

## 专题介绍 Special Topics

## 类脂对植物生长和发育的作用

陈旭微<sup>1,2,\*</sup> 杨玲<sup>3</sup> 章艺<sup>4</sup><sup>1</sup>浙江大学生命科学院, 杭州 310027; <sup>2</sup>温州师范学院学前教育学院, 温州 325000; <sup>3</sup>浙江师范大学生命与环境科学学院, 金华 321004; <sup>4</sup>衢州职业技术学院, 衢州 324000

## The Role of Lipids in Plant Growth and Development

CHEN Xu-Wei<sup>1,2,\*</sup>, YANG Ling<sup>3</sup>, ZHANG Yi<sup>4</sup><sup>1</sup>College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310027; <sup>2</sup>School of Early Childhood Education, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325000; <sup>3</sup>College of Life and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004; <sup>4</sup>Quzhou Professional and Technical College, Quzhou 324000**提要** 简述了类脂在植物生长和发育中的作用, 特别是类脂中脂肪酸的饱和度对植物生长发育的影响, 植物固醇对植物的表型和低温下的生长、胚胎的发育以及可育性中的作用。**关键词** 类脂; 脂肪酸; 固醇; 生长发育

类脂又称脂类或脂质, 是生物体内一大类重要有机化合物, 在体内分布十分广泛。各种类脂化学成分和化学结构有很大差异, 因此, 它们生物功能也十分不同, 但它们具有一些共同特性, 如不溶于水, 易溶于脂肪溶剂等。根据类脂组成成分可分为: 简单类脂(包括酰基甘油酯和蜡)、复合类脂(磷脂和糖脂)、衍生类脂(包括脂肪酸及其衍生物前列腺素和长链脂肪醇)和不皂化的类脂(类萜和类固醇)等<sup>[1]</sup>。

脂类物质构成了生物膜的基本框架, 例如在每个动物细胞质膜上约有 $10^9$ 个脂分子, 即每平方微米的质膜上约有 $5 \times 10^6$ 个脂分子。膜脂主要包括磷脂、糖脂和胆固醇3种类型。其中磷脂是膜脂的基本成分, 约占整个膜脂的50%以上; 糖脂则普遍存在于原核和真核生物细胞的质膜上, 含量约在5%以下; 胆固醇和其他中性脂质存在于真核细胞膜上, 一般不超过膜脂的1/3<sup>[2]</sup>。

自1973年Lyons和Raison根据生物膜的流动镶嵌模型提出了膜伤害假说后, 许多实验都致力于膜脂脂肪酸的饱和度与植物抗逆性关系的研究。近几年, 随着转基因技术的迅速发展以及分子生物学研究方法的运用, 尤其是在拟南芥中取得的突出成果, 使人们对植物类脂组成的变化对植物生长发育产生影响的一些分子机制有了一了了解, 但相关文章报道不多。本文主要通过分析几种拟

南芥突变体, 简述类脂对植物生长发育影响的一些研究进展。

**1 膜中脂肪酸的饱和度与植物的生长发育**

植物在长期进化过程中保存了一些特征性结构, 这些特征性结构对植物生长发育十分重要。在细胞的每一种膜中, 都由一种特征性的甘油脂组成, 而且在每一单位膜内, 类脂的每一组分都有一特征性的脂肪酸。这些结构变化会对膜的功能造成巨大影响。

**1.1 饱和脂肪酸**

**1.1.1 18:0脂肪酸增加导致植株侏儒** 膜脂内积累高水平的18:0脂肪酸, 会对植物的生长和发育产生极大的影响, 严重时会导致植株侏儒。在编码18:0-ACP去饱和酶同功酶的几个基因中, 当其中一个基因FAB2发生突变时, 18:0-ACP就不能脱氢产生18:1-ACP, 于是突变体中积累大量18:0脂肪酸(10%~15%, 而野生型只有1%) (表1)<sup>[3~5]</sup>。但在此类突变体的叶片中, 18:0-ACP去饱和酶的其他同功酶却能够保证体内80%以上(野生型为98%)的18:0处于去饱和状态<sup>[3]</sup>, 因此突变体内脂肪酸变化对总体脂肪酸组成来讲, 影

