



植物细胞壁形成及在非生物胁迫中的作用

杨帅^{1,2}, 高尚珠^{1,2}, 卢晗^{1,2}, 詹亚光^{1,2}, 曾凡锁^{1,2,*}

¹林木遗传育种国家重点实验室(东北林业大学), 哈尔滨150040

²东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨150040

*通信作者(zeng@nefu.edu.cn)

摘要: 植物细胞壁是一种天然的纳米结构, 由纤维素、果胶、半纤维素、木质素和少量蛋白质等多种生物大分子构成。近年来, 随着植物功能基因组学和成像技术不断发展, 细胞壁的生物合成、组装、重塑及其在非生物胁迫下的功能得到了更深入的理解。植物生长会受到各种环境因素的影响, 主要包括高盐、高温、冷冻、干旱、重金属离子等非生物胁迫作用。根据现有研究, 本文综述了植物细胞壁的结构组成以及各组分合成及调控所涉及的关键酶和转录因子, 探讨了这些非生物胁迫如何调控细胞壁各组分含量及改变细胞壁结构, 从而影响细胞壁的机械特性以及细胞壁在胁迫中的信号反应; 最后, 对细胞壁发育和逆境适应机制研究趋势进行了展望。

关键词: 细胞壁; 非生物胁迫; 纤维素; 木质素; 果胶

Plant cell wall development and its function in abiotic stress

YANG Shuai^{1,2}, GAO Shangzhu^{1,2}, LU Han^{1,2}, ZHAN Yaguang^{1,2}, ZENG Fansuo^{1,2,*}

¹State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

²College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

*Corresponding author (zeng@nefu.edu.cn)

Abstract: Plant cell wall is a kind of natural nanostructure, which is composed of cellulose, pectin, hemicellulose, lignin, and a little protein. In recent years, with the continuous development of plant functional genomics and imaging technology, cell wall biosynthesis, assembly and remodeling, and the function under abiotic stress have been further understood. Plant growth will be affected by various environmental factors, including high salt, high temperature, freezing, drought, heavy metal ions, and other abiotic stresses. Based on existing research, this article reviews the structure of plant cell walls, the synthesis of each component, and key enzymes and transcription factors involved in the regulation. We also discuss how these abiotic stresses regulate the content and changes of cell wall components. The structure of the cell wall affects the mechanical properties of the cell wall and the signal response of the cell wall under stress. Finally, the research trends of cell wall development and adversity adaptation mechanisms are prospected.

Key words: cell wall; abiotic stress; cellulose; lignin; pectin

植物细胞壁是地球上最丰富的可再生资源之一, 具有极高的使用价值, 能够作为生物燃料、工业原料以及纺织和造纸的原材料(Paul和Keegstra 2010)。细胞壁的组成和结构在植物生长发育的各

个阶段以及植物不同组织、器官, 甚至同一组织的

收稿 2022-11-05 修定 2023-02-10
资助 国家自然科学基金(31870588和32271903)和中央高校基本科研业务费(2572021DT06)。

不同细胞中都是动态的, 这为植物细胞应对各种胁迫提供了天然保护。植物细胞壁的组成是影响其功能的关键, 因此鉴定细胞壁各组分并解析其生物合成所需的关键酶是揭示其结构和功能的重要途径。

非生物因素是环境中决定植物分布和生产力的基本组成部分。在自然界中, 植物不断受到不利的非生物环境条件的挑战, 例如干旱、高温、寒冷、土壤中过量的盐分或有毒金属。细胞壁作为细胞与外界环境的边界, 通过感知非生物胁迫, 将胁迫信号传递到质膜, 引起细胞质中Ca²⁺、活性氧(reactive oxygen species, ROS)信号和脱落酸(abscisic acid, ABA)等激素水平的变化以及相关蛋白磷酸化, 还通过转录和翻译水平调控细胞壁各组分合成酶基因表达来适应非生物胁迫。因此, 理解植物如何感知胁迫信号并适应不利的环境条件, 深入探究植物细胞壁发育及在非生物胁迫中的功能对植物遗传改良至关重要。

1 细胞壁基本结构

植物细胞壁从形态学角度可以分为初生细胞壁(primary cell wall, PCW)、胞间层(middle lamella, ML)和次生细胞壁(secondary cell wall, SCW)。初生细胞壁是由纤维素(cellulose)、半纤维素(hemicellulose)、果胶(pectin)和少量结构蛋白组成的三维动态网络(图1)。纤维素微纤丝是细胞壁的主要

承重成分, 它们的排列方式决定了细胞的生长方向(Lampugnani等2018)。半纤维素约占细胞壁含量的1/3, 广泛用于工业如食品添加剂和医药领域(Paully等2013)。果胶主要存在于初生细胞壁和胞间层, 具有软化粘合细胞组织、抵抗重金属离子胁迫等作用(Atmodjo等2013)。细胞壁结构蛋白主要包括富含甘氨酸蛋白(glycine-rich protein, GRP)、富含脯氨酸蛋白(proline-rich protein, PRP)、伸展蛋白(extensin)和阿拉伯半乳聚糖蛋白(arabinogalactan protein, AGP)。细胞壁结构蛋白含量相比其他组分较低, 与壁中其他成分共价交联, 影响细胞壁的机械性能(Ellis等2010; Lamport等2011; Czolpinska和Rurek 2018)。

