子、激素、神经递质和光等刺激下引发的信号转导中起作用^[1]。这些肌醇磷脂磷酸化衍生物的形成有赖于多种磷脂酶的作用, 他们分别是磷脂酶A₁、A₂、C、D(PLA₁、PLA₂、PLC、PLD), 其水解部位如图1所示。在诸多的磷酸化肌醇分子衍生物中, PI(4, 5)P₂是最重要的一個。它可以裂解形成2个第二信使分子——1, 4, 5-三磷酸肌醇[I(1, 4, 5)P₃]和二酰甘油(DAG)。这2个第二信使的产生是由依赖磷酸肌醇的磷脂酶C(phospholipase C, PLC)催化的^[2]。

水溶性的I(1, 4, 5)P₃释放到胞质中, 启动Ca²⁺从钙库中释放出来, 进而调节钙和钙调素依赖的酶及通道。DAG仍在膜上激活蛋白激酶C(protein kinase C, PKC), 通过磷酸化, 调节一系列蛋白的活性, 如酶、受体、转运蛋白、细胞骨架成分等^[2~4]。PLC通过与G蛋白或酪氨酸激酶偶联在细胞的生长、增殖、代谢、分泌和收缩的信号转导中起作用^[5]。

信号转导知识大多是从动物系统的研究中获得的, 动物细胞中有关PLC的结构、功能及其调节等的研究已有了很大进展。植物中的研究起步较晚, 多年来的研究表明, PLC不仅在植物细胞中普遍存在, 而且在植物对外界刺激如渗透胁迫、ABA、光、重力和授粉等的应答反应和生理过程中起作用^[6]。

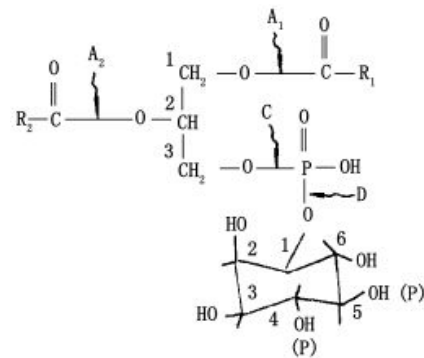


图1 肌醇磷脂分子结构及被各种磷脂酶水解的部位^[1]

箭头所示位置为相应磷脂酶作用的位点, 这些磷脂酶分别称为磷脂酶A₁、A₂、C、D; R₁、R₂分别为脂肪链基团; (P)表示可被磷酸化的位点。

迫、ABA、光、重力和授粉等的应答反应和生理过程中起作用^[6]。

1 植物PLC的结构特征

在哺乳动物中, 已证实有11种不同类型的PLC, 这11种类型又可归为4个不同的亚型——PLCβ、γ、δ和ε。最近, 一个新型的、在精细胞中表达的PLC被克隆出来, 命名为PLCζ^[7]。但无论是哪个亚型, 其分子结构均包括4个基本的组分: PH区、EF手形区、C2区和催化区(图2)^[5]。前3个区和各亚型酶特有的功能区都分别起不同的调节、调控功能^[8~12], 而催化区是由氨基

