

## 植物细胞壁伸展蛋白的功能与利用

范春芬, 王艳婷, 彭良才, 丰胜求\*

华中农业大学植物科学技术学院, 生物质与生物能源研究中心, 武汉430070

**摘要:** 伸展蛋白是一类富含羟脯氨酸的糖蛋白, 是植物细胞壁中重要的结构蛋白。伸展蛋白家族基因广泛存在于多种植物中, 参与植物细胞壁网络结构形成与修饰、植物细胞伸长、根生长发育等过程, 并且影响植物机械强度、倒伏抗性和各种逆境胁迫反应。本文拟从蛋白结构、进化关系、生物学功能等方面介绍植物伸展蛋白近期研究进展, 并初步提出了此类基因在农作物和能源植物遗传改良中的利用。

**关键词:** 植物细胞壁; 伸展蛋白; 糖蛋白; 机械强度; 植物抗逆

植物细胞壁围绕在细胞质周围, 是植物细胞的重要结构, 它不仅能够维持植物细胞形态, 调控细胞生长分化, 还参与细胞内外物质运输和信号转导等过程(Baskin 2005; Somerville 2006; Tsukaya 和Beemster 2006)。同时, 植物细胞壁很大程度影响植物机械强度和抗倒伏性, 并作为物理屏障阻挡病虫害等的侵袭(Vorwerk等2004)。此外, 植物细胞壁是地球上产量最高的生物质成分, 是纤维乙醇生产的主要原料(彭良才等2011)。高等植物细胞壁主要由纤维素、半纤维素和木质素组成, 还包含少量果胶质、结构蛋白和矿物质等(王艳婷等2014; Wang等2016)。结构蛋白主要存在于初生壁中, 根据其蛋白主链的氨基酸组成, 主要分为四大类: 富含羟脯氨酸的糖蛋白(hydroxyproline-rich glycoprotein, HRGP)、富含脯氨酸的蛋白(proline-rich protein, PRP)、富含甘氨酸的蛋白(glycine-rich protein, GRP)和阿拉伯半乳聚糖蛋白(arabinogalactan-protein, AGP) (Showalter 1993)。伸展蛋白(extensin)是植物细胞壁中主要的结构蛋白, 是一类富含羟脯氨酸的糖蛋白, 它普遍存在于各种植物的细胞壁中, 在双子叶植物中占初生壁干重含量的1%~15% (Tierney和Varner 1987)。

近年来, 关于伸展蛋白的研究已经获得了一些进展, 对其功能的认识也逐步清晰。本文拟简要介绍植物伸展蛋白家族在蛋白质结构、进化关系、植物生长发育、植物机械强度、倒伏抗性和逆境抗性等方面的研究进展, 旨在深入探明植物细胞壁中伸展蛋白的生物学功能及其在作物遗传改良中的利用。

### 1 伸展蛋白的结构与分类

伸展蛋白又名伸展素, 是高等植物细胞壁中一

类非常重要的结构蛋白, 于1960年首次被发现。因推测这种蛋白质可能与细胞的伸展作用有关, 故被命名为伸展蛋白(Lampert和Northcote 1960)。在番茄、胡萝卜、甜菜、菜豆和马铃薯等研究中表明, 伸展蛋白具有Ser-Hyp-Hyp-(X)-Hyp-Hyp肽段, 其中X为不固定个数的氨基酸残基(图1)。当X不存在时, 即为连续的Ser-Hyp<sub>4</sub>, 其中丝氨酸(Ser)和羟脯氨酸(Hyp)残基常被半乳糖或阿拉伯糖糖基化修饰, 故属于富含羟脯氨酸糖蛋白家族(Corbin等1987; Tierney等1988; Rumeau等1990; Talbott和Ray 1992)。除了含有丝氨酸和羟脯氨酸外, 伸展蛋白还含有较多的酪氨酸(Tyr)、缬氨酸(Val)、赖氨酸(Lys)和组氨酸(His)等(Tierney和Varner 1987)。

根据伸展蛋白的结构特点, 可以将其分为7大亚类: 典型伸展蛋白(classical EXTs)、短伸展蛋白

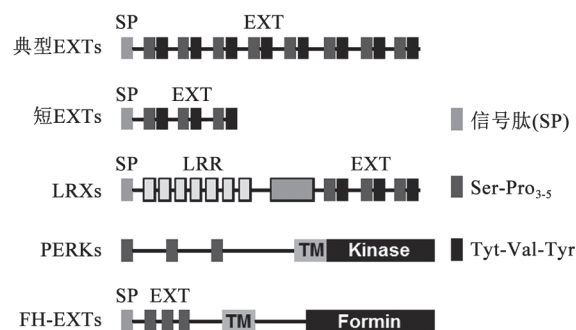


图1 伸展蛋白的结构示意图

Fig.1 Structural schemes of extensins

根据Borassi等(2015)一文修改。

收稿 2018-03-05 修定 2018-04-15

资助 国家自然科学基金(31670296)和华中农业大学自主创新基金(2662015PY173)。

\* 通讯作者(fengsq@mail.hzau.edu.cn)。

(short EXTs)、富含亮氨酸重复序列的伸展蛋白(leucine-rich repeat extensins, LRXs)、富含脯氨酸的类伸展蛋白受体激酶(proline-rich extensin-like receptor kinases, PERKs)、成蛋白同源的伸展蛋白(formin-homolog EXTs, FH EXTs)、长嵌合伸展蛋白(long chimeric EXTs)和其他嵌合伸展蛋白(other chimeric EXTs) (Liu等2016)。