收稿 2003-08-18 修定 2003-11-17

资助 浙江省自然科学基金(398025)。

\* E-mail:cxwzjcn@163.com

响相当小。但在生理温度 22℃ 下, *fab2* 突变体不能正常生长, 植株高度不到野生型的 10%。观察叶片横切面(图1), 可以看到突变体的叶肉细胞和表皮细胞不能膨胀生长, 而气孔细胞和毛状体细胞却长到正常大小<sup>[3]</sup>。假如把突变植株置于高温下, 尽管此时脂肪酸组成没有改变, 但会缓解突变对植株生长发育造成的影响。这可以从脂类物质的物理性质加以解释: 即在正常温度下生长时, 膜中 18:0 脂肪酸比例的增加就意味着膜流动性的降低, 使膜脂产生生物相变化, 从液晶相变为凝胶相, 膜脂的脂肪酸链由无序排列变为有序等; 而叶肉细胞和表皮细胞的膨胀生长可能依赖于膜的流动性或膜的某种物理性质, 在高温下, 热能可以削弱膜内相邻脂肪酸间的范德瓦耳斯相互作用, 因此可以缓解突变带来的影响。

表1 拟南芥突变体叶片类脂的总脂肪酸组成<sup>[4,5]</sup>

突变品种	脂肪酸含量/摩尔百分比									
	16:0	16:1c	16:1t	16:2	16:3	18:0	18:1	18:2	18:3	
野生型	15	Tr	3	Tr	14	1	3	14	48	
<i>fab1</i>	23	1	4	Tr	17	1	3	11	39	
<i>fab2</i>	14	Tr	2	Tr	6	14	3	18	42	
<i>fad5</i>	24	1	3	Tr	Tr	1	3	17	50	
<i>fad6</i>	14	11	4	Tr	Tr	1	16	17	37	
<i>fad2</i>	12	1	3	Tr	17	1	21	4	41	
<i>fad2 fad6</i>	11	16	4	1	0	1	60	5	0	

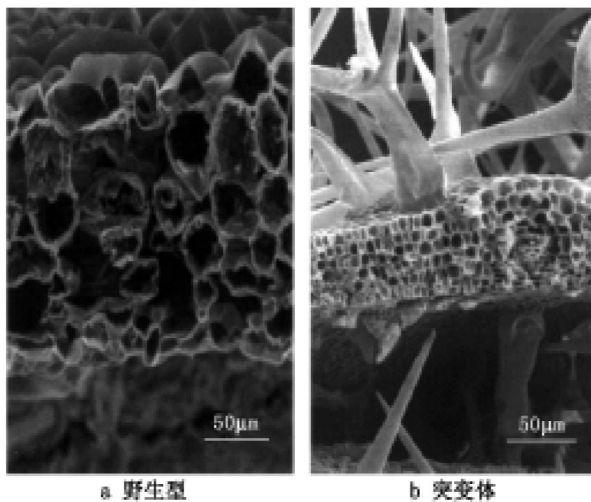


图1 *fab2*突变体与野生型的叶片横切面比较<sup>[3]</sup>

野生型(a)叶肉细胞中的栅栏组织和海绵组织发育较好, 而突变体(b)的栅栏组织和海绵组织的细胞却很小, 但突变体中些细如毛状体细胞大小却几乎与野生型的一样。

**1.1.2 磷脂酰甘油中的饱和脂肪酸含量增加导致植物抗冷性降低** 含有相同脂肪酸链不同极性基团的磷脂中, 热致相变温度的顺序为磷脂酰甘油(PG) > 磷脂酰乙醇胺(PE) > 磷脂酰胆碱(PC)<sup>[6]</sup>。在植物膜脂的各种磷脂中, PG 主要存在于类囊体膜上, 它的脂肪酸不仅较饱和, 而且 16:1t 脂肪酸残基的双键是反式的, 熔点较顺式的 16:1c 高得多, 所以通常将 16:1t 作为饱和脂肪酸计算。根据生物膜的板块学说, 低温下 PG 可能形成膜上最先相变的板块。杨玲和苏维埃<sup>[7]</sup>在对水稻干胚膜脂进行分离纯化后, 以差示扫描量热法(differential scanning calorimeter, DSC)和电子自旋共振(electron spin resonance, ESR)分别测试各磷脂的相变。结果表明 PG 的相变影响膜的流动性。在降温过程中最先发生相变的是 PG, 因此对冷敏感性植株的抗冷性产生影响。另外, Murata 等<sup>[8]</sup>在表达 PG 的转基因实验中已经证明高熔点的磷脂酰甘油在决定植物冷敏感性中是有作用的。

