植物细胞壁信号研究进展

张蕊, 李来庚*

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所植物分子遗传国家重点实验室, 上海200032

摘要: 细胞壁是植物细胞的特征性结构。传统知识认为细胞壁是一种没有活性的细胞结构, 而近年来一些研究结果显示细胞壁也是具有活性的“细胞器”, 可以响应发育和环境信号而发生复杂的动态变化, 或者产生一些信号分子, 在植物细胞生长、分化和免疫反应等过程中发挥重要作用。本文概述了近年来植物细胞壁信号相关的研究进展。

关键词: 细胞壁信号; 细胞生长; 细胞分化; 免疫反应

细胞壁是植物细胞原生质体外的重要结构, 存在于所有植物细胞, 主要由纤维素、木质素、半纤维素、果胶等物质构成, 初生壁中还含有蛋白质和金属离子等。植物细胞壁中储存着植物光合作用所固定的绝大部分的有机物。进入21世纪以来, 人们对于细胞壁的合成做了大量研究, 与此相关的许多酶、代谢通路及转录调控网络得到了解析(黄成和李来庚2016; 朱晓博等2017)。人们逐渐认识到调控细胞壁合成的复杂性。例如, 不同类型细胞的细胞壁, 不同生长发育阶段以及不同外界环境下的细胞壁, 其组成会发生明显的改变(Monniaux和Hay 2016); 细胞壁组成和结构的改变对于植物的生长发育以及响应外界胁迫等起到非常重要的作用(Tenhaken 2015)。传统知识认为细胞壁是一种没有活性的细胞结构, 随着研究的深入, 认为细胞壁也具有活性“细胞器”的特性。近年来, 许多研究显示在植物细胞生长、分化以及应对外界胁迫等过程中, 细胞壁状态的改变能通过一定的机制被细胞所感知, 引起相应的反应。本文就近年来植物细胞壁信号相关的研究进展进行综述。

1 植物细胞壁信号与细胞生长

有丝分裂末期, 植物细胞在细胞板区域逐渐沉积含有细胞壁成分的囊泡, 形成初生细胞壁。植物细胞的生长受到胞内膨压的驱动和细胞壁的限制。细胞在扩展时, 糖基水解酶、扩展蛋白、羟基自由基等细胞壁松弛因子将纤维素微纤丝与交联聚糖间的化学键打开, 使细胞壁松弛, 同时, 新合成的细胞壁组分加入到细胞壁中(赵运军和李来庚2011)。在此过程中, 细胞壁的松弛、重塑和合成必须协调进行, 使细胞壁在适应细胞生长的同时, 维持完整性(Voxeur和Hofte 2016)。目前的研究结果表明来源于细胞壁的信号可能在这一过程中起到调控作用。

1.1 THESEUS1 (THE1)感知纤维素合成缺陷与下胚轴生长

纤维素由位于质膜上的纤维素合酶复合体合成。人们发现在拟南芥初生壁纤维素合酶突变体中或者用纤维素合酶抑制剂isoxaben处理时, 出现纤维素合成缺陷、下胚轴伸长受抑制以及木质素异位沉积、活性氧产生、免疫反应相关信号通路被激活等一系列的表型(Hamann 2015)。开始人们认为下胚轴伸长受抑制是纤维素合成缺陷导致, 然而, 在筛选回复突变体时, 发现一个类受体激酶基因*THE1*的突变能够在不恢复纤维素含量的情况下, 恢复包括下胚轴缩短在内的多种表型。并且, 表达谱分析发现纤维素合酶基因突变体中表达量变化的基因有相当一部分依赖于*THE1*, 尤其是与活性氧产生、免疫反应和细胞壁交联相关的基因(Hematy等2007)。*THE1*广泛表达于快速伸长的细胞和组织中。在野生型背景下, *the1*突变体并没有明显的表型(Hematy等2007)。这些结果暗示THE1信号通路可能感知细胞壁的状态, 协调细胞壁的合成与细胞伸长(Hematy等2007; Denness等2011)。

THE1属于类受体激酶CrRLK1L (*Catharanthus roseus* receptor-like kinase 1-like)亚家族。这一亚家族在拟南芥中有17个成员, 它们的胞外域都含

收稿 2018-03-14 修定 2018-05-21

资助 国家重点研发计划(2016YFD0600104)和国家自然科学基金(31630014)。

* 通讯作者(lgli@sibs.ac.cn)。

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

有一到多个malectin结构域, 此结构域在爪蟾细胞中被发现可以结合寡糖(Schallus等2008; Boisson-Dernier等2011)。THE1是否通过malectin结构域直接与细胞壁中的糖类物质结合来感受细胞壁的变化, 是一个值得探究的问题。

1.2 油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)与果胶甲酯化介导的细胞扩展

果胶是富含半乳糖醛酸的混合多糖, 糖醛酸分子间通过α-1,4-糖苷键相连, 包括同型半乳糖醛酸聚糖(homogalacturonan, HG)、鼠李半乳糖醛酸聚糖I (rhamnogalacturonan I, RGI)、鼠李半乳糖醛酸聚糖II (rhamnogalacturonan II, RGII)以及少量的木糖半乳糖醛酸聚糖(xylogalacturonan, XG)等(Mohnen 2008)。果胶在高尔基体中合成, 甲基转移酶对其进行甲酯化, 随后通过囊泡运输的方式运至细胞壁(Ibar和Orellana 2007)。在细胞壁中, 果胶被果胶甲酯酶(pectin methylesterase, PME)去甲酯化(Senechal等2014)。果胶甲酯化程度的改变影响果胶及其与其他细胞壁组分之间的交联, 从而影响细胞壁的机械强度、流动性等性质(Burton等2010)。在细胞生长、器官发生等过程中, 果胶的甲酯化/去甲酯化受到严格的调控。