植物体中一些特定组织的细胞会在初生细胞壁内侧进一步加厚形成由纤维素、半纤维素、木质素构成的次生壁。植物次生细胞壁主要发生在维管组织管状细胞和纤维细胞中, 为植物提供直立生长所需的机械支撑力, 疏水性木质素通过加固管状分子以抵抗负压, 使植物能够连续高效地运输水分(黄成和李来庚2016)。在植物生长过程中, 植物积累的大部分光合作用产物储存在次生细胞壁中, 这是纤维材料和生物质能源的重要来源(Xu等2022)。

1.1 纤维素

深入了解植物细胞壁的化学和酶溶解的机制对实现纤维素生物质向工业生物燃料经济高效的

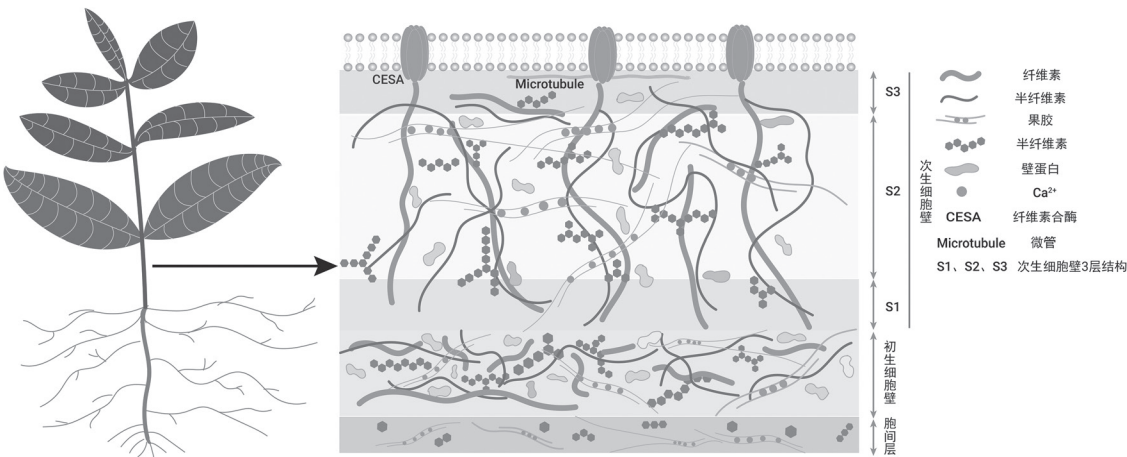


图1 植物细胞壁结构和主要成分
Fig. 1 Plant cell wall structure and major components

转化至关重要。随着成像技术的不断发展,在高分辨率电子显微镜和原子力显微镜观察下,多个葡聚糖链聚合形成直径不一的纤维素微纤丝(Ding等2012),而葡聚糖链是由尿苷二磷酸葡萄糖(UDP-Glc)在纤维素合酶(cellulose synthase, CESA)的催化下通过 β -1,4连接构成。1980年,科学家第一次在冷冻蚀刻电子显微镜下观察发现6个球形蛋白组装成玫瑰花状纤维素合酶复合体(cellulose synthase complexe, CSC) (Mueller和Brown 1980)。在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中,每个CSC由18~36个CESA构成;CESA是一个7次跨膜蛋白,其疏水跨膜区形成跨膜通道。通过拟南芥CESA3的催化结构域的晶体解析表明,其多肽链从N末端到C末端主要包括锌指结构域(zinc finger domain, ZF)、靠近N端的跨膜结构域(TM)、催化核心区T317-G810、核心区两侧的植物特异性保守区、类特异区和近C末端的疏水跨膜区(Qiao等2021)等。CESA蛋白在不同植物中是高度保守的,CESA中的保守序列为DDDQXXRW (X是除脯氨酸外的任意氨基酸,D是天冬氨酸);前两个D负责协调底物UDP-Glc,第三个D负责催化反应;在延伸过程中,QXX-RW基序负责在葡聚糖链末端形成结合位点(Maleki等2016)。

最新的研究表明,CESA的寡聚化对CSC的组装有重要作用。CESA的寡聚化一般形成同源二聚体,同源二聚体进一步构成异源三聚体化的CSC(Qiao等2021),然后由膜泡运输转移至细胞膜发挥作用,负责运输CSC的膜泡是SmaCC (small CESA compartment)或MASC (microtubule-associated cellulose synthase compartment) (Crowell等2009)。CSC沿着皮层微管(CMT)滑动对纤维素的合成至关重要。利用活细胞成像技术发现纤维素合酶和微管的结合是通过纤维素合酶相互作用因子连接的(Li等2012)。新合成的葡聚糖链转化为纤维素微纤丝后从CSC中释放需要膜结合的 β -1,4-葡萄糖内切酶KORRIGAN (KOR)的帮助,并且KOR在纤维素微纤丝组装时可以编辑和监测有缺陷的葡聚糖链(Møhlhøj等2002)。蔗糖合酶(sucrose synthase, SuSy)可为纤维素的合成提供底物UDPG (Gibeau 2000),同时在COBRA-Like家族蛋白编码一种GPI锚定蛋