收稿 2004-07-30 修定 2005-01-04

*E-mail: panyanyun@263.net, Tel: 0312-7528249

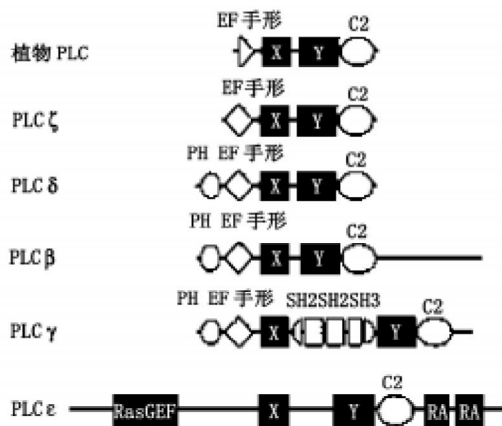


图2 PLC亚型结构的功能域
根据参考文献5、7 改绘。

酸序列保守的X、Y域组成，它们构成PLC催化中心。

序列分析表明，所有植物的PLC序列在结构和组成上都有4个保守域，其中X、Y和C2与哺乳动物相似，植物PLC的结构接近于 δ 亚型，但更接近于刚刚克隆的 ζ 亚型^[7](图2)。而第4个保守域，位于X域之前的EF手形结构却有些不同。对PLC δ 1晶体的X射线分析结果表明，植物PLC的EF手形与PLC δ 1第2个EF手形的环形结构更相似。PLC δ 1中的这第2个环结构通过与C末端的C2区相互作用在PLC结构中起重要作用，动物PLC δ 1和PLC γ 缺乏这个环时都不表现活性。最近的实验证明，拟南芥的一个PLC基因AtPLC2，如果缺乏前36个氨基酸，则没有活性；而缺乏前22个氨基酸对活性没有影响。这有力地证明植物PLC可能包含一个EF手形结构域，这个区域与动物PLC EF手形域的第2个环相似^[13]。有趣的是，所有AtPLC基因都在这个EF手形域之后立刻有第1个内含子^[14]。

2 植物PLC的基因克隆

第1个编码有功能的植物PLC的cDNA克隆是1995年报道的^[15]。Yamamoto等^[15]用酵母PLC保守序列设计的引物，从诱导开花的拟南芥cDNA中扩增出一个165 bp的片段，以此为探针从cDNA文库中筛选得到一个开放阅读框与动物PI-PLC极为相似的克隆。同年，Hirayama等^[16]从受干旱和盐胁迫诱导的拟南芥中筛选到一个编码

561个氨基酸的类动物PI-PLC δ 的cDNA克隆，命名为AtPLC1(GenBank ID D38544)，其编码的蛋白证明有PLC活性。2年后，他们又从拟南芥中克隆出一个在营养组织和花器官中组成型表达的PI-PLC，命名为AtPLC2(GeneBank ID D50804)^[17]。根据真核生物PLC的X保守域设计的简并性引物，可在拟南芥cDNA中扩增出8个彼此不同而与PLC高度同源的序列，说明植物PI-PLC与动物的类似，也是有多数亚型的基因家族^[18]。拟南芥基因组测序完成后的序列分析表明，基因组中至少存在10个(包括推测的)PI-PLC基因。这种植物PLC还在其他物种中检测和克隆到，如大豆、马铃薯、烟草、水稻、番茄和豌豆等^[19]。最近，我们从百合花粉中也克隆到PLC的2个cDNA序列，其cDNA的特征分别列于表1。

3 植物PLC参与的信号途径

如上所述，在很多植物物种中已克隆和检测到PLC，其生理功能的研究也很多。有关PLC检测和功能的研究多采用药理学手段，如用PLC的抑制剂U-73122、新霉素及钙库抑制剂肝素等处理实验材料，观察PLC途径中一些组分的变化；用³H标记的PIP₂检测是否有³HIP₃的产生来检测PLC的存在与否和活性的变化等。随着现代分子生物学的发展，有关PLC研究也有了很大进展：根据保守序列的基因克隆及cDNA文库的筛选，已得到众多的植物PLC基因；采用转基因和诱变等手段已得到PLC表达缺失的植株(反义或基因敲除)和超表达植株，因而PLC功能和参与的信号途径等研究有了分子生物学和遗传学等方面的证据。这些研究表明，许多植物对外界刺激的应答反应都与PLC-肌醇磷脂系统有关，如植物在对渗透胁迫、ABA、光、重力和授粉等过程产生的生理反应均涉及肌醇磷脂系统组分的变化^[23~29]。