在 *fab1* 突变体内, 16:0 脂肪酸不能延长到 18:0, 以致突变体植株内的 C16 含量比野生型的高 12% (从 34% 增加到 46%), C18 则相应的低 12% (表 1)。因此突变体中有些 PG 的脂肪酸只含 16:0、 $\Delta^{3t}$ -16:1 和 18:0, 而且这样的分子种占了叶片总 PG 的 42%<sup>[4]</sup>。这些高熔点的 PG 直接影响着植物对低温的敏感性, 但 10℃ 的低温对它的生长发育影响不大, 所以它能在 10℃ 下正常生长, 并完成生活史。当突变体在 2℃ 下生长 24 h 后, 再重新放回到 22℃ 下生长, 表型仍旧与野生型差不多<sup>[9]</sup>。但当 *fab1* 长期(大于 2 周)在 2℃ 下生长, 就会危及它的生长和发育<sup>[10]</sup>。在转入 2℃ 后的起初 7 d 里, 突变体植株的生长和光合作用特征依然与野生型的相似, 即两品系的  $F_v/F_m$  都从 0.8 降到 0.7; 但 7 d 以后, 突变体的这个参数就很快下降; 28 d 后, 此参数不到 0.1。而在野生型中此参数起码有 35 d 能维持在 0.7 左右。突变体叶绿素含量和每克叶片的叶绿体甘油酯量下降, 致使光合作用能力也下降。用电子显微镜还可以观察到突变体类囊体和叶绿体结构受到极大且快速的破坏, 此现象称为选择性的自体吞噬(autophagy)<sup>[10]</sup>。尽管低温下 *fab1* 突变体的光合作用功能几乎完全丧失, 光合作用机制完全破坏, 但随后如将其重新转入 22℃ 下, 则突变体植株还能恢复生长。这些结果进一步说明叶绿体膜的不饱和度对保证低温下植株的正常生长和发育有重要意义。

## 1.2 多不饱和脂肪酸

**1.2.1 18:2降低导致低温下植株死亡** 内质网18:1去饱和酶是由*FAD2*基因编码的,是一种PC脱氢酶,主要通过作用于*sn-1*和*sn-2*位点上的脂肪酸而生成多不饱和脂肪<sup>[11]</sup>。在*fad2*突变体内,18:1脂肪酸量达到21%(野生型为3%),而18:2量只有4%(野生型为14%),同时18:3脂肪酸也下降7%(表1)。22℃下,*fad2*突变植株与野生型的生长十分相似。但当转入6℃下后,野生型拟南芥继续生长和发育,而*fad2*突变体则表现出低温伤害表型<sup>[12]</sup>:叶子逐渐出现枯斑,并大量积累花色素苷(anthocyanin),接着叶子死亡,最后整个植株死亡。因此,尽管在正常温度下*FAD2*位点的突变与植株生长和存活没有很大相关性,但多不饱和脂肪酸对维持低温下细胞的功能和植物的活力则是必要的。

**1.2.2 多不饱和脂肪酸含量的降低影响植株对温度变化的忍耐度** *FAD5*和*FAD6*基因产物都能使脂肪酸进一步去饱和而产生多不饱和脂肪酸,其中*FAD5*基因产物负责单半乳糖甘油二酯(MGDG)[有时也可能是双半乳糖甘油二酯(DGDG)]的 $\Delta^7$ -16:1合成。所以,*fad5*突变体MGDG中的16:0含量较高,为24%(野生型内只有15%),而16:3则下降近14%;*fad6*突变体内由于编码16:1/18:1脱氢酶的基因产生突变,致使叶片组织内18:3和16:3含量分别下降11%和13%,18:1和16:1则相应的增加13%和11%(表1)<sup>[4]</sup>。由于这两种突变体内多不饱和脂肪酸含量降低,致使生理温度22℃下生长的植株出现光合作用下降,叶绿体膜合成减少<sup>[4]</sup>。但突变植株的类囊体膜对热伤害的稳定性却增加,表现为:(1)突变体荧光产额增加的温度比野生型的高出3℃,即从42℃增加到45℃;(2)类囊体在热处理后,突变体膜光合作用的电子传递速率比野生型的高一些。这可能是由于类囊体膜不饱和度降低导致植株光合作用和生长对热耐受度增加所致<sup>[13]</sup>。另外,相应的是两突变体对低温的敏感性也增加。突变植株生长在6℃下,发生褪绿病,生长速度也降低20%~30%。超微观观察低温下生长的突变体的叶绿体结构,扁平和非