BRs信号通路在促进植物生长、发育等方面具有重要的功能(Belkhadir和Jaillais 2015; Singh和Savaldi-Goldstein 2015)。BRs信号通路的靶基因中, 有许多与细胞壁合成和重塑相关的基因, 其中就包括一些*PME*基因(Sun等2010; Yu等2011)。Herman等人发现当过表达一个果胶甲酯酶抑制剂(pectin methylesterase inhibitor, PMEI)基因时, 会引起根卷曲等一系列生长发育的表型(Wolf等2012)。他们在筛选回复突变体时发现BRs受体基因*BRI1* (*brassinosteroid insensitive 1*)的弱突变和类受体蛋白(receptor-like protein 44, RLP44)基因的突变都能恢复*PMEI*过表达的表型。进一步研究发现RLP44通过与BRI1的共受体BAK1发生直接的相互作用而影响BRs信号通路。在*PMEI*过表达植株中, RLP44胞内域的磷酸化水平降低, 暗示细胞壁的改变会影响RLP44的信号转导(Wolf等2014)。因此, 作者提出了这样一种可能性: 正常情况下, BRs通过诱导*PME*等细胞壁相关基因的表达, 促进细胞壁的延展性, 使细胞扩展; 当过表达*PMEI*等情况下, 细胞壁的延展受到抑制, RLP44被激活, 使BRs信号上调, 从而形成了一种反馈调节环路(Wolf等2014)。

与THE1等CrRLK1L家族的类受体激酶不同, RLP44并不具有可结合糖类的结构域。RLP44究竟是通过何种机制来感受细胞壁状态的改变还有待进一步研究。

1.3 ANXUR1/2 (ANX1/2)、FERONIA (FER)与花粉管伸长

被子植物受精作用中, 花粉管的伸长和破裂是一个受到严格调控的过程。花粉管顶端细胞壁的松弛、合成和重塑与这个过程密切相关(Chebli等2012)。研究表明, CrRLK1L家族的类受体激酶ANX1/2和FER可能在这一过程中感受细胞壁的状态, 调控花粉管的伸长和破裂。

*ANX1/2*在花粉管顶端的质膜上特异表达。*anx1/2*双突变体的花粉管在没有到达雌配子体时就会提前破裂(Boisson-Dernier等2009; Miyazaki等2009), 而在*ANX1*过表达植株中花粉管伸长受抑制并伴随着细胞壁的过量积累(Boisson-Dernier等2013), 说明ANX1/2调控花粉管伸长过程中细胞壁的合成。此外, 有研究表明ANX1/2可以通过激活质膜定位的NADPH氧化酶RBOHD和RBOHJ来促进活性氧的产生(Boisson-Dernier等2013)。产生的活性氧一方面可能直接促进细胞壁的交联, 另一方面可能通过激活胞内类受体激酶MARIS (MRI)来传递信号(Boisson-Dernier等2015)。

有趣的是, *ANX1/2*的同源基因*FER*只在雌配子体表达而不在雄配子体表达。与*anx1/2*双突变体表型相反, *FER*的突变导致花粉管到达雌配子体后不能正常破裂而是继续生长, 并且往往有多条花粉管同时进入雌配子体, 说明花粉管的破裂也受到*FER*的调控(Huck等2003; Rotman等2003)。最近有研究表明, 受精作用时, 花粉管中会产生钙震荡, 这对于正常受精是必需的, 但在*fer*突变体中, 这种钙震荡消失了, 说明FER可能通过调控花粉管钙信号的产生来发挥功能(Ngo等2014)。

*FER*的表达很广泛, 除了上述受精的表型外, *fer*突变体还表现出根毛生长缺陷、叶柄和下胚轴缩短等细胞生长方面的表型(Boisson-Dernier等2011; Cheung和Wu 2011; Wolf和Hofte 2014)。有研究表明, FER可以通过与鸟苷酸交换因子ROP-GEF互作, 激活小G蛋白ROP2 (Duan等2010)。

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

ROP2再激活NADPH氧化酶RBOHD产生活性氧, 从而影响细胞壁的交联, 调控根毛的生长(Nissen等2016)。

由于FER和ANX1/2都具有CrRLK1L家族特有的malectin结构域, 因此人们曾经预测它们的配体可能是一些含糖的物质, 但是近年来的研究结果表明, 快速碱化因子(rapid alkalinization factor, RALF)家族的小肽可能是CrRLK1L家族的配体。2014年, Haruta等(2014)发现了一个在根中高表达的小肽*RALF1*。外源施加RALF1小肽能够使细胞壁pH升高, 抑制细胞生长, 并使包括FER在内的许多蛋白的磷酸化水平发生变化。*fer*突变体不能响应RALF1, 并且FER的胞外域在体外能够结合RALF1。这些结果均支持在根中RALF1小肽是FER的配体。