7大亚类伸展蛋白的蛋白结构有很大差异。典型伸展蛋白的N端有将蛋白定位到细胞外基质的信号肽序列。其最突出的特点是有丝氨酸-脯氨酸(Ser-Pro<sub>3-5</sub>, SP)重复基序(Schnabelrauch等1996; Held等2004; Cannon等2008)。脯氨酸通常被羟基化为对羟脯氨酸, 每一个对羟脯氨酸再被O-糖基化连上4个线性阿拉伯糖(Ara)残基。此外, 一些伸展蛋白在SP序列后面存在酪氨酸-X-酪氨酸模块(Tyr-X-Tyr, YXY, X指任何一种氨基酸) (Velasquez等2011; Ogawa-Ohnishi等2013)。短伸展蛋白是指长度小于200个氨基酸的伸展蛋白。LRXs是一类嵌合的伸展蛋白, 通常在N端具有信号肽序列, 随后是富含亮氨酸重复基序(LRR)的结构域和靠近C末端的SP重复基序。PERKs是第2类嵌合的伸展

蛋白, 它们没有信号肽序列, 在N端有SP重复基序, 而在其C末端附近具有蛋白激酶催化结构域。FH EXTs是第3类嵌合的伸展蛋白, 其序列与成蛋白有着明显的同源性, 并含有SP重复基序(真核生物中成蛋白与肌动蛋白动力学相关, 控制非分支肌动蛋白丝的装配和伸长)。长嵌合伸展蛋白是第4种嵌合伸展蛋白, 有超过2 000个氨基酸长度的序列。还有一些伸展蛋白定义为其他嵌合伸展蛋白, 它们含有伸展蛋白保守结构域和与其他亚类不同的结构域(Liu等2016)。

## 2 伸展蛋白的进化

伸展蛋白广泛存在于植物细胞壁中, 在整个植物界中从单细胞的绿藻、低等的苔藓植物, 到高等的裸子植物、被子植物中均有表达。随着大量植物基因组测序的完成, 目前已从多种植物中检索到伸展蛋白基因家族, 并且在不同物种中伸展蛋白总基因个数和在7大亚类的分布存在很大差异(图2)。

在分化早期的3个物种中主要是第6亚类的长嵌合伸展蛋白和第7亚类的其他类型伸展蛋白, 而前5种亚类的伸展蛋白基本不存在或数目很少。

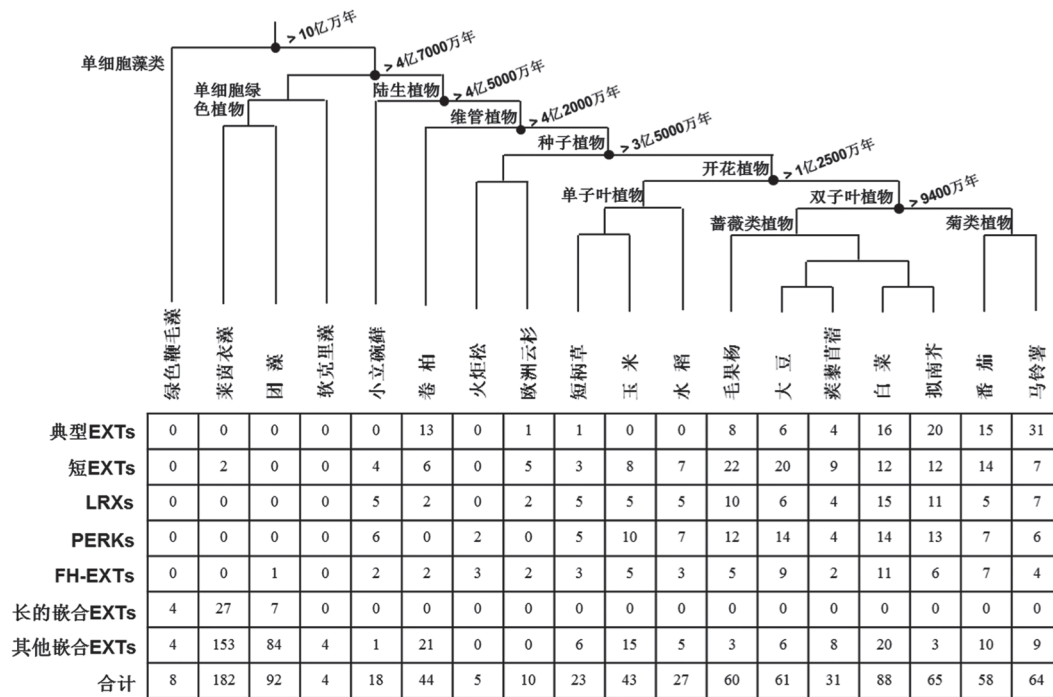


图2 植物中伸展蛋白家族的系统进化分布

Fig.2 Phylogenetic analysis of EXTs family in plants

根据Liu等(2016)一文修改。

其中长嵌合伸展蛋白只在3种藻类中发现,并在进化后期消失。在植物陆地化后,典型的伸展蛋白、短的伸展蛋白、LRXs、PERKs和FH EXTs才开始出现,并且特征性伸展蛋白出现的更晚,在维管植物中分化产生(Liu等2016)。其中,典型的伸展蛋白在裸子植物和单子叶植物数目很少或缺失,而在双子叶植物中大量存在,并且有Tyr-X-Tyr序列。而LRXs存在于4种藻类和火炬松之外的其他所有植物中。短的伸展蛋白、PERKs和FH EXTs

