

学校编码: 10384

分类号\_\_\_\_密级\_\_\_\_

学号: 21720081152587

UDC

厦门大学

硕士 学位 论文

拟南芥生长素合成酶 TAA1 转录调控机制的  
初步研究

The Preliminary Research on the Transcriptional  
Regulation Mechanism of an Auxin Biosynthesis Enzyme  
TAA1 in *Arabidopsis*

刘欣

指导教师姓名: 陶懿  
专业名称: 细胞生物学  
论文提交日期: 2011 年 5 月  
论文答辩时间:  
学位授予日期:

答辩委员会主席: 黄涛 教授

评 阅 人: \_\_\_\_\_

2011 年 月

## 厦门大学学位论文原创性声明

本人呈交的学位论文是本人在导师指导下，独立完成的研究成果。本人在论文写作中参考其他个人或集体已经发表的研究成果，均在文中以适当方式明确标明，并符合法律规范和《厦门大学研究生学术活动规范（试行）》。

另外，该学位论文为( )课题(组)的研究成果，获得( )课题(组)经费或实验室的资助，在( )实验室完成。(请在以上括号内填写课题或课题组负责人或实验室名称，未有此项声明内容的，可以不作特别声明。)

声明人(签名):

年 月 日

# 厦门大学学位论文著作权使用声明

本人同意厦门大学根据《中华人民共和国学位条例暂行实施办法》等规定保留和使用此学位论文，并向主管部门或其指定机构送交学位论文（包括纸质版和电子版），允许学位论文进入厦门大学图书馆及其数据库被查阅、借阅。本人同意厦门大学将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于：

- ( ) 1. 经厦门大学保密委员会审查核定的保密学位论文，于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。  
( ) 2. 不保密，适用上述授权。

(请在以上相应括号内打“√”或填上相应内容。保密学位论文应是已经厦门大学保密委员会审定过的学位论文，未经厦门大学保密委员会审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权。)

声明人(签名)：

年 月 日

# 目录

<b>中文摘要 .....</b>	<b>1</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>3</b>
<b>第一章 前言 .....</b>	<b>5</b>
<b>1.1 避荫综合症 .....</b>	<b>5</b>
<b>1.2 光信号 .....</b>	<b>5</b>
1.2.1 光受体.....	5
1.2.2 光敏色素.....	6
1.2.3 光敏色素的结构.....	6
1.2.4 光敏色素存在形式.....	7
1.2.5 低红光：远红光条件下基因的调控.....	7
1.2.6 光与生长素合成.....	8
<b>1.3 TAA1 基因及其突变体 .....</b>	<b>9</b>
<b>1.4 生长素 .....</b>	<b>12</b>
1.4.1 生长素受体.....	13
1.4.2 Aux/IAA 蛋白家族 .....	13
1.4.3 生长素反应因子蛋白家族(Auxin Response Factor, ARF).....	14
1.4.4 SCF 复合体 .....	15
1.4.5 生长素信号转导.....	15
1.4.6 生长素与花的发育.....	16
<b>1.5 MADS 盒蛋白家族.....</b>	<b>17</b>
<b>1.6 启动子与启动子结合蛋白的研究方法.....</b>	<b>18</b>
1.6.1 启动子分析.....	18
1.6.2 GUS 报告基因.....	19
1.6.3 启动子结合蛋白的研究方法.....	20
<b>1.7 本论文的目的和意义 .....</b>	<b>21</b>
1.7.1 本论文的目的.....	21
1.7.2 本论文的意义.....	22
<b>第二章 材料与方法 .....</b>	<b>23</b>
<b>2.1 主要仪器 .....</b>	<b>23</b>
<b>2.2 实验材料和试剂 .....</b>	<b>24</b>
2.2.1 植物材料.....	24
2.2.2 菌种与质粒.....	24
2.2.3 试剂的配制.....	24
<b>2.3 实验方法 .....</b>	<b>29</b>
2.3.1 重组质粒转化拟南芥.....	29
2.3.2 光照条件对 TAA1 蛋白表达量的影响 .....	34
2.3.3 外源目的蛋白的表达与纯化.....	35