最近, 瞿礼嘉课题组研究发现ANX1/2与另外两个花粉管质膜定位的CrRLK1L家族的类受体激酶buddha's paper seal l/2 (BUPS1/2)形成异源受体复合体。*bups1/2*双突变体的花粉管会发生提前破裂, 与*anx1/2*双突变体的表型相似。他们随后发现ANX1/2和BUPS1/2均可以特异地结合由花粉管分泌的两个RALF家族的小肽RALF4和RALF19。花粉管如果缺少这两个小肽也会提前破裂, 出现类似于*anx1/2*和*bups1/2*突变体的表型, 表明花粉管自身分泌的小肽信号RALF4/19被质膜上的BUPS-ANX受体复合体所识别, 在花粉管生长过程中维持花粉管的完整性。他们还鉴定到了另外一个胚囊分泌的小肽RALF34。如果把RALF34小肽施加到花粉管上, 花粉管会在很短时间内迅速发生破裂。一系列的生化实验表明RALF34不仅可以直接与BUPS1/2以及ANX1/2相互作用, 而且可以竞争性取代花粉管分泌出来的小肽信号RALF4/19。由此, 他们提出了这样的一种分子机制: 在花粉管抵达胚囊之前的生长过程中, 花粉管质膜上的BUPS-ANX受体复合体接收到花粉管自己分泌的小肽信号RALF4/19, 维持花粉管细胞的完整性; 当花粉管到达胚囊后, 胚囊分泌的小肽信号RALF34竞争性取代掉原先结合在BUPS-ANX受体复合体上的信号RALF4/19, 从而促使花粉管发生破裂, 释放出精细胞(Ge等2017)。

由于这些实验中所用的RALF小肽并没有糖基化修饰(Haruta等2014; Ge等2017), 因此, CrRLK1L家族通过malectin结构域结合含糖物质的预测似不能成立。那么, CrRLK1L家族共有的malectin结构域的功能究竟是什么? 在不同的生长发育过程中, CrRLK1L家族的类受体激酶是否还存在其他的配体? 这些有趣的问题都有待进一步研究。

1.4 木葡聚糖寡糖与细胞伸长

半纤维素是多种带有支链的杂多糖的统称。木葡聚糖(xyloglucan, XG)、木聚糖(xylan)、葡甘露聚糖(glucomannan)和甘露聚糖(mannan)是含量比较多的几种半纤维素。其中, 木葡聚糖是双子叶植物初生壁主要的半纤维素, 推测它能够与纤维素微纤丝和果胶形成交联, 从而调控细胞壁的延展性(Scheller和Ulvskov 2010)。

上世纪80年代, York等(1984)发现木葡聚糖水解产生的寡糖混合物能够抑制生长素对豌豆幼苗下胚轴伸长的促进作用, 并且很低的作用浓度就有效果。其中的有效成分是XXFG寡糖, 而仅在侧链上有两个取代基差别的XXXG寡糖则没有效果。McDougall和Fry (1988, 1989)随后的一系列实验也证实XXFG寡糖有拮抗生长素的作用, 并且最适浓度为纳摩尔数量级。缺失掉F侧链末尾的岩藻糖或者在X侧链末尾增加一个甘露糖都会导致抑制作用的丧失。这些现象都暗示XXFG寡糖可能作为信号分子调控细胞伸长。但是, 也有研究发现拟南芥木葡聚糖岩藻糖基转移酶*mur2*突变体不能产生含有岩藻糖的木葡聚糖, 但是它的生长发育正常(Vanzin等2002)。因此, 木葡聚糖寡糖是否作为信号分子调控细胞伸长还有待进一步研究。

2 植物细胞壁信号与细胞分化

近年来, 随着细胞壁多糖特异性抗体的开发和原子力显微镜等实验技术的应用, 人们逐渐认识到在细胞分化过程中, 细胞壁的组成、机械性质等发生改变是一种普遍存在的现象。例如, 顶端分生组织分化产生叶原基过程中, 果胶的甲酯化程度发生改变(Peaucelle等2011, 2012); 木质部导管、纤维等细胞发育过程中, 细胞壁由初生壁到次生壁发生明显的改变等(Ohashi-Ito和Fukuda 2010)。近年来的一些研究结果表明细胞壁的种种变化并不只是细胞分化的"结果", 也会反过来调控细胞分化。

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

2.1 果胶去甲酯化与SAM分化

Peaucelle等(2008)研究发现, 在顶端分生组织产生叶原基的过程中, SAM区域的果胶是高度甲酯化的; 当叶原基产生时, 果胶的甲酯化程度降低。过表达*PME*或*PMEI*, 分别导致叶原基的异位产生或缺失, 说明细胞壁果胶的甲酯化状态可能作为叶原基产生的信号。焦雨铃课题组的研究发现, 新产生的叶原基近轴面-远轴面果胶甲酯化程度的差异导致细胞壁机械强度的差异。计算机模拟显示这种差异足以导致近轴面-远轴面极性的建立。通过实验手段改变果胶甲酯化程度, 会导致叶片近轴面-远轴面极性的缺失和极性相关基因表达的改变(Qi等2017), 说明细胞壁果胶甲酯化状态的改变能反馈作用于细胞, 影响叶原基分化。