也存在于大多数植物中。与进化早期的4种低等植物相比,进化后期的植物中伸展蛋白家族基因的种类更丰富,表明伸展蛋白家族基因在进化中进一步分化。

### 3 伸展蛋白的生物学功能

基于植物伸展蛋白基因广泛表达,本研究主要从以下六个方面简要归纳了植物伸展蛋白家族的主要生物学功能(表1)。

表1 植物伸展蛋白的生物学功能  
Table 1 Biological functional analysis of extensins in plants

物种	基因	组织特异性	生物学功能	参考文献
拟南芥	<i>AtLRX1, 2</i>	根毛	参与根毛生长: 突变体根毛减少, 变短, 畸形; 双突变体表型更明显	Baumberger等2001, 2003b; Hall和Cannon 2002; Ringli 2010
	<i>AtLRX3, 4, 5</i>	根/茎/叶/花	参与根和表皮细胞发育: 突变体根毛减少, 变短; 叶表皮不平; 叶和茎细胞壁成分改变; 三突变体表型更明显	Baumberger等2003a; Draeger等2015
	<i>AtEXT6, 7, 10~13</i>	根	参与根发育: 突变体根毛短, 不规则	Velasquez等2011
	<i>AtEXT3</i>	胚/根	参与生长发育: 突变体致死; 根/茎/下胚轴发育不规则	Hall和Cannon 2002; Cannon等2008; Saha等2013
	<i>AtEXT18</i>	花	突变体产生有缺陷的花粉和花粉管; 突变体植株变小	Choudhary等2015
	<i>AtEXT1</i>	根/叶/花序	超表达株高降低; 超表达限制病原体入侵	Roberts和Shirsat 2006; Wei和Shirsat 2006
	<i>PERK1</i>	茎/花	反义抑制导致顶端优势丧失, 花器官有缺陷, 下胚轴增长; 超表达植株侧枝增多, 结实率增加, 下胚轴长度减小	Haffani等2006
	<i>AtPERK1</i>	组成型表达	参与抗病毒侵染反应	Nakhmchik等2004; Haffani等 2006
	<i>AtPERK4</i>	根/萌发的种子/子叶	参与根生长和ABA反应	Nakhmchik等2004; Bai等2009a, b; Qin等2009
	<i>AtPERK8, 9, 10</i>	幼苗/根/花蕾	参与主根发育	Nakhmchik等2004; Humphrey等2015
	<i>AtPERK12</i>	根毛/花药/花粉/茎/角果	参与顶端优势调控, 突变体株高降低, 侧枝增多	Nakhmchik等2004; Hwang等2010
	<i>AtPERK13</i>	根毛	参与根毛伸长, 超表达株系根长减小, 突变体根长增加	Nakhmchik等2004; Humphrey等2015
	<i>AtFH1</i>	组成型表达	超表达植株产生短的花粉管	Cheung和Wu 2004; Michelot等2005; Martiniere等2011; Rosero等2013
	烟草	<i>AtFH3</i>	花粉管	超表达植株花粉管增多, 膨胀; RNAi植株花粉管变短
<i>AtFH8</i>		根	超表达植株根毛变短; 突变体根变短, 侧根减少	Deeks等2005; Yi等2005
番茄	<i>Extensin</i>	悬浮细胞	超表达材料细胞壁组成改变	Tan等2014
	<i>NtFH5</i>	组成型表达	RNAi和反义抑制导致花粉管畸形	Cheung等2010
水稻	<i>Extensin-like</i>	组成型表达	RNAi导致转基因植物对细菌性溃疡病菌抗性降低	Balaji等2011
	<i>OsFH1</i>	根	超表达植株增强抗病性	Balaji和Smart 2012
水稻	<i>OsFH1</i>	根	突变体根毛变短, 减少	Huang等2013
	<i>OsEXTL</i>	幼嫩的组织	超表达植株株高降低; 细胞伸长受抑制; 细胞壁成分改变; 倒伏抗性增强	Fan等2018



### 3.1 伸展蛋白参与植物细胞壁形成和组装

早期研究显示,在烟草原生质体培养基中添加3,4-脱氢脯氨酸(脯氨酰羟化酶的阻遏物)会阻遏细胞壁形成,间接说明伸展蛋白是细胞壁形成所必需的(Schilde-Rentschler 1977)。而伸展蛋白在分裂旺盛的组织中高水平转录,也暗示其可能与新细胞壁形成有关(Hirsinger等1997)。此外,反向遗传学研究表明伸展蛋白的表达会影响植物细胞壁的形成和组装。例如在拟南芥中,LRX突变体*lrx1*和*lrx2*单突变体及双突变体根的细胞壁沉积受阻,产生不完整的细胞壁(Baumberger等2001, 2003b);*lrx3 lrx4 lrx5*三突变体茎和叶片细胞壁成分发生了显著改变(Draeger等2015);而AtEXT3突变体*rsh*的细胞分裂平面异常,产生3种形状异常的细胞壁:(1)漂浮的细胞壁,即不能与两侧母细胞壁相连的细胞壁;(2)悬挂的细胞壁,即只有一头与两侧母细胞壁相连的细胞壁;(3)细胞壁片,即从母细胞细胞壁上伸出的突起的短的细胞壁片段。上述现象说明*rsh*突变体在细胞分裂过程中新形成的细胞壁发育不完整,不能与母细胞的细胞壁连接(Cannon等2008)。而拟南芥PERKs也参与细胞壁的形态建成(Hijazi等2012)。近期在水稻中超表达一个类伸展蛋白也导致叶片和茎秆细胞壁成分改变(Fan等2018)。