3.1 感受重力刺激 植物靠重力感受器感受位置变化，人们对植物从感受重力刺激到由此而发生的生长方向的改变之间的信号过程并不清楚。IP₃和肌醇磷脂系统参与玉米受重力刺激引发的短期和长期生理反应，IP₃作为一个可扩散的第二信使在玉米叶枕的感知细胞和应答细胞中起传送和扩大信号的作用，检测出IP₃浓度上升前有一个PIP₂生物合

表1 已克隆的植物PLC cDNA及其特征

植物	基因名称	GenBank注册号	cDNA 及编码的蛋白	参考文献
拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>AtPLC1f</i>		1 861 bp, 533 aa	15
拟南芥	<i>AtPLC1s</i>	D38544	1 683 bp, 561 aa	16
大豆(<i>Glycine max</i>)	<i>PI-PLC</i>		1 905 bp, 600 aa	20
拟南芥	<i>AtPLC2</i>	D50804	2 203 bp, 581 aa	17
拟南芥	<i>AtPLC</i>	X85973	—	17
拟南芥	<i>ATHATPLC1G</i>	U76423	2.5 kb	18
马铃薯(<i>Solanum tuberosum</i>)	<i>StPLC1</i>	X93564	596 aa	21
马铃薯	<i>StPLC2</i>	X94183	565 aa	21
马铃薯	<i>StPLC3</i>	X94289	585 aa	21
烟草(<i>Nicotiana tabacum</i>)	<i>CAA65127</i>	—	588 aa	19
番茄(<i>Pisum solanum</i>)	<i>CAA75546</i>	—	594 aa	19
豇豆(<i>Vigna sinensis</i>)	<i>AAB41107</i>	—	549 aa	19
烟草	—	X95877	—	22
烟草	—	Y11931	—	22
拟南芥	<i>AtPLC4</i>	AY053422	571 aa, 65 kD	14
拟南芥	<i>AtPLC5</i>	AY062681	573 aa, 66 kD	14
拟南芥	<i>AtPLC6</i>	—	576 aa, 66 kD	14
拟南芥	<i>AtPLC7</i>	—	584 aa, 67 kD	14
百合(<i>Lilium davidii</i>)	<i>LdPLC1</i>	AY735314	475 aa, 54 kD	待发表
百合	<i>LdPLC2</i>	AY735313	536 aa, 61 kD	待发表

成增强的过程^[27]。Perera等^[28]以离体培养的燕麦叶鞘为材料,研究了其向地性生长过程中IP₃的变化,发现垂直生长的叶鞘,由于重力的作用顶端会出现弯曲,呈现向地性生长。而在这个过程中,叶鞘组织中会出现IP₃浓度变化,重力刺激10~30 min时,叶枕下半部分的IP₃浓度是上半部分的3倍。而施加PLC抑制剂U-73122后,可以阻碍IP₃的增加,并使叶鞘由于重力而产生的弯曲生长减少65%。这表明IP₃参与了植物对重力刺激作出反应的信号转导过程。

3.2 参与ABA信号转导 ABA在气孔调节、种子的成熟和萌发以及环境胁迫反应中起作用^[24]。

Sanchez和Chua^[30]用拟南芥转基因植株为试材,发现*AtPLC1*呈现活性对ABA诱导基因的表达是必需的,但单是*AtPLC1*表达的增高不能激活ABA反应基因的表达,即超表达的*AtPLC1*本身对于这些基因的表达也是不够的,因此他们认为*AtPLC1*在ABA信号转导中起间接的调节作用。