白的协助下,在纤维素沉积到细胞壁过程发挥重要作用(Ben-Tov等2015)。

在对拟南芥的研究中发现,负责初生壁纤维素合成的基因中,*AtCESA1*、*AtCESA3*、*AtCESA6*是必不可少的,而在次生细胞壁纤维素的合成中,*AtCESA4*、*AtCESA7*、*AtCESA8*发挥主要作用。有研究表明,*AtCESA2*、*AtCESA5*、*AtCESA9*与*AtCESA6*的功能存在冗余,因此它们被归为一个亚家族(Maleki等2016)。

1.2 果胶

果胶是一种富含半乳糖醛酸的酸性多糖,是细胞壁中结构最复杂的聚合物。果胶多糖主要由同型半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)、I型鼠李糖半乳糖醛酸(rhamnogalacturonan I, RG-I)、II型鼠李糖半乳糖醛酸(rhamnogalacturonan II, RG-II)三种类型组成(刘佩佩等2021)。在细胞壁中,近65%的果胶是HG,它是由D-半乳糖醛酸(D-GalA)通过 α -1,4连接形成的同源聚合物。在O-2和O-3位点会发生乙酰化修饰,O-6位点发生甲酯化和去甲酯化修饰,这些修饰会影响HG之间钙桥的形成(Miao等2011)。RG-I由重复的二糖单位[α -D-GalA-(1,2)- α -L-Rha-(1,4)]构成,占果胶含量的20%~35%,其中GalA残基高度乙酰化;RG-II约占果胶含量的10%,是果胶中最复杂的结构(Bethke等2016)。

与纤维素不同,果胶在高尔基体中合成。目前有两种假设模型:连续的糖基转移酶模型和结构域合成模型。连续的糖基转移酶模型认为独立的糖基转移酶连续增加糖残基,在延长的寡糖或聚糖非还原末端合成果胶的主链或侧链;结构域合成模型认为起始酶利用核苷酸糖或脂连接糖合成寡糖或多糖引物,合成的引物在延伸酶作用下延伸以制造果胶聚糖结构域,将合成好的结构域组装为成熟的聚糖,然后经膜泡运输转移到细胞壁中(Atmodjo等2013)。目前两种模型都有证据支持,哪种假设是果胶合成的正确模型抑或两种模型均发挥作用仍存在争议。

果胶的生物合成涉及多种酶。目前研究表明,约65个糖基转移酶(glycosyltransferase, GT)、67个甲基转移酶(methyltransferase, MT)和60个乙酰基转移酶(acetyltransferase, AT)参与到果胶合成的起

始、延长及分支过程。在HG的生物合成中需要GT8家族的半乳糖醛酸转移酶(GAUT1、4、7、8)催化UDP-Gal加到非还原性末端, GAUT的活性需要 Mn^{2+} 催化(Biswal等2018; Czolpinska和Rurek 2018)。RG-I的生物合成中, 主链的形成需要半乳糖醛酸转移酶和鼠李糖基转移酶(RhaT), 同时需要多种半乳糖基转移酶(GalT)和阿拉伯糖基转移酶(AraT)完成侧链的起始和延伸分支。RG-I主链中的大部分或全部GalA在O-2或O-3处发生乙酰化修饰, 大多数鼠李糖(rhamnose, Rha)残基可在O-4处被线性寡糖、支链寡糖或多糖取代(Atmodjo等2013; 刘佩佩等2021)。RG-II的生物合成相对复杂, 由多种糖基转移酶协同完成, 目前对其研究较少; 已确定参与RG-II生物合成的酶有鼠李半乳糖醛酸木糖基转移酶(rhamno galacturonan xylosyltransferase) 1~4 (RG-XT1~4), 具有 α -1,3-木糖基转移酶活性, 能将UDP-Xyl转移到岩藻糖上(刘佩佩等2021)。

1.3 半纤维素

半纤维素占细胞壁总质量的1/3, 主要包括甘露聚糖(mannan)、木葡聚糖(xyloglucan, XyG)、木聚糖(xylan)、混合连接葡聚糖(mixed-linkage glucan)等(Pauly等2013)。初生壁与次生壁的多糖组分不同, 初生壁中以木葡聚糖为主, 而次生壁中木聚糖含量较高(Gigli-Bisceglia等2020)。

木聚糖是次生细胞壁中最丰富的半纤维素, 由 β -1,4连接的木糖骨架构成, 侧链可以发生葡萄糖醛酸化、乙酰化、阿拉伯糖基化等修饰(Keppler和Showalter 2010)。木聚糖合成酶主要来自糖基转移酶43 (GT43), 以及GT47家族的IRX9、IRX10等(Wu等2009, 2010)。XyG包含一个 β -1,4连接形成的葡萄糖基主链, 该主链可以在O-6位点被2或3个 α -D-木糖连续取代形成侧链(Scheller和Ulvskov 2010)。它可以和纤维素微纤维之间交联, 形成具有强大延展性的XyG-纤维素网络, 在初生细胞壁中起负重作用, 也可以与果胶共价连接(Albersheim等2011)。XyG的主链由纤维素合酶样C蛋白家族以及GT34家族、GT47家族等合成(Cocuron等2007; Zabotina等2008; Jensen等2012)。