在此过程中, 细胞壁的状态是如何被感知的? 同样与果胶甲酯化调控有关的RLP44-BRs信号途径是否也参与这一过程? 这些问题还有待进一步研究。

2.2 GGMO寡糖调控导管分化

所有的植物细胞都具有初生壁, 一些特殊类型的细胞如维管组织导管和纤维细胞在细胞伸长停止后, 还会在初生壁和细胞膜之间沉积次生壁。植物激素、CLE小肽等发育和环境信号对导管分化的调控作用已多有报道, 而近年来有研究表明来自细胞壁的半乳葡甘露聚糖寡糖(galactoglucomannan oligosaccharides, GGMOs)也可能作为信号分子调控导管分化。

Benova-Kakosova等(2006)研究发现, 在体外诱导百日草叶肉细胞转分化成导管类似细胞的诱导体系中施加细胞壁半乳葡甘露聚糖的水解产物GGMOs会影响原生/后生导管类似细胞的比例。芯片结果显示, GGMOs处理影响了木质素合成、细胞凋亡相关基因的表达。Richterova-Kucerova等(2012)发现GGMOs处理会使绿豆幼苗根中导管的分化延迟。这些结果表明GGMOs寡糖可能调控导管分化。我们实验室在前期的研究工作中发现了一个杨树发育中的木质部特异性表达的内切甘露聚糖酶PtrMAN6, 它能水解细胞壁产生GGMOs寡糖。过表达*PtrMAN6*或者用GGMOs寡糖处理会抑制木质部细胞次生壁的产生, 促进导管的扩展; 而抑制*PtrMAN6*则会产生相反的表型。这是首次在植物体内证实寡糖分子可以调控细胞壁形成的实验证据, 说明在导管分化过程中, GGMOs寡糖可能作为信号分子协调细胞的扩展和次生壁加厚(Zhao等2013)。最近, 我们以拟南芥为研究系统, 对细胞壁伸展与加厚的协同机制开展遗传分析。研究结果表明, 拟南芥的内切甘露聚糖酶AtMAN6通过水解细胞壁甘露聚糖, 导致细胞壁伸展从而使细胞得以伸长增大, 同时通过水解作用而产生寡糖分子, 在细胞增大的同时, 寡糖分子抑制次生细胞壁的加厚合成。当细胞伸展到一定阶段, *AtMAN6*停止表达, 寡糖分子不能产生, 次生细胞壁合成开始。AtMAN6通过二聚体发挥作用, 这可能是由于二聚体可以催化产生特定大小的寡糖分子作为信号分子起作用(结果待发表)。

这些研究显示, 通过细胞壁松弛过程产生的特异寡糖分子, 可能作为信号分子调控次生细胞壁的形成。该特异寡糖分子的结构还有待解析。同时, 它是如何被细胞所识别的? 又是通过什么样的信号传导通路, 实现对次生细胞壁合成的调控? 这些问题还有待进一步研究。

3 植物细胞壁信号与免疫反应

作为植物细胞与外界环境之间的“屏障”, 细胞壁在植物受到病原菌入侵、机械损伤等生物和非生物胁迫时, 往往首当其冲受到破坏。越来越多的研究表明, 这些过程中细胞壁的降解产物可能作为损伤相关的分子模式(damage-associated molecular patterns, DAMPs)引起植物的免疫反应。果胶寡糖——寡聚半乳糖醛酸(oligogalacturonides, OGAs)就是其中的一种(Ferrari等2013)。

早在上世纪80年代, 有研究者就发现用细胞壁的水解产物处理大豆, 会使大豆产生植物抗毒素等免疫相关物质。经过研究, 人们发现有效成分中含有α-1,4-糖苷键连接的半乳糖醛酸分子(Hahn等1981; Nothnagel等1983)。后续大量研究结果证实商业化同聚半乳糖醛酸的水解产物或者人工合成的十几个糖的OGAs都有引起植物免疫反应的作用(Ferrari等2013)。现在人们普遍认为植物受到病原菌入侵或者机械损伤时, 细胞壁果胶被降解, 产生的OGAs等被细胞所识别引起植物的免疫反应(Ferrari等2013)。

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

近年来的研究表明, 细胞壁关联蛋白激酶(wall-associated kinases, WAKs)可能是OGAs的受体(Kohorn和Kohorn 2012)。WAKs是一类质膜定位的类受体蛋白激酶, 胞外域含有表皮生长因子重复序列(He等1999)。WAKs最初引起人们的注意是由于它能与细胞壁紧密结合(He等1996)。后来的研究发现, 在钙离子存在的情况下, AtWAK1的胞外域能够结合果胶及其水解产物OGAs (Decreux和Messiaen 2005; Decreux等2006)。拟南芥基因组中有5个*WAK*基因, 单个基因的突变并不影响拟南芥对OGAs信号的响应。由于这几个基因在染色体上紧密连锁, 无法通过传统的杂交手段获得多突变体(Verica等2003)。因此, Brutus等(2010)采用了嵌合受体的方法来研究WAK是否可以响应OGAs信号。他们发现, 当用OGAs处理AtWAK1的胞外域时, 能够激活嵌合的elf18的受体EFR的胞内域, 引起EFR下游的反应; 当用elf18处理EFR的胞外域时, 也能引起AtWAK1胞内域的激活和免疫反应的产生, 说明AtWAK1确实能够响应胞外OGAs信号, 引起免疫反应的产生。