在气孔的调节中,ABA可引起保卫细胞的钙振荡,钙振荡的模式依赖于ABA的浓度并与气孔的最终开度相关。Staxén等^[31]在研究气孔保卫细

胞对ABA的反应时发现,PLC的抑制剂U-73122可以抑制ABA引起的钙振荡及气孔关闭,从而证实PLC参与ABA引起的钙振荡,这种钙振荡参与气孔的关闭。最近,有人利用转基因烟草进一步研究了PLC在ABA调节气孔的信号途径中的作用和所处的位置^[32]。研究发现,低表达PI-PLC的转基因烟草株系PLCA和PLCB的气孔对ABA的反应比野生型的明显不敏感。这表明PLC的活性在ABA对气孔的影响中是有作用的。但PLC蛋白完全缺失也只能部分地影响ABA对气孔开放抑制的作用。这与Sanchez和Chua^[30]的工作极为相似,即PLC在ABA调节气孔的反应中也处于一个非首要的调节作用的位置。

3.3 参与胁迫反应 肌醇磷脂的一些组分参与植物对高渗胁迫的反应。Hirayama等^[16]在克隆拟南芥PLC基因时发现,*AtPLC1s*在正常生长条件下表达量非常低,干旱或盐处理时表达量急剧增加;他们用拟南芥T87培养细胞进行渗透胁迫时发现,甘露醇、NaCl或脱水引起的高渗刺激后,几秒之内细胞中的IP₃水平就短促上升,U-73122处理可以抑制IP₃的增高。PIP₂在高渗刺激后也迅速

增加,但其上升速率远远低于 IP_3 。这些结果表明, IP_3 的增加是由于胁迫刺激诱导的PI-PLC活力增强。PI-PLC的抑制剂还可抑制高渗胁迫反应中一些干旱诱导基因的表达。这表明,PLC是胁迫信号的传递中的一个关键酶^[33]。

3.4 参与花粉管生长的调节 1987年就有证据表明,肌醇磷脂和对肌醇磷脂依赖的PLC活性存在于百合(*Lilium longiflorum*)花粉管里^[34]。1996年Franklin-Tong等^[35]用PLC抑制剂新霉素(neomycin)进一步证明花粉管存在着钙依赖的PLC活性,从而说明肌醇磷脂信号系统的组分 IP_3 和PLC可能参与对花粉管的调节。我们研究室曾以蛇莓(*Duchesnea indica*)和百合花粉为材料,施用U-73122后,发现花粉的萌发即受抑制,且有浓度依赖性^[36]; IP_3 受体的专一性抑制剂肝素可明显抑制花粉萌发和生长。2000年,我们研究室又采用显微注射的方法,分别注射源于动物的PLC抗体、 IP_3 和 IP_3 受体(IP_3R)的抗体,发现PLC抗体和 IP_3R 的抗体可显著抑制花粉管的生长,而 IP_3 可以促进花粉管的生长^[37]。这一系列实验为肌醇磷脂信号系统可能参与花粉萌发和伸长生长的生理过程提供了多方面的证据。

3.5 其他信号过程 PI-PLC在 C_4 植物对光依赖的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶磷酸化信号传递过程中起一定作用,这个过程可激活这个酶为 C_4 植物的光合作用积累 CO_2 ^[38]; PLC还参与缺氧引起的信号转导过程,在这一过程中PLC的抑制影响 Ca^{2+} 的释放^[39]。Kashem等^[40]报道PLC对水稻种子萌发有影响,他们认为肌醇磷脂- Ca^{2+} 途径参与萌发种子中赤霉素诱导的 α -淀粉酶基因的表达。另外,PLC可以通过调控cofilin的磷酸化而影响根毛的生长^[41],它还可以协助mRNA的核外运。由于PLC活化后可促使 IP_3 生成, IP_3 经激酶作用生成 IP_6 ,因此 IP_6 可能是介导mRNA外运的正调控因子^[21,42]。

4 植物PLC途径的调控机制

植物PLC的调控机制和其功能的研究一直是同步进行的,也一直是人们关注的中心。很多研究表明植物PLC的激活与G蛋白有关。光照小麦叶片细胞的质膜囊泡中,可检测到对 Ca^{2+} 依赖的