对某些藻类的研究发现, 植物细胞壁中最古老的半纤维素为甘露聚糖。根据骨架组成和侧链

取代, 甘露聚糖可分为以下几种类型: 由甘露糖残基通过 β -1,4连接的甘露聚糖、侧链为半乳糖的半乳甘露聚糖、主链为葡萄糖和甘露糖通过 β -1,4-连接形成的葡甘露聚糖, 以及带有半乳糖侧链的半乳葡甘露聚糖(Pauly等2013)。甘露聚糖的生物合成由只利用GDP-甘露糖作为底物的CSLA家族的 β -甘露糖合酶(ManS), 以及GT2家族的CSLD2、CSLD3、CSLA7等完成(Verhertbruggen等2011)。

1.4 木质素

木质素是一种复杂的酚类化合物, 可作为增加植物细胞壁强度和疏水性以及抵御病原体攻击的物理屏障, 是地球上仅次于纤维素的第二大生物聚合物。木质素的生物合成通过以底物为苯丙氨酸的苯丙烷代谢途径, 苯丙氨酸的补充则依赖莽草酸途径完成。迄今为止, 已经发现超过35种天然木质素单体, 木质素单体通过氧化聚合形成木质素分子。最主要的3种木质素单体是由对香豆酸衍生的对羟基苯基木质素(*p*-hydroxyphenyl lignin, H-lignin)、松柏醇衍生的愈创木酰基木质素(guaiacyl lignin, G-lignin)和芥子醇衍生的丁香基木质素(syringyl lignin, S-lignin) (Cabane等2012)。

苯丙氨酸解氨酶(PAL)将苯丙氨酸转化为肉桂酸, 然后依次被4-香豆酸:CoA连接酶(4CL)、肉桂酰-CoA还原酶(CCR)和肉桂醇脱氢酶(CAD)还原, 分别生成CoA-硫酯、醛和醇(Mottiar等2016)。木质素中间体的芳香环可以被细胞色素P450羟基化, 这个过程主要由肉桂酸4-羟化酶(C4H)、对香豆酸3-羟化酶(C3H)和阿魏酸5-羟化酶(F5H)催化。产物可以通过O-甲基转移酶, 如咖啡酰辅酶A-O-甲基转移酶(CCoAOMT)和咖啡酸-O-甲基转移酶(COMT)进一步在3-O和5-O位点发生甲基化, 产生各种木质素单体(Vanholme等2019), 底物多样性和网状代谢通路导致不同植物物种和组织之间木质素单体组成的多样性。最近在木质素单体代谢中发现一个支架蛋白, 可能通过促进底物代谢通路来增强酶的催化活性(Gou等2018), 代表了调控木质素含量和特性的一个潜在方法。木质素单体通过一些未确定的转运蛋白被动地输出到质外体(Vermaas等2019)。这些木质素单体通过酯/醚键连接形成疏水聚合物, 再由木质化细胞中被激活的

2008)。细胞壁中的主要结构蛋白的功能总结如表1所示。

2 细胞壁与非生物胁迫反应

随着地球上人口不断增加和由缺水、高盐、温度极端波动等非生物胁迫导致作物和林木生产力下降,当代农林业正面临新的挑战。因此植物非生物胁迫反应近年来得到了广泛关注。植物细胞壁作为植物细胞的关键组成部分,可以对环境变化立即做出反应,因此本文将重点讨论细胞壁在植物非生物胁迫响应中的作用。

非生物胁迫被定义为环境中对植物生长发育产生负面影响的非生物因素,例如干旱、高盐、寒冷、高温和重金属等。非生物胁迫会影响细胞壁各组分含量和结构变化。例如,在多种非生物胁迫中,木质素合成相关基因表达上调,木质素含量增加,细胞壁硬化,从而抵御各种胁迫(Wang等2022)。在盐胁迫期间,钠离子会影响果胶交联,并影响微