2.3.4 凝胶阻滞电泳.....	37
<b>第三章 实验结果与分析 .....</b>	<b>39</b>
<b>3.1 TAA1 启动子分析 .....</b>	<b>39</b>
3.1.1 TAA1 在叶片中的表达调控 .....	41
3.1.2 P1 缺失突变体载体的构建 .....	44
3.1.3 P1 缺失突变体转基因植株 GUS 染色 .....	50
3.1.4 TAA1 在根里的表达调控 .....	51
3.1.5 TAA1 在花里的表达 .....	52
3.1.6 TAA1 的表达的光调控 .....	53
<b>3.2 TAA1 转录调控因子的初步分析 .....</b>	<b>57</b>
3.2.1 拟南芥花里总 RNA 的提取 .....	57
3.2.2 pMBP-C-agl/arf 载体的构建 .....	58
3.2.3 目的蛋白表达和纯化.....	60
3.2.4 pMD18-T-P1-a/b/c/d 载体的构建.....	61
3.2.5 凝胶阻滞电泳.....	62
<b>第四章 讨论 .....</b>	<b>65</b>
<b>4.1 TAA1 在叶片中的表达调控 .....</b>	<b>65</b>
<b>4.2 TAA1 在根里的表达调控 .....</b>	<b>65</b>
<b>4.3 外界环境对 TAA1 表达的影响 .....</b>	<b>66</b>
<b>4.4 蛋白的诱导表达 .....</b>	<b>66</b>
<b>4.5 凝胶阻滞电泳 .....</b>	<b>67</b>
<b>4.6 ARF8 与 TAA1 的关系 .....</b>	<b>68</b>
<b>参考文献 .....</b>	<b>69</b>

# Contents

<b>Abstract.....</b>	<b>1</b>
<b>Chapter1 Introduction.....</b>	<b>5</b>
<b>1.1 Shade avoidance.....</b>	<b>5</b>
<b>1.2 Light signal.....</b>	<b>5</b>
1.2.1 Light receptor.....	5
1.2.2 Phytochrome.....	6
1.2.3 The structure of phytochrome.....	6
1.2.4 The existence of phytochrome.....	7
1.2.5 The gene regulation under LowR:FR light.....	7
1.2.6 Light and auxin biosynthesis.....	8
<b>1.3 TAA1 gene and its mutant.....</b>	<b>9</b>
<b>1.4 Auxin.....</b>	<b>12</b>
1.4.1 Auxin receptor.....	13
1.4.2 Aux/IAAs protein family.....	13
1.4.3 ARFs protein family.....	14
1.4.4 SCF complex.....	15
1.4.5 Auxin signal transduction.....	15
1.4.6 Auxin and flower development.....	16
<b>1.5 MADS box protein family.....</b>	<b>17</b>
<b>1.6 The research method on promoter and promoter binding protein.....</b>	<b>18</b>
1.6.1 Promoter analyse.....	18
1.6.2 GUS reporter gene.....	19
1.6.3 The research method on promoter binding protein.....	20
<b>1.7 The purpose and significance of this thesis.....</b>	<b>21</b>
1.7.1 The purpose of this thesis.....	21
1.7.2 The significance of this thesis.....	22
<b>Chapter 2 Materials and methods.....</b>	<b>23</b>
<b>2.1 Experiment instruments.....</b>	<b>23</b>
<b>2.2 Materials and reagents.....</b>	<b>24</b>
2.2.1 Plant materials.....	24
2.2.2 Strains and plasmids.....	24
2.2.3 The compounds of reagents.....	24
<b>2.3 Experiment methods.....</b>	<b>29</b>
2.3.1 Plasmid transformed arabidopsis.....	29
2.3.2 The light influence on TAA1 protein expression.....	34
2.3.3 The expression and purification of exogenous target proteins.....	35
2.3.4 The gel mobility shift assay.....	37