PLC活性, PIP_2 -PLC活性可因GTP的存在而加强,这暗示G蛋白的参与^[19]。用G蛋白的激活剂mastoparan处理罂粟(*Papaver rhoeas*)花粉管,可刺激 IP_3 的产生和钙离子的释放,此种作用为PLC抑制剂新霉素所抑制^[35],暗示G蛋白对PLC有调节作用。类似的现象也出现在进行缺氧处理的水稻根部细胞中。G蛋白激活剂可以提高胞质中 IP_3 的浓度,而这一通路又可被PLC抑制剂所抑制,所以在这个信号转导途径中,G蛋白有可能在PLC上游发挥调控作用^[39]。在马力耕等^[36]的研究花粉萌发体系G蛋白对花粉萌发生长的作用及与PLC的关系所做的大量药理学试验中,他们用的G蛋白的激动素霍乱毒素(CTX)和百日咳毒素(PTX),也得到了G蛋白对PLC调控的证据。最近又有证据表明,G蛋白偶联受体及G蛋白 α 亚基都可能在PLC调节的DNA合成过程中起上游调控作用^[43]。

PLC对 PIP_2 的水解需要一定浓度的 Ca^{2+} ^[44], Ca^{2+} 也可能是PLC上游调控因素之一。在拟南芥种子萌发过程中,ABA诱导PLC- IP_3 信号途径是一个对 Ca^{2+} 依赖的途径,*AtPLC1*的表达需要胞质中 Ca^{2+} 的增加来激活^[7];但 Ca^{2+} 的浓度增至 $mmol \cdot L^{-1}$ 水平时,PLC的优先底物由 PIP_2 变为 PIP ^[44],不再生成 IP_3 ,这意味着 Ca^{2+} 对 IP_3 有负调控作用,而这种作用最近在水稻糊粉层细胞中也得到证明^[40]。上述的ABA对气孔的调节是一个有多条信号转导途径参与的生理过程,最近有人探讨PLC在这个生理过程中究竟在哪个位置的实验中也认为,PLC可能为增加的胞质 Ca^{2+} 激活^[32]。

总之,从现有的研究结果看,植物肌醇磷脂代谢的各种酶与他们在动物中的类似物不管是从结构上还是底物特异性上都呈相关性,但植物细胞PI代谢中的许多问题尚待澄清。植物体中PLC的功能研究已有了一些结果,但详细环节仍不十分明了;PLC的调控机制也仅处于起步阶段;另外,还有一些尚未探知的植物PI领域无疑也值得深入探讨。