扁平的类囊体数量都大幅度下降,叶绿素、脂类和蛋白质含量也下降<sup>[4]</sup>。这说明突变体中脂肪酸组成的改变对低温下叶绿体的发育有伤害,从而影响植株的表型。但*fad6*和*fad5*则都能在6℃下继续正常生长并完成它们的生活史。

**1.2.3 多不饱和脂肪酸缺乏后植物不能正常生长** 叶绿体内含有高水平的脂肪三烯酸(16:3和18:3),它们在维持光合作用的功能中起重要作用。为了进一步研究膜脂中多不饱和脂肪酸对植物生存力的影响,人们培养了*fad2 fad6*双联突变体。此种突变体不能使单烯酸脂肪酸去饱和产生二烯酸或三烯酸脂肪酸,因此植物膜脂中几乎没有普通的多不饱和脂肪酸,但有少量的 $\Delta^{9,15}$ -18:2的同分异构体<sup>[14]</sup>。在此种双联突变体内叶绿素很少或几乎没有,所以不能正常生长,但突变植株能在含蔗糖溶液的培养基中正常生长。这可能是因为双联突变体的类囊体或叶绿体外膜受到破坏后,这些细胞器再也不能固定足够的碳以维持植物生存所致。

## 2 固醇与植物的生长发育

固醇也是真核生物膜的主要组成成分,主要调节磷脂双分子层的流动性和透性。根据“膜环境”的观点,在细胞膜中适当的固醇组成对酶的最适活性、离子和代谢物的转运或通道、蛋白质-蛋白质和蛋白质-脂类的相互作用、信号转导以及适应低温都十分重要<sup>[15]</sup>。过去人们对植物固醇的研究都集中在生物合成和生物化学方面,最近有研究<sup>[16~20]</sup>表明,固醇生物合成缺陷型的拟南芥突变体的生长发育显著改变,表现为生长缓慢、植株矮小、分枝增加、可育性降低以及影响胚胎期细胞发育和器官分化等。这些表型有些可以被外源油菜素内酯(brassinolide)改善,有些不能。这暗示着植物固醇可能在植物正常生长发育中起重要作用。

**2.1 固醇的存在形式以及它们的比例与植物生长发育** 大多数情况下,固醇在高等植物内的形式有2种:游离的或结合的。多数固醇以游离的形式存在(C3位点是b-OH)。胆固醇、菜油甾醇和谷甾醇都是固醇途径中的主要终产物,对某一种特定的植物来说,固醇混合物的组成是由遗传决定

的, 它们的比例由固醇甲基转移酶(SMT1和SMT2)的活性决定。在拟南芥中, 编码固醇甲基转移酶的基因有3个, 分别在SMT1位点、SMT2位点和SMT2:2位点。为了研究菜油甾醇和谷甾醇在植物生长发育中的作用, Schaeffer等<sup>[20]</sup>采用转基因的方法, 对SMT2:1位点进行过量表达和共抑制。结果表明: 过量表达SMT2:1的植株内积累谷甾醇, 而菜油甾醇量较低, 因而突变体的细胞长度也降低, 以致这些植株高度下降, 有些株高只有野生型的50%, 但这些突变体没有显示出像油菜素类固醇突变体(如dwarf5突变体)那样典型的侏儒症; 而在共抑制SMT2:1的突变体内菜油甾醇含量非常高(44%, 野生型的为11%), 谷甾醇量很低(21%, 野生型的为64%), 因而突变体植株呈现非常复杂的发育表型, 与野生型的相比, 细

胞长度降低但并不侏儒, 枝条数增加, 次生茎得到发育, 花的形态改变, 花瓣和萼片成锯齿状, 可育性十分低(图2)<sup>[20]</sup>。另外, 胆固醇和谷甾醇的比例对植物的生长发育也有作用。smt1突变品系的胆固醇比野生型的高20%, 而谷甾醇则下降26%, 因而突变体表现为生长缓慢, 果实发育受阻, 但这种可育性的降低并不是受精改变引起的, 而是败育胚胎比例增加的结果<sup>[19]</sup>。这些说明植物最适的营养生长和生殖中需要适当比例的胆固醇、菜油甾醇和谷甾醇。