<b>Chapter 3 Experimental results and Analysis.....</b>	<b>39</b>
<b>3.1 TAA1 promoter analysis.....</b>	<b>39</b>
3.1.1 The expression regulation of TAA1 in leaves.....	41
3.1.2 The P1 deletion plasmid construct.....	44
3.1.3 The GUS staining results of P1 deletion transgenic lines.....	50
3.1.4 The expression regulation of TAA1 in root.....	51
3.1.5 The expression regulation of TAA1 in flower.....	52
3.1.6 The light control of TAA1 expression.....	53
<b>3.2 The preliminary analysis of TAA1 transcriptional factor.....</b>	<b>57</b>
3.2.1 The total RNA extraction from flower .....	57
3.2.2 The construct of pMBP-C-agl/arf plasmid.....	58
3.2.3 The expression and purification of target proteins.....	60
3.2.4 The construct of pMD18-T-P1-a/b/c/d plasmids.....	61
3.2.5 The gel mobility shift assay.....	62
<b>Chapter 4 Discussion.....</b>	<b>65</b>
<b>4.1 The control of TAA1 expression in leaves.....</b>	<b>65</b>
<b>4.2 The control of TAA1 expression in roots.....</b>	<b>65</b>
<b>4.3 External environment influence on TAA1 expression.....</b>	<b>66</b>
<b>4.4 The expression of target proteins.....</b>	<b>66</b>
<b>4.5 Gel mobility shift assay.....</b>	<b>67</b>
<b>4.6 The relationship between ARF8 and TAA1.....</b>	<b>68</b>
<b>References.....</b>	<b>69</b>

## 中文摘要

生长素是一种参与植物细胞生长与分裂,组织器官的形成与分化以及多种对外界信号的应答等过程的重要植物激素。研究表明,生长素的正确分布是决定组织分化与器官形成的重要因素。拟南芥 TAA1 蛋白为生长素合成酶,它催化吲哚-3-丙酮酸 (IPA) 合成途径的第一步:由生长素合成前体 L-色氨酸形成 IPA 的反应。植物可以通过吲哚丙酮酸途径合成 IAA,揭示了植物在接受遮荫信号后,可通过 TAA1 迅速提高 IAA 的合成速度,增加 IAA 的含量,从而快速诱导 IAA 应答基因的表达和下游效应基因的作用。

TAA1 表达在特定的组织器官中,其表达随发育阶段的不同而改变。研究目的是通过分离、鉴定 TAA1 启动子中参与 TAA1 表达调控的顺式元件和反式作用因子来研究 TAA1 的组织特异性表达与其功能的关系。研究期间,我们主要进行了 TAA1 启动子的分析,构建了一系列 TAA1 启动子的缺失突变质粒并对其相应的转基因植物进行了初步的分析。初步结果显示:

- 1.TAA1 的表达受光调控,在遮荫条件下, TAA1 的表达量会下调
- 2.在起始密码子上游-1556- -1054bp 区 (P1 区) 含有决定其叶片、花器官的特异性表达以及对遮荫信号的应答的顺式元件,目前我们正在进一步确定其中的顺式调控元件所在的位置
- 3.正常光照条件下 TAA1 在根器官的表达是由其第二个内含子调控的
- 4.黑暗条件下,顶端弯钩及下胚轴中的表达也是由第二个内含子调控的

对于转录因子的研究,我们利用已有的植物花原基 cDNA 文库进行了初步的筛选。尽管 TAA1 在花原基中也有表达,但是并没有获得阳性克隆。我们分析最有可能的原因是现有的 cDNA 文库在扩增后所含基因的种类数减小。目前,正在尝试自己构建植物幼苗的 cDNA 文库。根据 microarray 的结果我们发现

agl94、agl65、agl65/66 突变后 TAA1 的表达量会上调，agl66、arf6、arf8 突变后 TAA1 的表达量会下调，而且这几个基因都有转录因子活性，因此我们构建了一系列含有这些基因的载体，并在细菌中诱导相应蛋白表达，将蛋白纯化后做凝胶阻滞电泳实验。