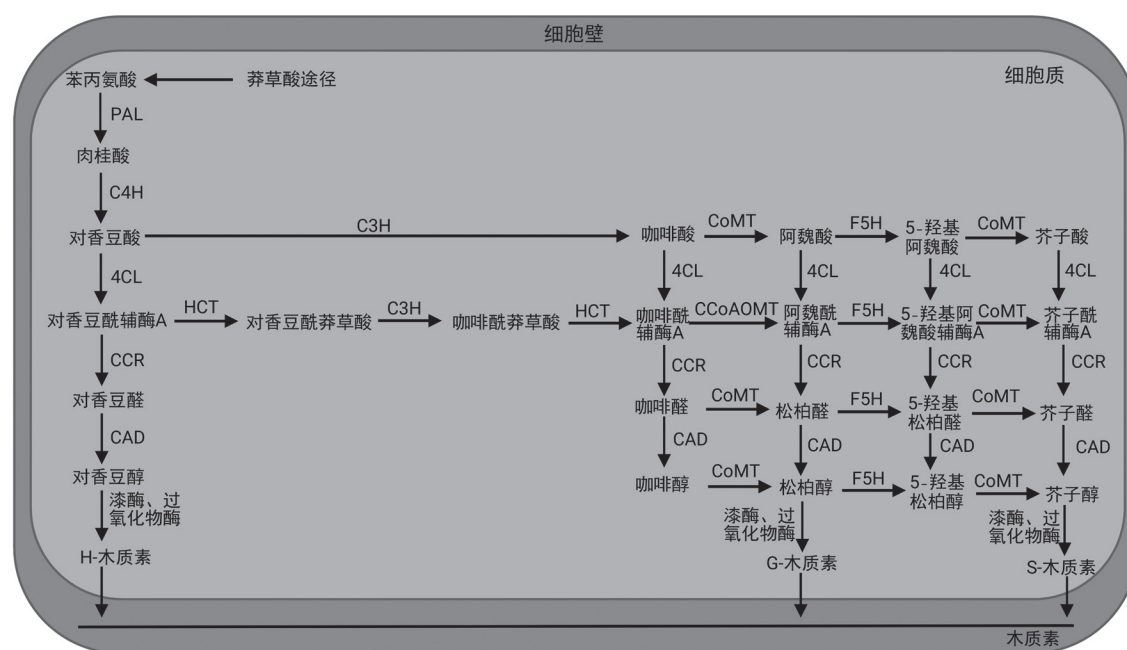


Fig. 2 Phenylpropane pathway mediates lignin biosynthesis

CAD: 肉桂醇脱氢酶; CCR: 肉桂酰辅酶A还原酶; CCoAOMT: 咖啡酰辅酶A-O-甲基转移酶; C3H: 4-香豆酸-3-羟化酶; C4H: 肉桂酸-4-羟化酶; 4CL: 4-香豆酸:CoA连接酶; COMT: 咖啡酸-O-甲基转移酶; F5H: 阿魏酸-5-羟化酶; HCT: 对羟基肉桂酰辅酶A:莽草酸对羟基肉桂酸转移酶; PAL: 苯丙氨酸解氨酶。

表1 细胞壁中主要结构蛋白
Table 1 Main structural proteins of the cell wall

蛋白家族	功能	参考文献
富含脯氨酸蛋白(PRP: At5g09530、At5g14920、AtGASA14)	作为细胞壁基本结构组分,还可以响应激素、受伤、低温以及盐胁迫	Irshad等2008
阿拉伯半乳糖蛋白(AGP/PRP: At1g28290、AtAGP31)	能够调控植物体细胞胚胎发生,参与细胞增殖、细胞程序性死亡、细胞壁加厚、植物激素信号反应和花粉管发育等生物学活动	Feiz等2006; Irshad等2008
富含亮氨酸重复的伸展蛋白(LRX: At1g62440、AtLRX2、At4g13340、At3g24480、AtLRX3、AtLRX4、At4g18670、AtLRX5)	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	Bayer等2006; Irshad等2008; Yu等2011
富含甘氨酸蛋白(GRP: At2g05580)	对细胞壁中其他组分的分布起到支架或粘着作用;植物GRP的表达受到机械损伤的诱导参与损伤修复;结合配体激活下游信号通路	Irshad等2008
扩展蛋白(EXP)	参与细胞壁松动,实现不可逆的延伸,削弱纤维素微纤丝和相关半纤维素之间的非共价键;除了松动细胞壁外,还使细胞壁更容易接触细胞壁降解酶,并且对膨胀驱动的植物细胞生长更敏感	Marowa等2020

括号中登记号均来自NCBI蛋白质数据库(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>)。

管稳定性,使纤维素沉积受到影响。由于这些变化中断了细胞壁和质膜之间的联系,使细胞壁机械特性发生改变,因而影响细胞壁完整性(cell wall integrity, CWI)传感器的功能。位于质膜上的CWI传感器将信号转导到细胞质中,使细胞壁合成基因受到调控,进而维持细胞壁完整性和正常的细胞功能(Liu等2021)。

在非生物胁迫条件下,细胞中活性氧积累、钙信号转导和蛋白质磷酸化是植物响应许多非生物胁迫信号转导的三个主要特征。其中,蛋白激酶和蛋白磷酸酶共同参与蛋白质可逆磷酸化是植物在逆境条件下信号转导的重要方式。目前植物逆境胁迫应答过程中涉及生理代谢与基因表达调控最广泛的蛋白激酶家族主要有钙依赖蛋白激酶(calcium-dependent protein kinase, CDPK)、丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)和蔗糖非发酵相关蛋白激酶(sucrose non-fermenting-related protein kinase, SnRK) (Huang等2012)。植物细胞依靠细胞壁感知所受的胁迫反应,通过质膜(PM)将信号传递到细胞质,进而引发下游事件,最终反馈到质外体。根据现有研究,绘制了植物细胞

响应非生物胁迫中的示意图(图3)。

3 非生物胁迫下细胞壁各组分变化

3.1 纤维素合成对非生物胁迫的响应

纤维素作为细胞壁的核心成分,在非生物胁迫中的作用十分重要。纤维素对非生物胁迫的响应主要通过调控CESA基因表达、调节植物激素和对CSC复合体的组装、转运与定位,以及参与纤维素合成过程中其他酶的调节等。