固醇的另一种形式是以酯的形式与脂肪酸结合在一起, 或以固醇糖苷和固醇酰基糖苷的形式存在于生物体中<sup>[21]</sup>。结合形式的固醇调节膜中游离固醇的浓度, 并对固醇稳定内环境起一定的作用。而且结合态固醇和游离态固醇的相对浓度变

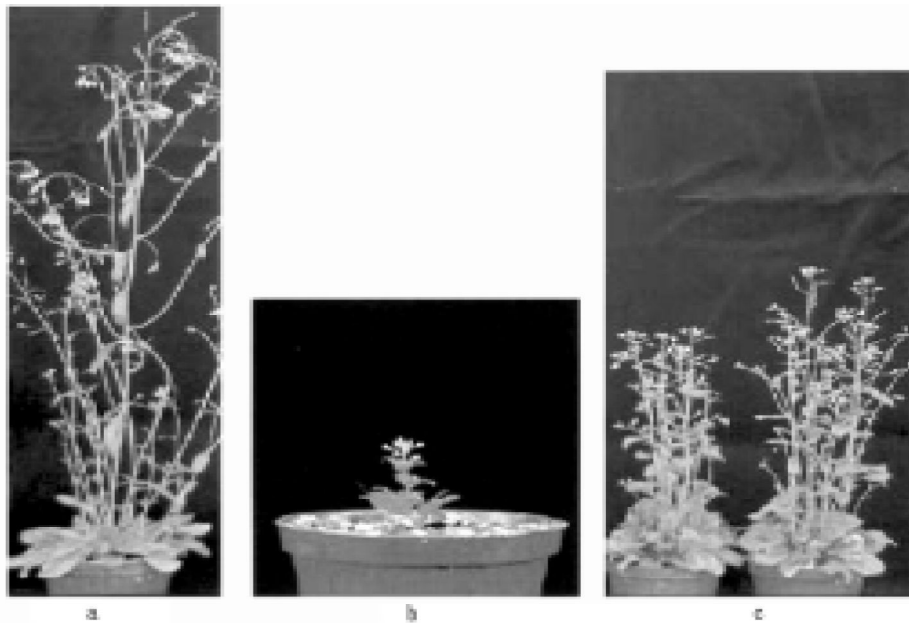


图2 温室条件下生长的拟南芥突变品系<sup>[20]</sup>

a. 野生型 b. dwarf5突变体 c. smt2:1突变体(左, 高菜油甾醇)和p35S::SMT2:1(右, 高谷甾醇)。

化与植物适应低温有关<sup>[22]</sup>。Murphy<sup>[23]</sup>发现野生型欧洲油菜(*Brassica napus*)绒毡层细胞中的固醇酯除参与组成脂质小球(lipid globuli)外, 还参与组成花粉外膜上的粘成分(adhesive component), 以利于花粉在干燥柱头上的萌发, 以及便于昆虫的传粉。

**2.2 油菜素类固醇与植物生长发育** 某些微量的固

醇是类固醇衍生物的前体, 此类衍生物有生长激素和生长调节因子的作用, 而且对胚胎的发育、细胞和植物生长以及植物的可育性起重要作用, 称为油菜素类固醇(brassinosteroids)<sup>[24~27]</sup>。拟南芥中的菜油甾醇和它的表异构物22(23)-二氢菜子甾醇[22(23)-dihydrobrassicasterol]是油菜素类固醇的

前体。据 Choe 等<sup>[28]</sup>报道, 有些矮化植株的发育表型就是因为它们在固醇生物合成的最后一步有缺陷, 以致油菜素类固醇的固醇前体——菜油甾醇减少引起的。

*FACKEL* (*FK*) 基因编码固醇-C14-还原酶, 此位点上发生突变的 *fackel-J79* 幼苗在固醇生物合成的  $\Delta^{14}$ -还原作用中出现阻断, 因此体内积累大量具  $\Delta^{8,14}$ -二烯的中间产物(占总固醇的21%以上, 而野生型内几乎为0), 而且这种积累会导致  $\Delta^5$ -固醇量, 特别是菜油甾醇的降低(只检测到痕量), 油菜素内酯的生物活性也同时明显降低, 但谷甾醇量则不受影响<sup>[29]</sup>。因此, *fackel-J79* 表型类似油菜素类固醇缺陷型的表型, 即胚胎呈畸形、子叶数量增多、茎的分生组织比例增多以及根发育受阻。另外, Schrick 等<sup>[18]</sup>的原位杂交结果显示: *FK* mRNA 在胚胎分生组织表达; *FK* 是细胞分裂和伸长所必需的, 而且在 *FK* 位点发生突变影响幼苗组织分化和胚胎期器官形成。虽然 *fackel-J79* 是固醇合成的一种突变体, 但使用外源油菜素类固醇也不能恢复到野生型的表型, 这暗示固醇调节作用和信号作用对植物体内胚胎期和胚胎后期的细胞分裂和细胞伸长有重要作用。