关键词：遮荫；TAA1；转录调控

## Abstract

As an important plant hormone, auxin is involved in nearly every aspect of plant growth and development such as cell growth and division, organ patterning and response to external stimuli. It is generally accepted that the proper distribution of auxin is critical for cell differentiation and organ formation. TAA1 is a newly discovered indole-3-acetic acid (IAA) biosynthetic enzyme. It catalyzes the formation of Indole pyruvic acid (IPA) from L-tryptophan, which is the first step of IPA-dependent IAA biosynthetic pathway. After receiving shade light with lowR:FR ratio, plant can increase IAA level through TAA1-mediated IAA biosynthesis pathway, which then lead to rapid induction of IAA responsive gene expression and downstream gene response.

TAA1 is found to be expressed at specific tissues and more importantly, its expression pattern changes dynamically along with plant development. We propose to investigate the relationship between the tissue-specific expression pattern of *TAA1* and its function by first identifying regulatory cis-elements in *TAA1* promoter and its corresponding binding protein. During the research, we did computer analysis of *TAA1* promoter, generated a series of reporter constructs with truncated *TAA1* promoters, and analyzed the expression patterns of the reporter gene in the corresponding transgenic plants. Our preliminary results indicated that:

1. TAA1's expression is light dependent. Under lowR:FR, TAA1's expression is decreased
2. A -1556- -1054bp upstream region of the start codon is required for the cotyledon, flower specific expression of TAA1 and is essential for the response to shade light. We are currently working on to further narrow down the cis-regulatory element.
3. The expression of TAA1 in root is regulated by the second intron under Wc light
4. In dark, the expression of TAA1 in apical hook and the hypocotyl is also regulated by the second intron

With regard to the transcriptional factor research, we use the existing flower

primordium cDNA library for the preliminary selection. Although TAA1 can express in flower primordium, we didn't get the positive clone. We think the most possible reason is the decrease in number of the genes included in cDNA library after amplification. According to the microarray result, we found the TAA1 expression is elevated in *agl94*, *agl65*, *agl65/66* mutants and decreased in *agl66*, *arf6*, *arf8* mutants. All of the above-mentioned genes have transcriptional activity, thus, we expressed these proteins expression in bacterial and will test if they can directly bind to TAA1 promoter through gel mobility shift assay.

Key words: shade avoidance; TAA1; transcriptional regulation

# 第一章 前言

## 1.1 避荫综合症

植物是固生生物，如何更好地适应周围环境对植物的生存尤为重要。植物与动物在发育过程上的一个重要区别是植物的形态建成具极大的可塑性：植物体的大部分器官是在胚胎发育之后形成的，其形态建成受周围环境因素的调控。具有相同基因组的植物可以因环境的不同而产生迥然不同的形态，该反应为植物适应其生长环境的重要手段。

光是植物生长过程中最重要的环境因子之一，它不仅为植物光合作用提供光能，而且还是调控植物生长与发育的重要信号因子。它参与调控植物生长发育的每一个阶段：从种子萌发，光形态的建成到开花、结果。为适应光强、光质、光照方向、光照时间和光周期等环境条件的变化，高等植物进化出一整套精细的光接受系统和光信号转导系统。由于植物光反应的重要性和复杂性，尽管人们对这一反应已有近百年的研究历史，至今这一研究领域仍吸引了众多的科研人员的关注。