### 3.2 伸展蛋白影响植物细胞伸长

用多肽羟化酶阻遏物处理洋葱根,洋葱根部细胞壁中的伸展蛋白表达水平下降,从而导致受阻遏物处理比未处理对照的根部细胞伸展程度增加(De Tullio等1999)。遗传研究表明,在拟南芥中超表达AtEXT1,转基因植株茎秆高度显著降低(Roberts和Shirsat 2006)。同样,近期在水稻中超表达类伸展蛋白也导致株高降低,细胞长度减小(Fan等2018)。这些研究表明,伸展蛋白的表达量与细胞伸长程度呈负相关,超表达伸展蛋白使细胞伸长提前停止,导致细胞体积减小,株高降低。

### 3.3 伸展蛋白增强植物机械强度

基因转录水平分析已表明伸展蛋白在植物受力区大量表达,增强细胞承受机械力的能力。如烟草的HRGPnt3在形成侧根的细胞中表达升高,可能有助于承受侧根突破根皮层时产生的压力(Keller和Lamb 1989)。而大豆的HRGP4.1在茎节处大量表达,可能与茎节细胞承受叶柄和叶的重量有关(Wycoff等1995)。同样,烟草的EXTA在茎节皮层细

胞中大量表达,这可能与茎节承受侧枝质量有关(Merkouropoulos等1999)。在水稻中超表达类伸展蛋白显著增大水稻抗机械拉力和斜推力,增强抗倒伏能力(Fan等2018)。

### 3.4 伸展蛋白参与逆境胁迫反应

伸展蛋白的抗病抗逆功能主要表现在机械损伤、热伤害、冷伤害、病原菌感染等方面。研究表明伸展蛋白的表达受机械损伤的诱导,如机械损伤处理后,胡萝卜伸展蛋白的转录增加(Chen和Varner 1985),马铃薯类伸展蛋白基因StEXT1的表达也显著上调(Neubauer等2012)。推测在机械损伤诱导下,伸展蛋白的上调表达可能与受伤细胞壁的修复有关。拟南芥AtEXT1~5基因的表达不仅受机械损伤的诱导,还受盐、冷、热、干旱、病原菌侵染等诱导(Yoshida等2001; Merkouropoulos和Shirsat 2003; Roberts等2006)。菜豆伸展蛋白基因的转录水平在受真菌感染后也增加(Showalter等1985)。而在甘蓝型油菜中,BnPERK1参与伤口和病原体刺激的信号感知和响应(Silva和Goring 2002)。在番茄中也有类似的现象,其类伸展素蛋白的表达受木霉菌的诱导(Alfano等2007)。此外,伸展蛋白的表达还会受赤霉素(Salvà和Jamet 2003)、乙烯(Ecker和Davis 1987)、脱落酸(Bai等2009a)等激素诱导,暗示伸展蛋白可能参与这些激素调控的逆境反应。遗传研究表明伸展蛋白可以增强植物病原菌抗性,如在拟南芥中超表达AtEXT1可以抑制病原菌的入侵(Wei和Shirsat 2006);在烟草中沉默类伸展蛋白,导致转基因植物对细菌性溃疡病菌抗性降低(Balaji等2011);在番茄中沉默类伸展蛋白降低其对番茄细菌性溃疡病菌的抗性,而过表达则增强抗性(Balaji和Smart 2012)。病原菌在侵染植物的过程中通过分泌细胞壁多糖降解酶等来分解细胞壁,从而达到入侵目的。在病原菌侵害过程中,伸展蛋白在病原菌入侵位点的表达水平升高,伸展蛋白含量增加,可能通过增强伸展蛋白与细胞壁的交联使该位点的细胞壁加厚,从而增强植物细胞壁对病原菌分泌的细胞壁降解酶的抵抗能力,形成对病原菌入侵的物理障碍(Hückelhoven 2007)。

### 3.5 伸展蛋白参与根的发

研究表明,伸展蛋白在根的形成过程中发挥重要作用。其中LRX的研究最多。拟南芥中有11

个LRXs, 其中6个都在根部高表达, 参与根毛的形态建成。*lrx*突变体都表现出根变短弯曲、根毛数目减少的表型。并且LRXs基因间存在功能冗余现象, *lrx1-lrx2*双突变体和*lrx3-lrx4-lrx5*三突变体比单突变体表型更明显(Baumberger等2001, 2003a, b; Hall和Cannon 2002; Ringli 2010; Draeger等2015)。而PERKs也参与根的发育。如*AtPERK4*突变体促进根细胞伸长并且对ABA不敏感(Nakhamchik等2004; Bai等2009a, b; Qin等2009)。*AtPERK8, 9, 10*三突变体在含4.5%蔗糖的培养基上根长比野生型长; 而超表达*AtPERK10*导致拟南芥根和下胚轴褐化, 木质素和胼胝质异常沉积(Nakhamchik等2004; Bai等2009a, b; Qin等2009; Humphrey等2015)。此外, 典型伸展蛋白基因*AtEXT6, 7, 10~13*突变会产生短且不规则的根(Velasquez等2011)。