*STE1/DWARF7/BUL1* 基因编码  $\Delta^7$ -固醇-C5(6)-脱氢酶, 其突变体内有90%左右的  $\Delta^7$ -固醇, 几乎检测不到菜油甾醇<sup>[30]</sup>, 因而, 影响突变体的生长发育, 如茎短、可育性降低、生活周期延长以及叶片像卷心菜的叶片样卷曲。在幼苗或花序的发芽期间, 突变植株用纳摩尔浓度的油菜素内酯处理后, 它的下胚轴或花柄的长度有少许增加, 但与野生型相比, 器官大小或可育性都未得到完全恢复<sup>[31]</sup>。这说明固醇对植物的生殖起重要作用。

### 3 结语

如前所述, 脂类物质构成了生物膜的基本框架, 在植物的生长发育过程中有重要作用。近年来, 不饱和脂肪酸在植物耐冷性中的作用, 以及油菜素类固醇在细胞的伸长、分裂作用的研究已取得了一定进展, 但尚有众多问题有待探讨。我们认为可以从以下2个途径着手: (1) 根据数据库

中的序列, 克隆甘油酯合成和去饱和途径中不同酶的基因, 构建正义、反义表达载体, 并进行转基因植株研究, 以明确基因编码的酶在植物体内的功能; (2) 从化学诱变库、T-DNA 插入或转座子库中筛选膜脂组成发生改变的突变体, 分析这些突变体的表型, 采用定位克隆等技术克隆一些参与编码类脂代谢的酶的基因, 对其相应野生型基因的功能以及相互之间遗传学反应进行研究。相信随着人们对类脂物质生物学功能研究的不断深入和基因操作技术的日趋完善, 将相关基因转移到冷敏感性的植物组织中, 以增强作物的抗冷性, 不是不可能的。

### 参考文献

- 1 陈丽筠. 第1章引言. 见: 陈丽筠编著. 代谢(三) 脂质生物化学. 第1版. 北京: 科学出版社, 1988. 1~3
- 2 瞿中和. 细胞质膜与细胞表面. 见: 瞿中和主编. 细胞生物学. 北京: 高等教育出版社, 1995. 65~66
- 3 Lightner J, Wu J, Browse J. A mutant of *Arabidopsis* with increased levels of stearic acid. *Plant Physiol*, 1994, 106: 1443~1451
- 4 Wallis JG, Browse J. Mutants of *Arabidopsis* reveal many roles for membrane lipids. *Prog Lipid Res*, 2002, 41: 254~278
- 5 Browse J, McCourt PJ, Somerville CR. Fatty acid composition of leaf lipids determined after combined digestion and fatty acid methyl ester formation from fresh tissue. *Anal Biochem*, 1986, 152: 141~145
- 6 关世英, 苏维埃. 与磷脂酰甘油有关的植物抗冷机理研究进展. *植物生理学通讯*, 1995, 31: 167~173
- 7 杨玲, 苏维埃. 磷脂酰甘油的热致相变与水稻抗冷性. *科学通报*, 1994, 39: 1522~1525
- 8 Murata N, Nishida I, Higashi S et al. Gene technological manipulation of fatty acid unsaturation and chilling sensitivity of plants. In: Cherif A, Miled-Daoud DB, Marzouk B et al (eds). *Metabolism, Structure and Utilization of Plant Lipids*. Tunis: Centre National Pedagogique, 1992. 379
- 9 Wu J, Browse J. Elevated levels of high-melting-point phosphatidylglycerols do not induce chilling sensitivity in an *Arabidopsis* mutant. *Plant Cell*, 1995, 7: 17~27
- 10 Wu J, Lightner J, Warwick N et al. Low-temperature damage and subsequent recovery of *fab1* mutant *Arabidopsis* exposed to 2 degrees C. *Plant Physiol*, 1997, 113: 347~356
- 11 Miquel M, Browse J. *Arabidopsis* mutants deficient in polyunsaturated fatty acid synthesis. Biochemical and genetic characterization of a plant oleoyl-phosphatidylcholine desaturase. *JBiol Chem*, 1992, 267: 1502~1509
- 12 Miquel M, James D Jr, Dooner H et al. *Arabidopsis* requires polyunsaturated lipids for low-temperature survival. *Proc Natl*