根据植物对周围其它植物所引起的遮荫反应，大致可将其分为：耐荫和避荫植物。避荫反应（shade avoidance response）是避荫植物在感受到周围环境中红光和远红光比例下降时，为了最大限度地获得光能而诱导的一系列形态及生理变化，统称为避荫综合症<sup>[1]</sup>。其中，最为显著的反应是其体内的能量从储能器官分配到快速伸长的茎和叶柄，使其下胚轴和叶柄快速生长<sup>[2]</sup>。当伸长生长不足以使其躲避周围植物的遮荫时，避荫植物还会提前进入生殖生长期，以便在阳光被完全遮蔽前完成整个生长周期，但这往往会导致作物减产<sup>[3, 4]</sup>。此外，避荫反应还会产生叶的表面积和叶绿素减少、改变叶子角度等表型<sup>[5]</sup>。

## 1.2 光信号

### 1.2.1 光受体

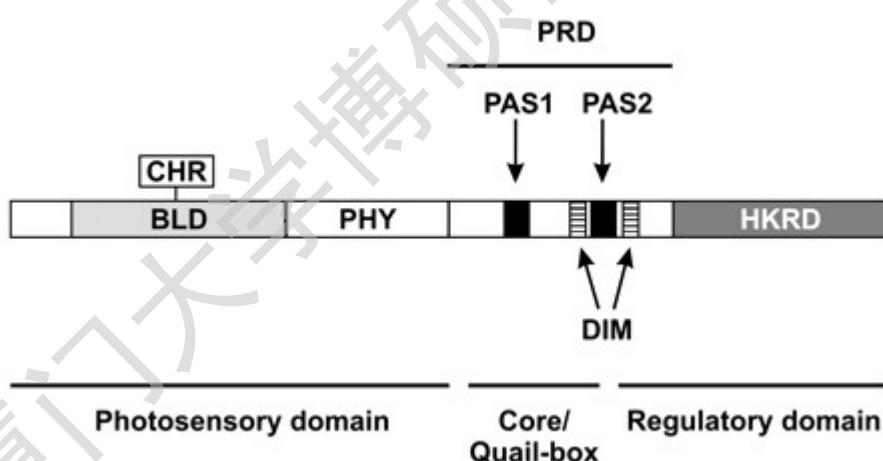
植物体内至少存在4种不同的光受体系统：1) 光敏色素(phytochrome)，感受红光和远红光区域的光；2) 隐花色素(cryptochrome)，又称UV-A/蓝光受体，感受蓝光和近紫外光区域的光；3) UV-B光受体，又称紫外线B类受体，感受紫

外线 B 区域的光<sup>[6]</sup>；4) 吸收蓝绿光的 ZTLS 家族，主要感受蓝绿光<sup>[7]</sup>。

### 1.2.2 光敏色素

模式植物拟南芥中存在五种光敏色素 PHYA-PHYE<sup>[8,9]</sup>，拟南芥的 PHYA 蛋白在黄化幼苗中含量非常丰富，但很容易被降解，而 PHYB，PHYC，PHYD，PHYE 的含量很少，但对光很稳定<sup>[10]</sup>。PHYA 在持续的白光下不起作用，但在远红光下对种子萌发、去黄化以及胚轴伸长的抑制方面起决定性的作用<sup>[11]</sup>。与野生型相比，*phyA* 突变体在模拟遮荫条件下的伸长生长更为显著，说明 PHYA 对避荫反应起负调控作用。PHYB 是光生长的植物中主要的光敏色素<sup>[5]</sup>，*phyB* 突变体在正常白光下就表现出持续性的避荫性状，如长下胚轴，长叶柄，低叶绿体含量和早花<sup>[12,13]</sup>，因此 PHYB 是调节避荫反应的重要负调控因子。*phyD*, *phyE* 的单基因突变体并没有显著表型，但是在 *phyB* 突变体的背景下，双突变体与 *phyB* 突变体相比，出现节间和叶柄 (*phyD*) 较长，早花 (*phyE*) 等表型。PHYD, PHYE 因此是辅助性的负调控因子<sup>[14,15,16]</sup>。

### 1.2.3 光敏色素的结构



(Eva Kevei, Eberhard Schafer and Ferenc Nagy 2007)

图 1 拟南芥光敏色素的结构

**Figure1 Schematic illustration of phytochrome's structure**

(CHR, chromophore; BLD, bilin lyase domain; PHY, phytochrome domain; DIM, dimerization domain; HCKRD, histidine-kinase-related domain; PAS, PER/ARNT/Sim domain, a motif, typified by the *Drosophila melanogaster* clock protein PER, the mammalian aromatic hydrocarbon receptor nuclear transporter ARNT, and the *Drosophila* single-minded protein Sim; PRD, PAS-related domain.)