在盐胁迫下,纤维素的合成会受到影响。有研究表明,在纤维素合酶复合体中纤维素合酶伴侣蛋白(CC蛋白)发挥重要调节作用,CC蛋白的N端与微管结合并促进微管动力学,帮助纤维素合酶在质膜上准确定位;CC1蛋白可以促进盐胁迫下纤维素合成(Kesten等2019),使幼苗在盐胁迫下敏感性降低。植株暴露于盐胁迫后,非典型的微管相关蛋白激酶PHS1可以磷酸化微管蛋白,使微管解聚(Fujita等2013),从而使CSC从PM转移到smaCC/MASC,纤维素合成量减少。盐胁迫消除后,CSC重新填充到质膜,在CC蛋白的CesA相关C端结构域的帮助下,纤维素合成会恢复。拟南芥cc1cc2突变体与野

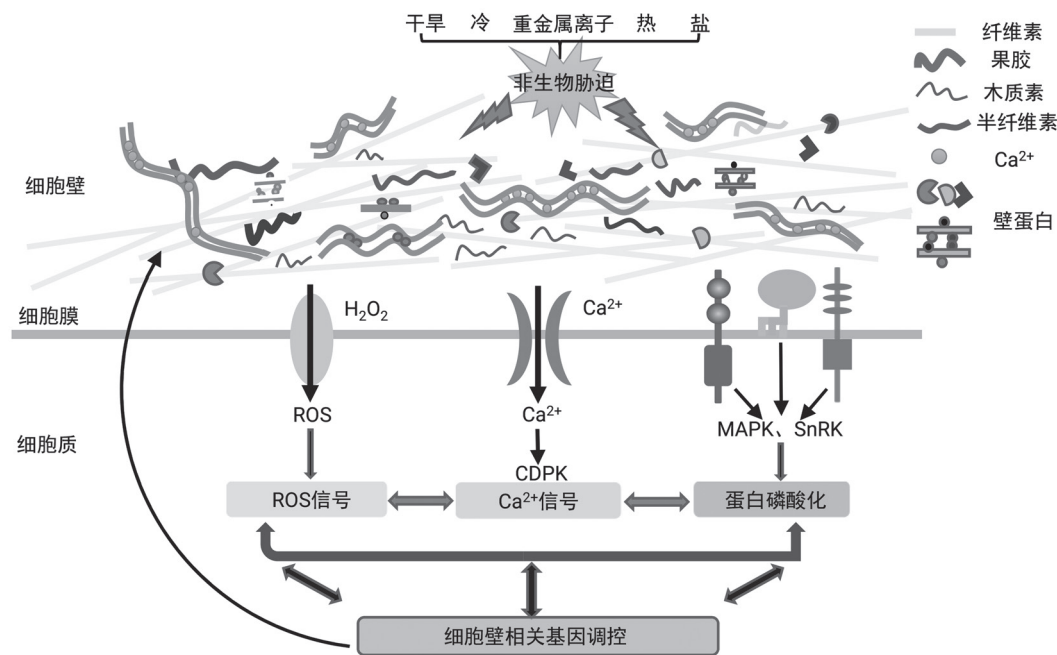


图3 植物细胞壁非生物胁迫反应信号转导

Fig. 3 Plant cell wall signal transduction in response to abiotic stresses

H_2O_2 : 过氧化氢; ROS: 活性氧; CDPK: 钙依赖蛋白激酶; MAPK: 丝裂原活化蛋白激酶; SnRK: 蔗糖非发酵相关蛋白激酶。

生型在正常生长条件下表型没有差别, 但*cc1cc2*幼苗在盐胁迫或渗透胁迫下纤维素含量明显低于野生型, 同时在*cc1cc2*突变体细胞中没有观察到耐压微管阵列, 并且CSC不会重新填充到质膜。*cc1cc2*幼苗在含有纤维素合成抑制剂的平板上生长时显示出明显的生长缺陷, 包括细胞肿胀和下胚轴伸长率降低(Endler等2015)。因此, 上述研究表明CSC复合体的组装、转运与定位对植物适应盐胁迫环境具有一定的调节作用。

此外, 温度的变化也会影响植物代谢和生长速度。例如, 与21°C相比, 拟南芥幼苗在29°C下生长时, 下胚轴伸长速率和质膜中CesA运动的速度都会增加, 这种温度增加使拟南芥结晶纤维素减少, 生长速率降低(Fujita等2011), 表明纤维素合成速率与结晶度之间存在反比关系。一旦温度达到极端值, 植物会做出相应的应激反应, 包括脱落酸和活性氧的产生、 Ca^{2+} 内流以及诱导未折叠蛋白质的产生(Mittler等2012)。温度胁迫除了直接影响纤维素合成外, 还通过影响细胞膜的流动性间接影响纤维素合成。与盐胁迫类似, 低温胁迫会诱导