### 3.6 伸展蛋白的其他功能

研究表明伸展蛋白也与花粉和花粉管的发育有关, 部分PERKs在花粉中特异表达, 并影响细胞延伸及正常的花器官形成(Haffani等2006)。超表达和RNAi抑制拟南芥FH1和FH3导致花粉管异常(Cheung和Wu 2004; Michelot等2005; Grunt等2008; Ye等2009; Martiniere等2011; Rosero等2013)。此外, 伸展蛋白还参与了植物顶端优势调控, 如抑制PERKs表达导致拟南芥顶端优势丧失, 花器官发育受损; 而超表达PERKs则会增加侧枝和结实率, 延长生育期(Haffani等2006)。

## 4 总结和展望

在植物长期进化过程中, 伸展蛋白基因家族发生了功能冗余和分化, 这为研究伸展蛋白家族的作用机制提出了挑战和机遇。结合伸展蛋白家

族基因的结构特点和功能分析, 初步认为伸展蛋白通过交联作用形成与细胞壁成分相互渗透的网络系统, 从而有利于保持细胞壁结构的完整性和增加细胞壁的物理屏障作用, 并增强植物机械强度和作物倒伏与逆境的抗性。同时, 伸展蛋白与细胞壁的交联作用, 亦相应抑制了植物细胞伸长, 从而调控制作物株高等重要农艺性状(图3)。此假说主要有3方面的证据支持: (1)具有Tyr-X-Tyr-Lys结构的伸展蛋白可以发生分子内和分子间交联反应: 间隔的2个Tyr可以形成分子内二苯醚交联(IDT), 2个IDT再形成双IDT (di-IDT), 或1个IDT可与Tyr结合。所以伸展蛋白链间可以通过交联形成伸展蛋白网, 与细胞壁多糖的网络系统互为补充(李雄彪和杨中汉1990; Held等2004; 刘艳阳等2007; Cannon等2008)。(2)伸展蛋白的羟脯氨酸通过糖基化作用可与阿拉伯糖残基相连, 而丝氨酸则可连接半乳糖(Kieliszewski和Lampert 1994; 郭联华等2010)。所以EXTs可以与细胞壁多聚物(如果胶)的单糖结合, 形成致密的经纬网结构, 增加细胞壁的结构强度和刚性。(3)伸展蛋白能以氢键或盐键的方式与其他细胞壁多糖或生物大分子互作。伸展蛋白由于氨基酸残基中的 $\text{NH}_4^+$ 而带正电荷, 可以与带负电荷的果胶结合, 形成伸展蛋白-果胶凝聚层(Cannon等2008; Valentin等2010; Lampert等2011)。此外, 伸展蛋白可能参与信号转导过程。PERKs有富含脯氨酸的胞外序列和跨膜序列, C末端有蛋白激酶催化结构域(图1)。体外试验表明PERKs具有激酶活性, 其突变体对ABA不敏感, 暗示PERKs可能像其他激酶一样作为受体感知信号。

综上所述, 伸展蛋白作为植物细胞壁的主要结构蛋白之一, 在植物的生长发育中发挥着重要

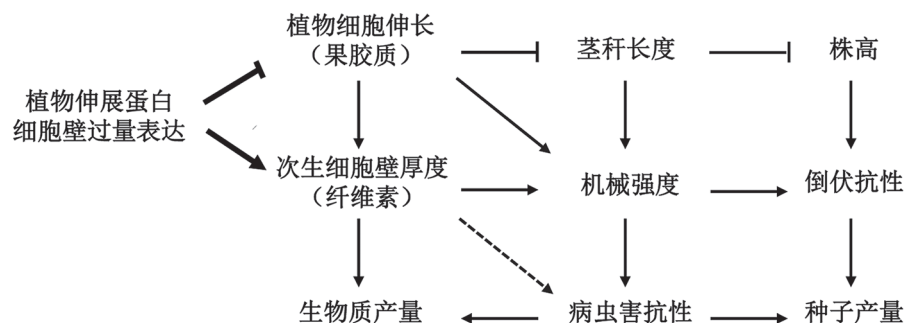


图3 植物伸展蛋白在作物遗传改良中的利用

Fig.3 Application of plant extensins in crop genetic improvement

的作用,其活性影响着植物的形态建成及生长发育,在细胞壁形成、细胞伸长、逆境抗性等方面发挥重要作用。伸展蛋白超表达抑制细胞伸长,从而降低茎秆节间长度和株高,增强抗倒伏能力;同时促进纤维素合成,次生壁增厚,增加植株机械强度(拉力和斜推力),从而增强抗倒伏能力。而纤维素含量和细胞壁厚度的增加,使细胞壁相关抗性(或基础抗性)增强,从而提高植物病虫害抗性,最终导致种子产量和生物质产量增加。因此,基于本实验室的研究进展和其他研究者的研究结果,本文进一步提出了植物伸展蛋白在农作物和能源作物遗传改良利用中的假说模型(图3),旨在为高产高抗优质农作物和能源作物选育提供重要基因和相关技术支撑。