光敏色素广泛存在于蓝细菌、低等和高等植物体内，是植物体内含量甚微的、易溶于水的、浅蓝色的色素蛋白质，色素即其生色团，为四吡咯环，与脱辅基蛋白以共价键相连，发色团负责吸收光。从分子本身来看，功能光敏色素是由 2 个分子量为 125kDa 多肽组成的二聚体：N 端结构域为感光区，后胆色素裂解酶亚结构域（BLD）负责与发色团（CHR）相连，PHY 可以调控 Pfr 形式构象的稳定性；C 末端结构域为光调节区，包括两个 PAS 结构域以及组氨酸激酶相关的结构域（HKRD1, HKRD2），C 端结构域传递信号到光敏色素下游蛋白（图 1）<sup>[17, 18]</sup>。

#### 1.2.4 光敏色素存在形式

光敏色素有两种存在形式即红光吸收型 Pr ( $\lambda_{\text{max}}=660\text{nm}$ ) 和远红光吸收型 Pfr ( $\lambda_{\text{max}}=730\text{nm}$ )。Pfr 是生理激活型不稳定，Pr 是生理失活型比较稳定。Pfr 与 Pr 可在光照下发生转型<sup>[1, 15, 16]</sup>。对光敏色素在细胞中定位的研究表明，黑暗条件下 phyA – phyE 都位于胞质溶胶中。光照条件下，光敏色素由 Pr 形式转变为 Pfr 形式，核定位序列暴露出来，Pfr 就进入细胞核内，Pfr 和某些物质（X）反应生成 Pfr • X 复合物，经过一系列信号放大和转化，在那里发挥调控基因表达的作用。在黑暗条件下，Pfr 会逆转为 Pr，Pfr 浓度降低，并被蛋白酶降解<sup>[19, 17, 20]</sup>。光敏色素的生理作用影响植物一生的形态建成，从种子萌发到开花、结果及衰老。

#### 1.2.5 低红光：远红光条件下基因的调控

植物在感受到低红光：远红光信号后，下游的许多基因的 mRNA 水平在几分钟内就会有显著增加，在植株被移入正常光环境后又快速的降低<sup>[21, 22]</sup>。这些受光敏色素快速调控的基因称为 PAR 基因 (*PHYTOCHROME RAPIDLY REGULATED GENE*)。*PAR1*、*PAR2*、*HFR1*、*PIL1(PIF3 LIKE 1)*、*PIL2* 是一类 bHLH 家族的转录因子，它们对避荫反应起负调控作用，遮荫处理后其转录水平会迅速上调。*ATHB2*、*ATHB4*、*HAT1*、*HAT2*、*HAT3*<sup>[23]</sup> 是一类同源异型锌指结构蛋白的转录因子，*ATHB2*、*ATHB4* 的转录水平在感受到遮荫信号后也会迅速上调<sup>[24]</sup>，*ATHB2* 过表达的植株会表现出顶端优势减弱，早花等类似于避荫综合症的表型<sup>[25]</sup>。*ATHB2* 对避荫反应起正调控作用。