微管解聚, 这会影响纤维素的合成与沉积, 使细胞壁完整性受损。

此外, 在对棉花干旱胁迫中发现编码蔗糖合酶(sucrose synthase, SuSy)和UDP-葡萄糖焦磷酸化酶(UDP glucose pyrophosphorylase, UGPase)的基因表达水平升高, 使纤维素生物合成和细胞壁强度增加(Ricardi等2014; Zheng等2014)。纤维素合成增加可能是维持细胞壁完整性和细胞膨胀压力的一种手段, 从而使植物在干旱胁迫下生长。

与高盐和温度胁迫相比, 纤维素在重金属胁迫中的研究较少。在水稻中研究发现, 水稻*culm13*突变体是由CESA9的N端的一个错义突变(G101K)引起, CESA9的突变改变了次生细胞壁的结构, 木质部中镉(Cd)的含量降低, 并进一步减少了植物体中Cd的含量。通过透射电子显微镜观察和化学分析显示植物的次生壁厚度略有减小, 纤维素含量降低22%, 除了细胞壁机械强度发生改变, 突变体植株在形态上与野生型植株没有差异(Song等2013)。此外, 过量的铜离子改变了拟南芥根中细胞壁糖的组成和分布, 铜可以提高纤维素、半纤维素和果

胶的含量,使细胞壁增厚,从而阻挡有害重金属离子进入细胞(Gao等2013)。

3.2 果胶合成对非生物胁迫的响应

果胶以高度甲基酯化的形式分泌到细胞壁中,同源半乳糖醛酸(HG)的修饰可能是影响植物胁迫耐受性的重要因素。果胶甲基酯酶(PME)可以降低甲基化程度,果胶的甲基酯化程度对于胁迫响应有重要的调控作用。

将重金属(heavy metal, HM)离子固定在细胞壁中是阻止其在细胞中流动的重要方法之一。果胶因富含大量的羧基基团且解离后带负电荷,能够与金属阳离子结合,因此,果胶的甲基酯化程度会影响植物对HM的耐受性。在铝离子胁迫下, PME的表达量增加,使果胶发生去甲基化,带负电荷的羧基可以结合铝离子,使细胞壁硬化以抵抗铝离子胁迫(贾玉姣等2021)。筛选和选育低吸收Cd的樱桃番茄(*Solanum lycopersicum*)品种对减少人类的Cd摄入量至关重要。果胶在初生细胞壁内带有负电荷,低甲基化果胶使更多的Cd被困在根部。然而,高甲基化果胶会降低Cd的固定并增强Cd向木质部的迁移。在Cd胁迫下,所有参与果胶生物合成的基因在叶中均上调,编码PME的基因过表达,使果胶保持低甲基化状态,从而结合更多Cd。因此,在重金属胁迫下, PME基因高表达对植物获得金属胁迫抗性至关重要(Su等2021)。在冷胁迫下,油菜 PME活性增加,使甲酯化果胶发生去酯化修饰,产生的羧基与细胞外游离的钙离子结合,形成半凝固的凝胶态结构,细胞壁的硬度增加,进而增加了植物对冷胁迫的耐受性(Solecka等2008)。果胶的甲基化程度是影响细胞扩增和根伸长的重要因素,因此细胞壁中果胶的低甲基化程度可能会影响植物生长。研究表明,冷胁迫还会诱导PME的抑制剂PEMI的表达。通过对PEMI的转基因过表达处理发现, PMEI过表达会降低冷胁迫抗性但会增强根的伸长,因此在胁迫条件下,植物个体通过对PME/PMEI的精准调节来获得胁迫抗性和胁迫下生长调控(Chen等2018)。

热胁迫(heat stress, HS)引发PME活性增加并与质外体Ca²⁺相互作用参与细胞壁重塑,这对植物耐热性至关重要。在热胁迫后, PME对高度酯化

的果胶残基进行线性脱甲基酯化,并与Ca²⁺相互作用形成果胶凝胶层,使细胞壁变硬。在非致死性热胁迫期间, PME随机作用于果胶并促进内聚半乳糖醛酸酶的作用,使细胞壁硬度降低,避免质膜从细胞壁脱离,通过质膜中的Ca²⁺可渗透通道使细胞质Ca²⁺瞬时增加,随后诱导钙调蛋白(calmodulin, CaM)依赖性通路激活热胁迫基因表达,因此果胶甲基酯酶在植物热胁迫期间起到重要调节作用(Wu等2018)。

植物对盐胁迫的适应机制研究表明,细胞壁通过组成和结构的改变以适应高盐环境。在拟南芥中研究发现,盐胁迫显著增强了PME31表达, PME-31敲除突变体赋予了种子发芽和发芽后生长对盐胁迫的敏感表型。在响应盐胁迫时,对pme31-2突变体中参与胁迫响应的基因(DREB2A、RD29A和RD29B)定量分析发现,它们的转录水平均低于野生型;盐胁迫可以增加PME31表达水平,使细胞壁硬化以抵抗金属离子渗透到细胞质,增加植株对盐胁迫的抗性(Yan等2018)。这些结果说明PME31正向调节植株对盐胁迫的耐受性。