#### 参考文献(References)

- Alfano G, Ivey ML, Cakir C, et al (2007). Systemic modulation of gene expression in tomato by *Trichoderma hamatum* 382. *Phytopathology*, 97 (4): 429–437
- Bai L, Zhang G, Zhou Y, et al (2009a). Plasma membrane-associated proline-rich extensin-like receptor kinase 4, a novel regulator of  $Ca^{2+}$  signaling, is required for abscisic acid responses in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 60 (2): 314–327
- Bai L, Zhou Y, Song CP (2009b). *Arabidopsis* proline-rich extensin-like receptor kinase 4 modulates the early event toward abscisic acid response in root tip growth. *Plant Signal Behav*, 4 (11): 1075–1077
- Balaji V, Sessa G, Smart CD (2011). Silencing of host basal defense response-related gene expression increases susceptibility of *Nicotiana benthamiana* to *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*. *Phytopathology*, 101 (3): 349–357
- Balaji V, Smart CD (2012). Over-expression of *snakin-2* and *extensin-like* protein genes restricts pathogen invasiveness and enhances tolerance to *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* in transgenic tomato (*Solanum lycopersicum*). *Transgenic Res*, 21 (1): 23–37
- Baskin TI (2005). Anisotropic expansion of the plant cell wall. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 21: 203–222
- Baumberger N, Doesseger B, Guyot R, et al (2003a). Whole-genome comparison of leucine-rich repeat extensins in *Arabidopsis* and rice. A conserved family of cell wall proteins form a vegetative and a reproductive clade. *Plant Physiol*, 131 (3): 1313–1326
- Baumberger N, Ringli C, Keller B (2001). The chimeric leucine-rich repeat/extensin cell wall protein LRX1 is required for root hair morphogenesis in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*, 15 (9): 1128–1139
- Baumberger N, Steiner M, Ryser U, et al (2003b). Synergistic interaction of the two paralogous *Arabidopsis* genes LRX1 and LRX2 in cell wall formation during root hair development. *Plant J*, 35 (1): 71–81
- Borassi C, Sede AR, Mecchia MA, et al (2015). An update on cell surface proteins containing extensin-motifs. *J Exp Bot*, 67 (2): 477–487
- Cannon MC, Terneus K, Hall Q, et al (2008). Self-assembly of the plant cell wall requires an extensin scaffold. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105 (6): 2226–2231
- Chen J, Varner JE (1985). An extracellular matrix protein in plants: characterization of a genomic clone for carrot extension. *EMBO J*, 4 (9): 2145–2151
- Cheung AY, Niroomand S, Zou Y, et al (2010). A transmembrane formin nucleates subapical actin assembly and controls tip-focused growth in pollen tubes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (37): 16390–16395
- Cheung AY, Wu HM (2004). Overexpression of an *Arabidopsis* formin stimulates supernumerary actin cable formation from pollen tube cell membrane. *Plant Cell*, 16 (1): 257–269
- Corbin DR, Sauer N, Lamb CJ (1987). Differential regulation of a hydroxyproline-rich glycoprotein gene family in wounded and infected plants. *Mol Cell Biol*, 7 (12): 4337–4344
- De Tullio MC, Paciolla C, Dalla Vecchia F, et al (1999). Changes in onion root development induced by the inhibition of peptidyl-prolyl hydroxylase and influence of the ascorbate system on cell division and elongation. *Planta*, 209 (4): 424–434
- Deeks MJ, Cvrckova F, Machesky LM, et al (2005). *Arabidopsis* group Ie formins localize to specific cell membrane domains, interact with actin-binding proteins and cause defects in cell expansion upon aberrant expression. *New Phytol*, 168 (3): 529–540
- Draeger C, Ndinyanka Fabrice TN, Gineau E, et al (2015). *Arabidopsis* leucine-rich repeat extensin (LRX) proteins modify cell wall composition and influence plant growth. *BMC Plant Biol*, 15: 155
- Ecker JR, Davis RW (1987). Plant defense genes are regulated by ethylene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 84 (15): 5202–5206
- Fan CF, Li Y, Hu Z, et al (2018). Ectopic expression of a novel *OsExtensin*-like gene consistently enhances plant lodging resistance by regulating cell elongation and cell wall thickening in rice. *Plant Biotech J*, 16 (1): 254–263
- Grunt M, Zarsky V, Cvrckova F (2008). Roots of angiosperm formins: the evolutionary history of plant FH2 domain-containing proteins. *BMC Evol Biol*, 8: 115
- Guo LH, Yin TM, Li SX, et al (2010). A review of extensins in plant cell wall. *Sci Sinae Sin*, 46 (12): 144–152 (in Chinese with English abstract) [郭联华, 尹佟明, 李淑娴