### 1.2.6 光与生长素合成

植物感知光质量变化后，其体内的信号传导途径并不十分明确。通过对模式生物拟南芥进行模拟遮荫处理（即将植株置于低红光和远红光比例的光环境中），某些编码催化植物激素合成的酶或植物激素信号传导途径组分的基因就会快速被诱导<sup>[26]</sup>。这一结果暗示植物激素在植物的避荫反应中发挥着重要的作用。近年来植物生长素在植物避荫反应中的作用得到了较为广泛和深入的研究。植物生长素合成基因或其信号传导途径中的基因功能丧失都会削弱植物的避荫反应或抑制由 PHYB 突变导致的持续性避荫性状<sup>[27]</sup>。

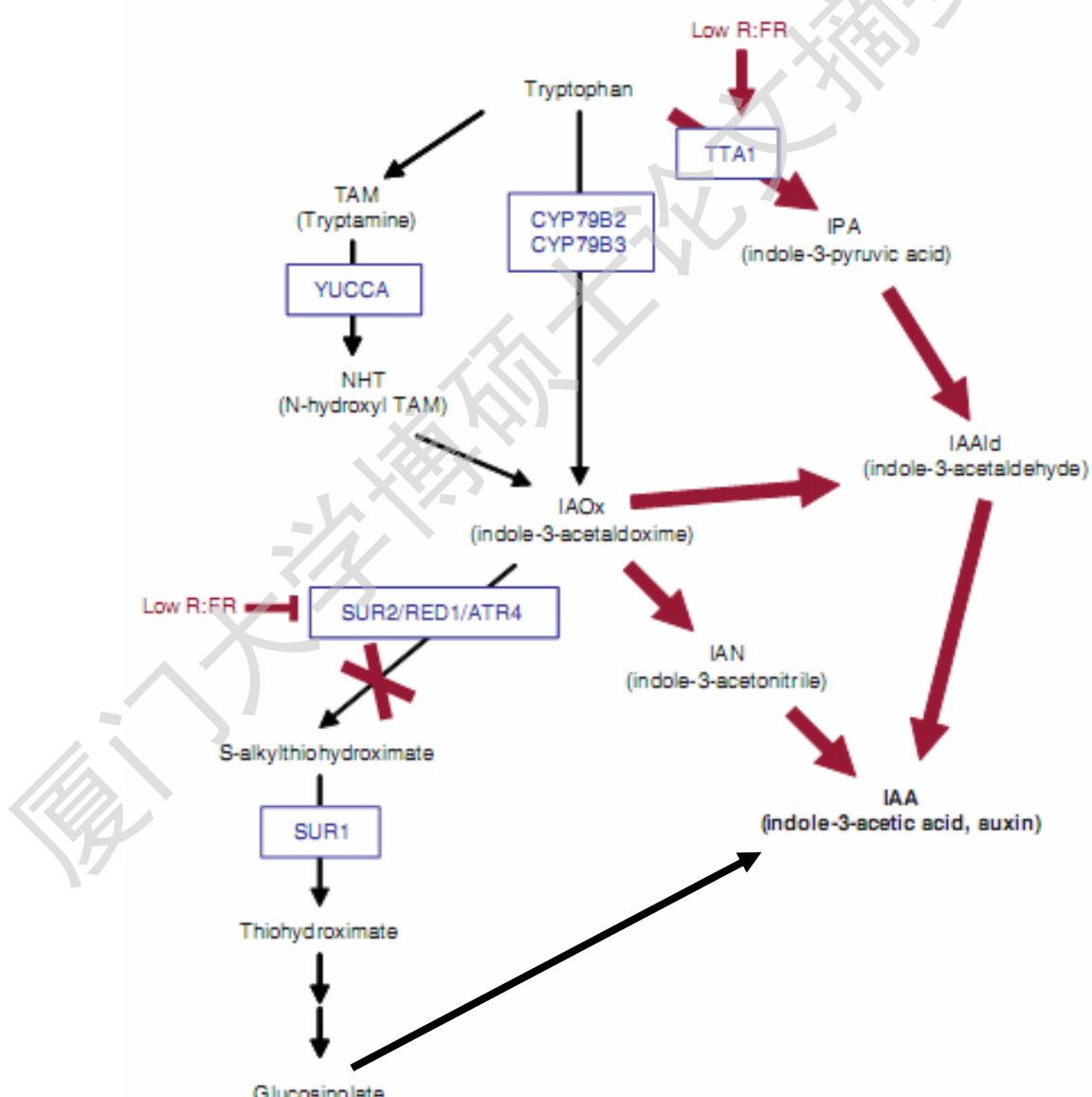


图 2 光调控生长素 IAA 的合成(Karen J. Halliday 2009)