人们通过比较OGAs和细菌鞭毛蛋白flg22处理后的基因表达谱, 发现它们调控的基因很多是重叠的, 并且, OGAs和flg22都能在短时间内引起促分裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK) MPK3和MPK6的磷酸化, 说明OGAs可能通过与flg22类似的信号通路来引起免疫反应的产生(Denoux等2008)。

除了介导免疫反应, WAKs对细胞伸长等方面也有调控作用(Lally等2001; Wagner和Kohorn 2001)。有研究报道, 除了OGAs, WAKs也能结合果胶, 但是对前者的亲和力高于后者(Decreux和Messiaen 2005; Decreux等2006)。*PME3*的突变能够恢复*AtWAK2*显性突变生长缺陷的表型, 这些结果暗示WAKs可能通过结合果胶调控细胞生长(Kohorn等2014)。那么, WAKs是如何同时介导细胞生长和免疫反应的呢? Kohorn和Kohorn (2012)提出了一种可能的解释: 在正常情况下, WAKs结合果胶, 感受细胞壁的状态, 调控细胞生长; 在病原菌入侵等胁迫情况下, 果胶降解产生的OGAs竞争性结合WAKs, 引起免疫反应, 抑制细胞生长。但是这个模型的正确性还有待进一步验证。

4 总结和展望

在植物细胞生长、分化和免疫反应等过程中, 细胞壁状态的改变能够通过一定的机制被细胞所识别, 引起相应的反应。虽然具体的作用机制不尽相同, 但是它们都包括细胞壁信号的产生、信号的识别和下游信号通路三部分。因此, 我们从这三方面对目前发现的植物细胞壁信号途径加以总结(图1)。

4.1 植物细胞壁信号的产生

植物细胞生长发育时, 细胞体积的扩展需要松弛和重塑细胞壁。植物细胞受到机械损伤、微生物入侵时, 细胞壁也会受到破坏。在这些过程中, 细胞壁信号的来源可能有以下三类(图1): 一是细胞壁降解产生的寡糖等物质。前文提到的OGAs寡糖、GGMOs寡糖等就属于此类。二是细胞壁结构的改变可能使一些结合位点暴露出来, 被细胞所识别(Wolf 2017)。此外, 细胞壁本身机械强度、张力等性质的改变也可能直接作为信号被细胞感知(Kurusu等2013; Monshausen和Haswell 2013)。例如, 有研究表明张力激活钙离子通道mid1-complementing activity 1 (MCA1)就参与了细胞对isoxaben处理引起的细胞壁损伤的感应(Denness等2011)。

4.2 植物细胞壁信号受体

细胞壁信号产生后, 需要被膜上的受体识别, 才能将信号传递到细胞内。类受体蛋白激酶(receptor-like protein kinases, RLKs)是植物细胞所特有的一类蛋白, 它们具有跨膜域、胞外域和胞内激酶域, 胞外域与配体的结合引起胞内激酶域的激活, 从而将信号传递到细胞内(Shiu和Bleecker 2001)。除了上面提到的CrRLK1L、WAKs和RLP44等类受体激酶以外, 其他家族的RLK也可能作为受体介导细胞壁信号的转导。例如, lectin家族的RLK可以通过RGD结构域介导质膜和细胞壁的联接(Gouget等2006), 它们的功能是否也与细胞壁信号有关, 值得探索。另外, formin homology 1 (FH1)与动物细胞整联蛋白(integrin)类似, 能够同时结合细胞壁和细胞骨架, 因此, 有可能通过感受胞外细胞壁的变化, 影响细胞骨架, 引起胞内反应(Martiniere等2011) (图1)。