- 等(2010). 植物细胞壁伸展蛋白研究述评. 林业科学, 46 (12): 144–152]
- Haffani YZ, Silva-Gagliardi NF, Sewter SK, et al (2006). Altered expression of PERK receptor kinases in *Arabidopsis* leads to changes in growth and floral organ formation. *Plant Signal Behav*, 1 (5): 251–260
- Hall Q, Cannon MC (2002). The cell wall hydroxyproline-rich glycoprotein RSH is essential for normal embryo development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14 (5): 1161–1172
- Held MA, Tan L, Kamyab A, et al (2004). Di-isodityrosine is the intermolecular cross-link of isodityrosine-rich extensin analogs cross-linked *in vitro*. *J Biol Chem*, 279 (53): 55474–55482
- Hijazi M, Durand J, Pichereaux C, et al (2012). Characterization of the arabinogalactan protein 31 (AGP31) of *Arabidopsis thaliana* new advances on the hyp-*O*-glycosylation of the pro-rich domain. *J Biol Chem*, 287 (12): 9623–9632
- Hirsinger C, Parmentier Y, Durr A, et al (1997). Characterization of a tobacco extensin gene and regulation of its gene family in healthy plants and under various stress conditions. *Plant Mol Biol*, 33 (2): 279–289
- Huang J, Kim CM, Xuan YH, et al (2013). Formin homology 1 (OsFH1) regulates root-hair elongation in rice (*Oryza sativa*). *Planta*, 237 (5): 1227–1239
- Hückelhoven R (2007). Cell wall-associated mechanisms of disease resistance and susceptibility. *Annu Rev Phytopathol*, 45: 101–127
- Humphrey TV, Haasen KE, Aldea-Brydges MG, et al (2015). PERK-KIPK-KCBP signalling negatively regulates root growth in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 66 (1): 71–83
- Hwang I, Kim SY, Kim CS, et al (2010). Over-expression of the *IGI1* leading to altered shoot-branching development related to MAX pathway in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 73 (6): 629–641
- Keller B, Lamb CJ (1989). Specific expression of a novel cell wall hydroxyproline-rich glycoprotein gene in lateral root initiation. *Genes Dev*, 3 (10): 1639–1646
- Kieliszewski MJ, Lamport DTA (1994). Extensin: repetitive motifs, functional sites, post-translational codes, and phylogeny. *Plant J*, 5 (2): 157–172
- Lamport DTA, Kieliszewski MJ, Chen Y, et al (2011). Role of the extensin superfamily in primary cell wall architecture. *Plant Physiol*, 156 (1): 11–19
- Lamport DTA, Northcote DH (1960). Hydroxyproline in primary cell walls of higher plants. *Nature*, 188 (4751): 665–666
- Li XB, Yang ZH (1990). Structure, function, crosslinking and biosynthesis of extensins. *Plant Physiol Commun*, 3: 7–13 (in Chinese with English abstract) [李雄彪, 杨中汉 (1990). 伸展蛋白的结构、功能、交联和生物合成. 植物生理学通讯, 3: 7–13]
- Liu X, Wolfe R, Welch LR, et al (2016). Bioinformatic identification and analysis of extensins in the plant kingdom. *PLoS One*, 11 (2): e0150177
- Liu YY, Li YL, Wang YZ, et al (2007). Advances of research on plant extension. *J Biol*, 24 (4): 1–3 (in Chinese with English abstract) [刘艳阳, 李玉玲, 王延召等(2007). 植物伸展蛋白的研究进展. 生物学杂志, 24 (4): 1–3]
- Martinieri A, Gayral P, Hawes C, et al (2011). Building bridges: formin1 of *Arabidopsis* forms a connection between the cell wall and the actin cytoskeleton. *Plant J*, 66 (2): 354–365
- Merkouropoulos G, Barnett DC, Shirsat AH (1999). The *Arabidopsis* extensin gene is developmentally regulated, is induced by wounding, methyl jasmonate, abscisic and salicylic acid, and codes for a protein with unusual motifs. *Planta*, 208 (2): 212–219
- Merkouropoulos G, Shirsat AH (2003). The unusual *Arabidopsis* extension gene *AtEXT1* is expressed throughout plant development and is induced by a variety of biotic and abiotic stresses. *Planta*, 217 (3): 356–366
- Michelot A, Guerin C, Huang S, et al (2005). The formin homology 1 domain modulates the actin nucleation and bundling activity of *Arabidopsis* FORMIN1. *Plant Cell*, 17 (8): 2296–2313
- Nakhmchik A, Zhao Z, Provart NJ, et al (2004). A comprehensive expression analysis of the *Arabidopsis* proline-rich extensin-like receptor kinase gene family using bioinformatic and experimental approaches. *Plant Cell Physiol*, 45 (12): 1875–1881
- Neubauer JD, Lulai EC, Thompson AL, et al (2012). Wounding coordinately induces cell wall protein, cell cycle and pectin methyl esterase genes involved in tuber closing layer and wound periderm development. *J Plant Physiol*, 169 (6): 586–595
- Ogawa-Ohnishi M, Matsushita W, Matsubayashi Y (2013). Identification of three hydroxyproline *O*-arabinosyltransferases in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Chem Biol*, 9 (11): 726–730
- Peng LC (2011). Fundamental solution for biofuel production in China. *J Huazhong Agric Univ (Soc Sci Ed)*, (2): 1–6 (in Chinese with English abstract) [彭良才(2011). 论中国生物能源发展的根本出路. 华中农业大学学报(社会科学版), (2): 1–6]
- Qin Y, Leydon AR, Manziello A, et al (2009). Penetration of the stigma and style elicits a novel transcriptome in pollen tubes, pointing to genes critical for growth in a pistil. *PLoS Genet*, 5 (8): e1000621
- Ringli C (2010). The hydroxyproline-rich glycoprotein domain of the *Arabidopsis* LRX1 requires Tyr for function but not for insolubilization in the cell wall. *Plant J*, 63 (4): 662–669
- Roberts K, Shirsat AH (2006). Increased extensin levels in *Arabidopsis* affect inflorescence stem thickening and