参考文献

- 1 孙大业,郭艳林,马力耕编著.细胞信号转导.第2版.北京:科学出版社,1999.73

- 2 Berridge MJ. Inositol trisphosphate and calcium signalling. *Nature*, 1993, 361:315~325
- 3 Huang CH, Tate BF, Crain RC et al. Multiple phosphoinositide-specific phospholipase C in oat roots: characterization and partial purification. *Plant J*, 1995, 8: 257~267
- 4 Rhee SG, Bae YS. Regulation of phosphoinositide-specific phospholipase C isozymes. *J Biol Chem*, 1997, 272: 15045~15048
- 5 Rhee SG. Regulation of phosphoinositide-specific phospholipase C. *Annu Rev Biochem*, 2001, 70: 281~312
- 6 Wang XM. Plant Phospholipases. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 2001, 52:211~231
- 7 Saunders CM, Larman MG, Parrington J et al. PLC ζ : a sperm-specific trigger of Ca²⁺ oscillations in eggs and embryo development. *Development*, 2002, 129: 3533~3544
- 8 Wang T, Pentylala S, Elliott JT et al. Selective interaction of the C2 domains of phospholipase C- β_1 and - β_2 with activated G α_q subunits: an alternative function for C2-signaling modules. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 7843~7846
- 9 Grobler JA, Hurley JH. Catalysis by phospholipase C δ_1 requires that Ca²⁺ bind to the catalytic domain, but not the C2 domain. *Biochemistry*, 1998, 37: 5020~5028
- 10 Essen LO, Perisic O, Cheung R et al. Crystal structure of a mammalian phosphoinositide-specific phospholipase C δ . *Nature*, 1996, 380: 595~602
- 11 Ellis MV, James SR, Perisic O et al. Catalytic domain of phosphoinositide-specific phospholipase C (PLC). Mutational analysis of residues within the active site and Hydrophobic ridge of PLC δ_1 . *J Biol Chem*, 1998, 273: 11650 ~ 11659
- 12 Essen LO, Perisic O, Lynch DE et al. A ternary metal binding site in the C2 domain of phosphoinositide-specific phospholipase C- δ_1 . *Biochemistry*, 1997, 36:2753~2762
- 13 Otterhag L, Sommarin M, Pical C. N-Terminal EF-hand-like domain is required for phosphoinositide-specific phospholipase C activity in *Arabidopsis thaliana*. *FEBS Lett*, 2001, 497: 165~170
- 14 Mueller-Roeber B, Pical C. Inositol phospholipid metabolism in *Arabidopsis*: characterized and putative isoforms of inositol phospholipid kinase and phosphoinositide-specific phospholipase C. *Plant Physiol*, 2002, 130: 22~46
- 15 Yamamoto YT, Conkling MA, Sussex IM et al. An *Arabidopsis* cDNA related to animal phosphoinositide-specific phospholipase C genes. *Plant Physiol*, 1995, 107: 1029~1030
- 16 Hirayama T, Ohto C, Mizoguchi T et al. A gene encoding a phosphatidylinositol-specific phospholipase C is induced by dehydration and salt stress in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 3903~3907
- 17 Hirayama T, Mitsukawa N, Shibata D et al. *AtPLC2*, a gene encoding phosphoinositide-specific phospholipase C, is constitutively expressed in vegetative and floral tissues in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol Biol*, 1997, 34: 175~180
- 18 Hartweck LM, Llewellyn DJ, Dennis ES. The *Arabidopsis thaliana* genome has multiple divergent forms of phosphoinositol-specific phospholipase C1. *Gene*, 1997, 202: 151~156
- 19 林芳, 许智宏, 薛红卫. 植物信号传导中的磷脂酶. *植物学报*, 2001, 43:991~1002
- 20 Shi J, Gonzales RA, Bhattacharyya MK. Characterization of a plasma membrane-associated phosphoinositide-specific phospholipase C from soybean. *Plant J*, 1995, 8: 381~390
- 21 Kopka J, Pical C, Gray JE et al. Molecular and enzymatic characterization of three phosphoinositide-specific phospholipase C isoforms from potato. *Plant Physiol*, 1998, 116: 239~250
- 22 Pical C, Kopka J, Muller-Rober J et al. Isolation of 2 cDNA clones for phosphoinositide-specific phospholipase C from epidermal peels (accession no. X95877) and guard cells (accession no. Y11931) of *Nicotiana rustica* (PGR 97-086). *Plant Physiol*, 1997, 114: 747~749
- 23 Legendre L, Yueh YG, Crain R et al. Phospholipase C activation during elicitation of the oxidative burst in cultured plant cells. *J Biol Chem*, 1993, 268:24559~24563
- 24 Grill E, Himmelbach A. ABA signal transduction. *Curr Opin Plant Biol*, 1998, 1:412~418
- 25 Chapman KD. Phospholipase activity during plant growth and development and in response to environmental stress. *Trends Plant Sci*, 1998, 3: 419~426
- 26 Munnik T, Irvine RF, Musgrave AP. Phospholipid signalling in plants. *Biochim Biophys Acta*, 1998, 1389: 222~272
- 27 Perera IY, Heilmann I, Boss WF. Transient and sustained increases in inositol 1, 4, 5-trisphosphate precede the differential growth response in ravistimulated maize pulvini. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 5838~5843
- 28 Perera IY, Heilmann I, Chang SC et al. A Role for inositol 1, 4, 5-trisphosphate in gravitropic signaling and the retention of cold-perceived gravistimulation of oat shoot pulvinil. *Plant Physiol*, 2001, 125:1499~1507
- 29 Stevenson JM, Perera IY, Heilmann I et al. Inositol signaling and plant growth. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 252~258
- 30 Sanchez JP, Chua NH. *Arabidopsis* PLC1 is required for secondary responses to abscisic acid signals. *Plant Cell*, 2001, 13: 1143~1154