植物基因组中编码了大量的*RLK*基因, 目前绝大部分是功能未知的。对它们的研究有可能发

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

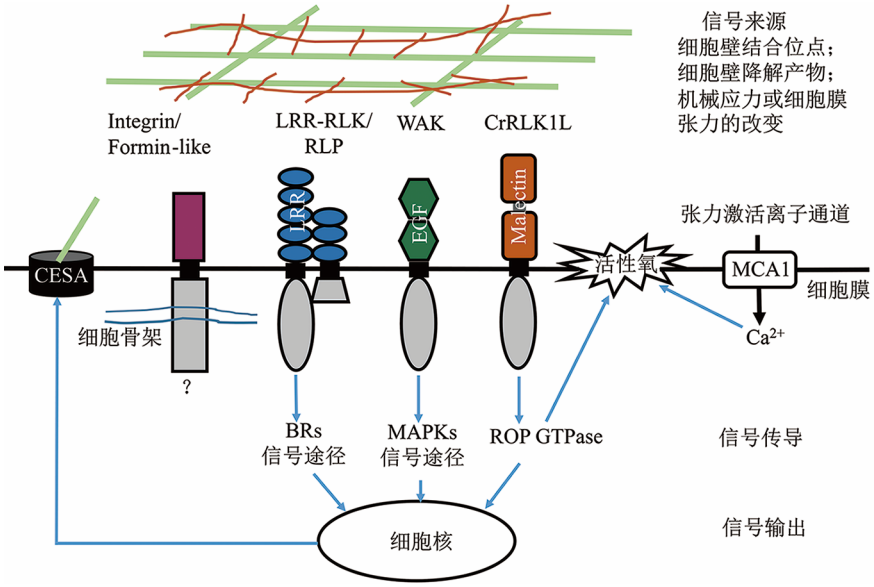

图1 植物细胞壁信号途径

Fig.1 Plant cell wall signaling pathway

参照Wolf (2017)文献修改。CESA: 纤维素合酶复合体; Integrin/Formin-like: 整联蛋白类似蛋白激酶; LRR-RLK: 富含亮氨酸重复序列的类受体蛋白激酶; RLP: 类受体蛋白; WAK: 细胞壁关联蛋白激酶; CrRLK1L: *Catharanthus roseus* receptor-like kinase 1-like类受体蛋白激酶; EGF: 表皮生长因子序列; MCA1: 张力激活钙离子通道mid1-complementing activity 1; BRs: 油菜素内酯; MAPKs: 促分裂原活化蛋白激酶; ROP GTPase: 小G蛋白。

现新的细胞壁信号组分, 加深我们对于细胞壁功能的认识。

4.3 植物细胞壁下游信号通路

通过前文我们可以发现THE1、FER、ANX1/2等CrRLK1家族的RLK是通过小G蛋白-NADPH氧化酶-ROS信号通路来行使功能, RLP44通过激活BRs信号通路来行使功能, 而WAKs则可能通过下游的MAPK信号级联网络来行使功能(图1)。那么, 这些细胞壁信号受体下游信号通路有没有交叉? 除此之外, 还有没有其他的信号转导通路? 这些问题都有待进一步探索。

细胞壁是植物细胞的特征性结构, 传统知识认为细胞壁是一种没有活性的细胞结构, 近年来的研究表明, 细胞壁可能是一种具有活性和动态变化的“细胞器”, 可以感知环境和发育信号, 或者产生一些信号分子, 在细胞生长、分化和免疫反应等过程中发挥重要作用。对于细胞壁信号的研究, 将加深我们对于植物生长发育、环境适应机制的了解, 具有十分重要的科学和应用价值。

参考文献(References)

Belkhadir Y, Jaillais Y (2015). The molecular circuitry of brassinosteroid signaling. New Phytol, 206 (2): 522–540

Benova-Kakosova A, Digonnet C, Goubet F, et al (2006). Galactoglucomannans increase cell population density and alter the protoxylem/metaxylem tracheary element ratio in xylogenic cultures of zinnia. Plant Physiol, 142 (2): 696–709

Boisson-Dernier A, Franck CM, Lituiev DS, et al (2015). Receptor-like cytoplasmic kinase MARIS functions downstream of CrRLK1L-dependent signaling during tip growth. Proc Natl Acad Sci USA, 112 (39): 12211–12216

Boisson-Dernier A, Kessler SA, Grossniklaus U (2011). The walls have ears: the role of plant CrRLK1Ls in sensing and transducing extracellular signals. J Exp Bot, 62 (5): 1581–1591

Boisson-Dernier A, Lituiev DS, Nestorova A, et al (2013). ANXUR receptor-like kinases coordinate cell wall integrity with growth at the pollen tube tip via NADPH oxidases. PLoS Biol, 11 (11): e1001719

Boisson-Dernier A, Roy S, Kritsas K, et al (2009). Disruption of the pollen-expressed *FERONIA* homologs *ANXUR1* and *ANXUR2* triggers pollen tube discharge. Development, 136 (19): 3279–3288

Brutus A, Sicilia F, Macone A, et al (2010). A domain swap approach reveals a role of the plant wall-associated kinase 1 (WAK1) as a receptor of oligogalacturonides. Proc Natl Acad Sci USA, 107 (20): 9452–9457

Burton RA, Gidley MJ, Fincher GB (2010). Heterogeneity in

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

the chemistry, structure and function of plant cell walls. Nat Chem Biol, 6 (10): 724–732

Chebli Y, Kaneda M, Zerzour R, et al (2012). The cell wall of the *Arabidopsis* pollen tube-spatial distribution, recycling, and network formation of polysaccharides. Plant Physiol, 160 (4): 1940–1955

Cheung AY, Wu HM (2011). THESEUS 1, FERONIA and relatives: a family of cell wall-sensing receptor kinases? Curr Opin Plant Biol, 14 (6): 632–641

Decreux A, Messiaen J (2005). Wall-associated kinase WAK1 interacts with cell wall pectins in a calcium-induced conformation. Plant Cell Physiol, 46 (2): 268–278

Decreux A, Thomas A, Spies B, et al (2006). *In vitro* characterization of the homogalacturonan-binding domain of the wall-associated kinase WAK1 using site-directed mutagenesis. Phytochemistry, 67 (11): 1068–1079

Denness L, McKenna JF, Segonzac C, et al (2011). Cell wall damage-induced lignin biosynthesis is regulated by a reactive oxygen species- and jasmonic acid-dependent process in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 156 (3): 1364–1374

Denoux C, Galletti R, Mammarella N, et al (2008). Activation of defense response pathways by OGs and Flg22 elicitors in *Arabidopsis* seedlings. Mol Plant, 1 (3): 423–445

Duan QH, Kita D, Li C, et al (2010). FERONIA receptor-like kinase regulates RHO GTPase signaling of root hair development. Proc Natl Acad Sci USA, 107 (41): 17821–17826

Ferrari S, Savatin DV, Sicilia F, et al (2013). Oligogalacturonides: plant damage-associated molecular patterns and regulators of growth and development. Front Plant Sci, 4: 49