- height. *J Exp Bot*, 57 (3): 537–545
- Rosero A, Zarsky V, Cvrckova F (2013). AtFH1 formin mutation affects actin filament and microtubule dynamics in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 64 (2): 585–597
- Rumeau D, Maher E A, Kelman A, et al (1990). Extensin and phenylalanine ammonia-lyase gene expression altered in potato tubers in response to wounding, hypoxia, and *Erwinia carotovora* infection. *Plant Physiol*, 93 (3): 1134–1139
- Salvà I, Jamet E (2003). The tobacco *Ext 1.4* extensin gene family is not regulated by auxins in cells proliferating under hormone control. *Plant Physiol Biochem*, 41 (4): 363–367
- Schilde-Rentschler L (1977). Role of the cell wall in the ability of tobacco protoplasts to form callus. *Planta*, 135 (2): 177–181
- Schnabelrauch LS, Kieliszewski M, Upham BL, et al (1996). Isolation of pl 4.6 extensin peroxidase from tomato cell suspension cultures and identification of Val-Tyr-Lys as putative intermolecular cross-link site. *Plant J*, 9 (4): 477–489
- Showalter AM (1993). Structure and function of plant cell wall proteins. *Plant Cell*, 5 (1): 9–23
- Showalter AM, Bell JN, Cramer CL, et al (1985). Accumulation of hydroxyproline-rich glycoprotein mRNAs in response to fungal elicitor and infection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 82 (19): 6551–6555
- Silva NF, Goring DR (2002). The proline-rich, extensin-like receptor kinase-1 (PERK1) gene is rapidly induced by wounding. *Plant Mol Biol*, 50 (4-5): 667–685
- Somerville C (2006). Cellulose synthesis in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 22: 53–78
- Talbott LD, Ray PM (1992). Molecular size and separability features of pea cell wall polysaccharides: implications for models of primary wall structure. *Plant Physiol*, 98 (1): 357–368
- Tan L, Pu Y, Pattathil S, et al (2014). Changes in cell wall properties coincide with overexpression of extensin fusion proteins in suspension cultured tobacco cells. *PLoS One*, 9 (12): e115906
- Tierney ML, Varner JE (1987). The extensins. *Plant Physiol*, 84 (1): 1–2
- Tierney ML, Wiechert J, Pluymers D (1988). Analysis of the expression of extensin and p33-related cell wall proteins in carrot and soybean. *Mol Gen Genet*, 211 (3): 393–399
- Tsukaya H, Beemster GT (2006). Genetics, cell cycle and cell expansion in organogenesis in plants. *J Plant Res*, 119 (1): 1–4
- Valentin R, Cerclier C, Geneix N, et al (2010). Elaboration of extensin-pectin thin film model of primary plant cell wall. *Langmuir*, 26 (12): 9891–9898
- Velasquez SM, Ricardi MM, Dorosz JG, et al (2011). *O*-Glycosylated cell wall proteins are essential in root hair growth. *Science*, 332 (6036): 1401–1403
- Vorwerk S, Somerville S, Somerville C (2004). The role of plant cell wall polysaccharide composition in disease resistance. *Trends Plant Sci*, 9 (4): 203–209
- Wang YT, Fan CC, Hu HZ, et al (2016). Genetic modification of plant cell walls to enhance biomass yield and biofuel production in bioenergy crops. *Biotechnol Adv*, 34 (5): 997–1017
- Wang YT, Xu ZD, Peng LC (2014). Research progress in the groove structures of plant cell walls and biomass utilizations. *Sci Sin Vitae*, 44 (8): 766–774 (in Chinese with English abstract) [王艳婷, 徐正丹, 彭良才(2014). 植物细胞壁沟槽结构与生物质利用研究展望. *中国科学: 生命科学*, 44 (8): 766–774]
- Wei G, Shirsat AH (2006) Extensin over-expression in *Arabidopsis* limits pathogen invasiveness. *Mol Plant Pathol*, 7 (6): 579–592
- Wycoff KL, Powell PA, Gonzales RA, et al (1995). Stress activation of a bean hydroxyproline-rich glycoprotein promoter is superimposed on a pattern of tissue-specific developmental expression. *Plant Physiol*, 109 (1): 41–52
- Ye J, Zheng Y, Yan A, et al (2009). *Arabidopsis* formin3 directs the formation of actin cables and polarized growth in pollen tubes. *Plant Cell*, 21 (12): 3868–3884
- Yi K, Guo C, Chen D, et al (2005). Cloning and functional characterization of a formin-like protein (AtFH8) from *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 138 (2): 1071–1082
- Yoshida Y, Aoki C, Iuchi S, et al (2001). Characterization of four extensin genes in *Arabidopsis thaliana* by differential gene expression under stress and non-stress conditions. *DNA Res*, 8 (3): 115–122



## Plant extensins function and their potential genetic manipulation in crops

FAN Chun-Fen, WANG Yan-Ting, PENG Liang-Cai, FENG Sheng-Qiu\*

*Biomass and Bioenergy Research Center, College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China*

**Abstract:** Extensins are the typical hydroxyproline-rich glycoproteins (HRGPs), which are classified as a superfamily of cell wall structural proteins. As extensins are ubiquitous in plant kingdom, they have been examined to involve in plant cell wall network construction and remodeling, plant cell elongation, and root growth and development. More recently, extensins have been demonstrated to play an important role in plant mechanical strength, plant lodging and stress resistances. Hence, this study briefly analyzed protein structures and genetic evolution of the extensins family, updated recent research progress about extensins functions and proposed a hypothetic model about their potential applications in crop genetic improvement.

**Key words:** plant cell wall; extensins; hydroxyproline-rich glycoproteins; plant mechanical strength; stress defense

---

Received 2018-03-05 Accepted 2018-04-15

This work was supported in part by grants from the National Science Foundation of China (31670296) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities of China (2662015PY173).

\*Correspondence (fengsq@mail.hzau.edu.cn).