- 31 Staxén I, Pical C, Montgomery LT et al. Abscisic acid induces oscillations in guard-cell cytosolic free calcium that involve phosphoinositide-specific phospholipase C. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96: 1779~1784
- 32 Hunt L, Mills LN, Pical C et al. Phospholipase C is required for the control of stomatal aperture by ABA. *Plant J*, 2003, 34: 47~55
- 33 Takahashi S, Katagiri T, Hirayama T et al. Hyperosmotic stress induces a rapid and transient increase in inositol 1, 4, 5-trisphosphate independent of abscisic acid in *Arabidopsis* cell culture. *Plant Cell Physiol*, 2001, 42: 214~222
- 34 Helsper JPPG, Heemskerck JWZm, Veerkamp JH. Cytosolic and particulate phosphatidylinositol phospholipase C activities in pollen tubes of *Lilium longiglorum*. *Plant Physiol*, 1987, 71: 120~126
- 35 Franklin-Tong VE, Drobak BK, Allan AC et al. Growth of pollen tubes of *Papaver rhoeas* is regulated by a slow-moving calcium wave propagated by inositol 1, 4, 5-trisphosphate. *Plant Cell*, 1996, 8: 1305~1321
- 36 马力耕, 徐小冬, 崔素娟等. 肌醇磷脂信号途径参与胞外钙调素启动花粉萌发和花粉管伸长. *植物生理学报*, 1998, 24: 196~200
- 37 王昕, 崔素娟, 马力耕等. PLC-IP₃信号途径参与花粉管伸长调控的显微注射实验. *植物学报*, 2000, 42: 697~702
- 38 Coursol S, Giglioli N, Vidal J et al. An increase in phosphoinositide-specific phospholipase C activity precedes induction of C₄ phosphoenolpyruvate carboxylase phosphorylation in illuminated and NH₄Cl-treated protoplasts from *Digitaria sanguinalis*. *Plant J*, 2000, 23: 497~506
- 39 Reggiani R, laoreti P. Evidence for the involvement of phospholipase C in the anaerobic signal transduction. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 1392~1396
- 40 Kashem MA, Itoh K, Iwabuchi S et al. Possible involvement of phosphoinositide-Ca²⁺ signaling in the regulation of α -amylase expression and germination of rice seed. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 399~407
- 41 Den Hartog M, Musgrave A, Munnik T. Nod factor-induced phosphatidic acid and diacylglycerol pyrophosphate formation: a role for phospholipase C and D in root hair deformation. *Plant J*, 2001, 25: 55~65
- 42 York JD, Odom AR, Murphy R et al. A phospholipase C-dependent inositol polyphosphate kinase pathway required for efficient messenger RNA export. *Science*, 1999, 285: 96~110
- 43 Apone F, Alyeshmerni N, Wiens K et al. The G-protein-coupled receptor GCR1 regulates DNA synthesis through activation of phosphatidylinositol-specific phospholipase C. *Plant Physiol*, 2003, 133: 571~579
- 44 Arz MC, Grambow HJ. Polyphosphoinositide phospholipase C and evidence for inositol-phosphate-hydrolysing activities in the plasma-membrane fraction from light-grown wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Planta*, 1994, 195: 57~62