Figure 2 light control of IAA production

*TAA1* 是生长素 IPA 合成途径中的一个关键酶，它能催化色氨酸到吲哚-3-丙酮酸的反应。*YUCCA* 能编码黄素单加氧酶，是色氨酸依赖的生长素合成途径过程中的一个限速酶，过表达 *YUCCA* 的 *yucID* 植株中游离的生长素的量会增加。*SUR2*(*RED1/ATR4*)能编码细胞色素 P450 单加氧酶 CYP83B1，它能够调节 IAA 和 IG(Indole Glucosinolate, 吲哚葡萄糖异硫氰酸盐)之间的平衡，*sur2*突变体中由于 *SUR2* 的功能被破坏阻断了由 IAOX(吲哚-3-乙醛肟)到 IG(吲哚葡萄糖异硫氰酸盐)的代谢途径，从而使 IAA 的量增多<sup>[28, 29]</sup>。

在拟南芥中，生长素水平跟光调控的植物生长和发育密切相关<sup>[30]</sup>。一些生长素合成缺陷的突变体如 *sav3/taa1* 突变体植株跟野生型相比就会表现出下胚轴短小，子叶膨大；而对于生长素大量合成的突变体，如 *yucca*<sup>[33]</sup> 和 *red1* 突变体会导致下胚轴伸长，子叶变小等类似避荫反应的表型<sup>[31, 32]</sup>。现有的实验结果表明光敏色素光受体通过调节生长素合成过程中的 *SUR2* 和 *TAA1* 从而对生长素水平有着很大的影响(如图 2)。在低红光: 远红光条件下，*SUR2* 的活性被抑制，*TAA1* 被激活从而使生长素的水平升高。因此光照对生长素的合成起着重要的调节作用。

### 1.3 TAA1 基因及其突变体

*TAA1* 是陶懿教授通过分离、鉴定避荫反应突变体，克隆的参与避荫反应的重要基因，并证实了 *TAA1* 是色氨酸氨基转移酶，催化由色氨酸形成吲哚丙酮酸进而合成生长素 IAA 的反应。该项研究首次证实了植物可以通过吲哚丙酮酸途径合成 IAA，揭示了植物在接受遮荫信号后，可通过 *TAA1* 迅速提高 IAA 的合成速度，增加 IAA 的含量，从而快速诱导 IAA 应答基因的表达和下游效应基因的作用。

*sav3*突变体 (shade avoidance mutant) 含有 *taa1*突变，我们一共获得了三种不同形式的突变 *sav3-1*, *sav3-2*, *sav3-3*。*sav3* 突变体在白光下与野生型的表型相似，在暗中也没有异常表型，并且其去黄化反应正常，但在遮荫条件下，*sav3* 系列突变体缺少某些避荫反应，如图 3 所示，其下胚轴明显比野生型拟南芥要短，而且叶片的面积也比野生型要大等。因此我们认为 *sav3* 突变体中所缺失的 *TAA1* 基因是调控避荫反应的关键基因。

Degree papers are in the "[Xiamen University Electronic Theses and Dissertations Database](#)". Full texts are available in the following ways:

1. If your library is a CALIS member libraries, please log on <http://etd.calis.edu.cn/> and submit requests online, or consult the interlibrary loan department in your library.
2. For users of non-CALIS member libraries, please mail to [etd@xmu.edu.cn](mailto:etd@xmu.edu.cn) for delivery details.

厦门大学博硕士论文摘要库