Ge Z, Bergonci T, Zhao Y, et al (2017). *Arabidopsis* pollen tube integrity and sperm release are regulated by RALF-mediated signaling. Science, 358 (6370): 1596–1600

Gouget A, Senchou V, Govers F, et al (2006). Lectin receptor kinases participate in protein-protein interactions to mediate plasma membrane-cell wall adhesions in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 140 (1): 81–90

Hahn MG, Darvill AG, Albersheim P (1981). Host-pathogen interactions. XIX. The endogenous elicitor, a fragment of a plant-cell wall polysaccharide that elicits phytoalexin accumulation in soybeans. Plant Physiol, 68 (5): 1161–1169

Hamann T (2015). The plant cell wall integrity maintenance mechanism-concepts for organization and mode of action. Plant Cell Physiol, 56 (2): 215–223

Haruta M, Sabat G, Stecker K, et al (2014). A peptide hormone and its receptor protein kinase regulate plant cell expansion. Science, 343 (6169): 408–411

He ZH, Cheeseman I, He DZ, et al (1999). A cluster of five cell wall-associated receptor kinase genes, *Wak1-5*, are expressed in specific organs of *Arabidopsis*. Plant Mol Biol, 39 (6): 1189–1196

He ZH, Fujiki M, Kohorn BD (1996). A cell wall-associated, receptor-like protein kinase. J Biol Chem, 271 (33): 19789–19793

Hematy K, Sado PE, Van Tuinen A, et al (2007). A receptor-like kinase mediates the response of *Arabidopsis* cells to the inhibition of cellulose synthesis. Curr Biol, 17 (11): 922–931

Huang C, Li LG (2016). Research progress on regulation of plant secondary cell wall thickening. Plant Physiol J, 52 (1): 8–18 (in Chinese with English abstract) [黄成, 李来庚(2016). 植物次生细胞壁加厚调控研究进展. 植物生理学报, 52 (1): 8–18]

Huck N, Moore JM, Federer M, et al (2003). The *Arabidopsis* mutant *feronia* disrupts the female gametophytic control of pollen tube reception. Development, 130 (10): 2149–2159

Ibar C, Orellana A (2007). The import of *S*-adenosylmethionine into the golgi apparatus is required for the methylation of homogalacturonan. Plant Physiol, 145 (2): 504–512

Kohorn BD, Kohorn SL (2012). The cell wall-associated kinases, WAKs, as pectin receptors. Front Plant Sci, 3: 88

Kohorn BD, Kohorn SL, Saba NJ, et al (2014). Requirement for pectin methyl esterase and preference for fragmented over native pectins for wall-associated kinase-activated, EDS1/PAD4-dependent stress response in *Arabidopsis*. J Biol Chem, 289 (27): 18978–18986

Kurusu T, Kuchitsu K, Nakano M, et al (2013). Plant mechanosensing and Ca^{2+} transport. Trends Plant Sci, 18 (4): 227–233

Lally D, Ingmire P, Tong HY, et al (2001). Antisense expression of a cell wall-associated protein kinase, WAK4, inhibits cell elongation and alters morphology. Plant Cell, 13 (6): 1317–1331

Martiniere 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

Mcdougall GJ, Fry SC (1988). Inhibition of auxin-stimulated growth of pea stem segments by a specific nonasaccharide of xyloglucan. Planta, 175 (3): 412–416

Mcdougall GJ, Fry SC (1989). Structure-activity-relationships for xyloglucan oligosaccharides with antiauxin activity. Plant Physiol, 89 (3): 883–887

Miyazaki S, Murata T, Sakurai-Ozato N, et al (2009). *ANXUR1* and *2*, sister genes to *FERONIA/SIRENE*, are male factors for coordinated fertilization. Curr Biol, 19 (15): 1327–1331

Mohnen D (2008). Pectin structure and biosynthesis. Curr Opin Plant Biol, 11 (3): 266–277

Monniaux M, Hay A (2016). Cells, walls, and endless forms.