- Acad Sci USA, 1993, 90: 6208~6212
- 13 Murakami Y, Tsuyama M, Kobayashi Y et al. Trienoic fatty acids and plant tolerance of high temperature. *Science*, 2000, 287: 476~479
  - 14 McConn M, Browse J. Polyunsaturated membranes are required for photosynthetic competence in a mutant of *Arabidopsis*. *Plant J*, 1998, 15: 521~530
  - 15 Schaller H. The role of sterols in plant growth and development. *Prog Lipid Res*, 2003, 42: 163~175
  - 16 Gachotte D, Meens R, Benveniste P. An *Arabidopsis* mutant deficient in sterol biosynthesis: heterologous complementation by ERG 3 encoding a delta 7-sterol-C-5-desaturase from yeast. *Plant J*, 1995, 8: 407~416
  - 17 Klahre U, Noguchi T, Fujioka S et al. The *Arabidopsis* DIMINUTO/DWARF1 gene encodes a protein involved in sterol synthesis. *Plant Cell*, 1998, 10: 1677~1690
  - 18 Schrick K, Mayer U, Horrichs A et al. FACKEL is a sterol C-14 reductase required for organized cell division and expansion in *Arabidopsis* embryogenesis. *Genes Dev*, 2000, 14: 1471~1484
  - 19 Diener AC, Li H, Zhou W et al. Sterol methyltransferase 1 controls the level of cholesterol in plants. *Plant Cell*, 2000, 12: 853~870
  - 20 Schaeffer A, Bronner R, Benveniste P et al. The ratio of campesterol to sitosterol that modulates growth in *Arabidopsis* is controlled by sterol methyltransferase 2:1. *Plant J*, 2001, 25: 605~615
  - 21 Warnecke DC, Baltrusch M, Buck F et al. UDP-glucose:sterol glucosyltransferase: cloning and functional expression in *Escherichia coli*. *Plant Mol Biol*, 1997, 35: 597~603
  - 22 Palta JP, Whitaker BD, Weiss LS. Plasma membrane lipids associated with genetic variability in freezing tolerance and cold acclimation of *Solanum* species. *Plant Physiol*, 1993, 103: 793~803
  - 23 Murphy DJ. The biogenesis and functions of lipid bodies in animals, plants and microorganisms. *Prog Lipid Res*, 2001, 40: 325~438
  - 24 Schumacher K, Chory J. Brassinosteroid signal transduction: still casting the actors. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 79~84
  - 25 Clouse SD. Integration of light and brassinosteroid signals in etiolated seedling growth. *Trends Plant Sci*, 2001, 6: 443~445
  - 26 Altmann T. Molecular physiology of brassinosteroids revealed by the analysis of mutants. *Planta*, 1999, 208: 1~11
  - 27 Sakurai A, Fujioka S. Studies on biosynthesis of brassinosteroids. *Biosci Biotech Biochem*, 1997, 61: 757~762
  - 28 Choe S, Tanaka A, Noguchi T et al. Lesions in the sterol delta reductase gene of *Arabidopsis* cause dwarfism due to a block in brassinosteroid biosynthesis. *Plant J*, 2000, 21: 431~443
  - 29 Jang JC, Fujioka S, Tasaka M et al. A critical role of sterols in embryonic patterning and meristem programming revealed by the *fackel* mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*, 2000, 14: 1485~1497
  - 30 Catterou M, Dubois F, Schaller H et al. Brassinosteroids, microtubules and cell elongation in *Arabidopsis thaliana*. I. Molecular, cellular and physiological characterization of the *Arabidopsis bull* mutant, defective in the  $\Delta^7$ -sterol-C-5-desaturation step leading to brassinosteroid biosynthesis. *Planta*, 2001, 212: 659~672
  - 31 Choe S, Noguchi T, Fujioka S et al. The *Arabidopsis dwf7/ste1* mutant is defective in the  $\Delta^7$ -sterol-C-5-desaturation step leading to brassinosteroid biosynthesis. *Plant Cell*, 1999, 11: 207~221