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Curr Opin Plant Biol, 34: 114–121
Monshausen GB, Haswell ES (2013). A force of nature: molecular mechanisms of mechanoperception in plants. J Exp Bot, 64 (15): 4663–4680
Ngo QA, Vogler H, Lituiev DS, et al (2014). A calcium dialog mediated by the FERONIA signal transduction pathway controls plant sperm delivery. Dev Cell, 29 (4): 491–500
Nissen KS, Willats WGT, Malinovsky FG (2016). Understanding CrRLK1L function: cell walls and growth control. Trends Plant Sci, 21 (6): 516–527
Nothnagel EA, Mcneil M, Albersheim P, et al (1983). Host-pathogen interactions. XXII. A galacturonic acid oligosaccharide from plant-cell walls elicits phytoalexins. Plant Physiol, 71 (4): 916–926
Ohashi-Ito K, Fukuda H (2010). Transcriptional regulation of vascular cell fates. Curr Opin Plant Biol, 13 (6): 670–676
Peaucelle A, Braybrook S, Hofte H (2012). Cell wall mechanics and growth control in plants: the role of pectins revisited. Front Plant Sci, 3: 121
Peaucelle A, Braybrook SA, Le Guillou L, et al (2011). Pectin-induced changes in cell wall mechanics underlie organ initiation in *Arabidopsis*. Curr Biol, 21 (20): 1720–1726
Peaucelle A, Louvet R, Johansen JN, et al (2008). *Arabidopsis* phyllotaxis is controlled by the methyl-esterification status of cell-wall pectins. Curr Biol, 18 (24): 1943–1948
Qi JY, Wu BB, Feng SL, et al (2017). Mechanical regulation of organ asymmetry in leaves. Nat Plants, 3 (9): 724–733
Richterova-Kucerova D, Kollarova K, Zelko I, et al (2012). How do galactoglucomannan oligosaccharides regulate cell growth in epidermal and cortical tissues of mung bean seedlings? Plant Physiol Biochem, 57: 154–158
Rotman N, Rozier F, Boavida L, et al (2003). Female control of male gamete delivery during fertilization in *Arabidopsis thaliana*. Curr Biol, 13 (5): 432–436
Schallus T, Jaeckh C, Feher K, et al (2008). Malectin: a novel carbohydrate-binding protein of the endoplasmic reticulum and a candidate player in the early steps of protein *N*-glycosylation. Mol Biol Cell, 19 (8): 3404–3414
Scheller HV, Ulvskov P (2010). Hemicelluloses. Annu Rev Plant Biol, 61: 263–289
Senechal F, Wattier C, Rusterucci C, et al (2014). Homogalacturonan-modifying enzymes: structure, expression, and roles in plants. J Exp Bot, 65 (18): 5125–5160
Shiu SH, Bleecker AB (2001). Plant receptor-like kinase gene family: diversity, function, and signaling. Sci STKE, 2001 (113): re22
Singh AP, Savaldi-Goldstein S (2015). Growth control: brassinosteroid activity gets context. J Exp Bot, 66 (4): 1123–1132
Sun Y, Fan XY, Cao DM, et al (2010). Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis*. Dev Cell, 19 (5): 765–777
Tenhaken R (2015). Cell wall remodeling under abiotic stress. Front Plant Sci, 5: 771
Vanzin GF, Madson M, Carpita NC, et al (2002). The *mur2* mutant of *Arabidopsis thaliana* lacks fucosylated xyloglucan because of a lesion in fucosyltransferase AtFUT1. Proc Natl Acad Sci USA, 99 (5): 3340–3345
Verica JA, Chae L, Tong HY, et al (2003). Tissue-specific and developmentally regulated expression of a cluster of tandemly arrayed cell wall-associated kinase-like kinase genes in *Arabidopsis*. Plant Physiol, 133 (4): 1732–1746
Voxeur A, Hofte H (2016). Cell wall integrity signaling in plants: “to grow or not to grow that’s the question”. Glycobiology, 26 (9): 950–960
Wagner TA, Kohorn BD (2001). Wall-associated kinases are expressed throughout plant development and are required for cell expansion. Plant Cell, 13 (2): 303–318
Wolf S (2017). Plant cell wall signalling and receptor-like kinases. Biochem J, 474: 471–492
Wolf S, Hofte H (2014). Growth control: a saga of cell walls, ROS, and peptide receptors. Plant Cell, 26 (5): 1848–1856
Wolf S, Mravec J, Greiner S, et al (2012). Plant cell wall homeostasis is mediated by brassinosteroid feedback signaling. Curr Biol, 22 (18): 1732–1737
Wolf S, van der Does D, Ladwig F, et al (2014). A receptor-like protein mediates the response to pectin modification by activating brassinosteroid signaling. Proc Natl Acad Sci USA, 111 (42): 15261–15266
Yu XF, Li L, Zola J, et al (2011). A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of *BESI* target genes in *Arabidopsis thaliana*. Plant J, 65 (4): 634–646
Zhao YJ, Li LG (2011). Plant cell wall loosening factors. Plant Physiol J, 47 (10): 925–935 (in Chinese with English abstract) [赵运军, 李来庚(2011). 植物细胞壁松弛因子. 植物生理学报, 47 (10): 925–935]
Zhao YJ, Song DL, Sun JY, et al (2013). *Populus* endo-beta-mannanase PtrMAN6 plays a role in coordinating cell wall remodeling with suppression of secondary wall thickening through generation of oligosaccharide signals. Plant J, 74 (3): 473–485
Zhu XB, Zhang GF, Chen P (2017). Research progress in the transcriptional regulation of secondary cell wall thickening. Plant Physiol J, 53 (9): 1598–1608 (in Chinese with English abstract) [朱晓博, 张贵粉, 陈鹏(2017). 植物次生细胞壁加厚过程的转录调控. 植物生理学报, 53 (9): 1598–1608]

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Research progress of the plant cell wall signaling

ZHANG Rui, LI Lai-Geng*

State Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China

Abstract: The cell wall is unique characteristic of plant cells. Historically, the plant cell wall has been viewed as an inert extracellular structure. In recent years, some studies have shown that plant cell wall can change dynamically in response to developmental and environmental signals and produce some signaling molecules, playing an important role in plant cell growth, differentiation and defense response. This review summarizes the recent research progress of the plant cell wall signaling.

Key words: cell wall signaling; cell growth; cell differentiation; defense response

Received 2018-03-14 Accepted 2018-05-21

This research was supported by the Ministry of Science and Technology of China (2016YFD0600104) and the National Nature Science Foundation of China (31630014).

*Corresponding author (lgli@sibs.ac.cn).

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net