植物适应干旱胁迫时,果胶与其他细胞壁组分一样都发挥重要的调节作用。外源施加甘露醇处理下,对拟南芥中异位表达杨树(*Populus tomentosa*)果胶甲基酯酶基因PtoPME35的研究发现,与野生型相比转基因植株气孔开放和水分流失受到抑制,表现出更高的耐旱性。气孔关闭作为植物响应干旱胁迫的反应之一,能够使水分蒸发降低,在干旱条件下维持植物的生长发育(Yang等2020)。

3.3 半纤维素合成对非生物胁迫的响应

在全球变暖的背景下,温度变化是一种关键的非生物胁迫,植物必须适应这种胁迫才能多变的环境中生存。高温胁迫下,拟南芥木葡聚糖内转糖激酶/水解酶(xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase, XTH)表达量提高。XTH在细胞伸长停止后增强次生细胞壁沉积和加强初生细胞壁与次生细胞壁之间的连接中发挥作用,这有助于植物适应高温环境(Le Gall等2015)。XTH11、XTH33和XTH29的不同分泌模式可能与其参与特定生理反应的表达量不同有关。多项研究表明,根比其他植物器官对热胁迫更敏感,根中这3个XTH基因的

过度表达可能与它们参与快速热胁迫反应有关(Miedes等2013)。*XTH*的表达量提高后通过增加木葡聚糖的长度来促进细胞壁硬化,并通过加强初生壁和次生壁之间的连接帮助植物适应高温(Schultink等2014)。在根中,干旱胁迫仅影响*XTH11*和*XTH29*的表达;对于幼苗地上部分,*XTH29*在热胁迫4 h后表达量提高,而*XTH33*受热和干旱胁迫显著下调表达。这些结果说明在干旱和热胁迫响应中植物对*XTH*基因的精细调控对植物适应逆境至关重要(De Caroli等2021)。

在冰冻胁迫实验中发现,拟南芥*AtXTH21*基因过表达植株的存活率显著高于野生型,而*xth21*突变体与野生型相比表现出较低的抗冻性和存活率,证明*AtXTH21*可以改善植株的冷冻耐受性(Shi等2014)。另一项研究表明,拟南芥*AtXTH19*在冷胁迫下表现出木葡聚糖水解酶(XEH)活性。XEH是冷适应的且能催化木葡聚糖降解,在4°C时能保持其最大活性的70%,这是所研究的酶(*XTH12*、*13*、*17*、*18*和*19*)中在该温度下的最高活性,这也使其可以在低温胁迫下介导细胞壁重塑,增强对冷胁迫的适应性;*AtXTH19* T-DNA插入突变体表现出耐寒性降低,因此上述实验表明*XTH19*在冷胁迫适应中发挥作用(Takahashi等2021)。

铝毒性是全球酸性土壤作物生产的主要制约因素,铝可以抑制根系生长以及水分和养分的吸收,最终导致作物产量下降。当植物铝中毒时,铝主要与细胞壁中半纤维素结合。通过*XTH31* T-DNA插入突变体植株与野生型在一定浓度Al离子溶液中培养发现,*XTH31*突变体表现出根伸长率降低的表型(Zhu等2012)。在另一研究中,将*XTH31*转入大豆(*Glycine max*)中,在渗透胁迫条件下,转基因大豆比野生型表现出更长的下胚轴和根,表明*XTH31*在渗透抗性中发挥重要作用(Song等2018)。

有研究表明,水稻(*Oryza sativa*)在缺水条件下*XTH*表达量增加。在拟南芥中过量表达辣椒*CaXTH3*,植株叶片严重起皱,表明*CaXTH3*可能参与细胞壁重塑从而加强细胞壁层,这可以帮助植株在干旱胁迫下保护叶肉细胞免受损伤(Le Gall等2015)。以上研究表明,*XTH*对植物抗旱性获得具有重要调节作用。

拟南芥木葡聚糖内转葡萄糖基酶基因*XTH19*和*XTH23*的突变降低了植物的耐盐性。*XTH19*和*XTH23*基因能够影响盐胁迫下侧根发育,*xth23*单突变体的侧根密度降低,对盐的敏感性也比野生型更高;与单突变体相比,*xth19 xth23*双突变体侧根数量更少,盐敏感性更高,相反,*XTH19*或*XTH23*的过表达使侧根密度增加(Xue等2020),因此*XTH*基因参与盐胁迫下侧根发育。

3.4 木质素合成对非生物胁迫的响应

木质素除了作为次生细胞壁的结构外,几乎所有的生物和非生物胁迫都会引起木质素合成发生改变。为了应对不同胁迫条件,木质素合成相关酶被精确调控。

极端干旱和高盐胁迫通常同时发生并诱发渗透胁迫,通过使植物细胞失水来影响植物正常生长,严重胁迫可引发植物死亡。许多研究表明,在干旱胁迫下木质素生物合成得到增强;木质素可以减少植物细胞壁水分的渗透和蒸腾作用,有助于维持细胞渗透平衡和保护膜的完整性(王雪纯2020)。在干旱胁迫下,水稻体外和体内实验证明*OsCCR10*参与H-木质素和G-木质素生物合成,过表达*OsCCR10*的转基因水稻在生长阶段根部木质素含量增加,并表现出更高的耐旱性。利用CRISPR/Cas9介导的*OsCCR10*敲除突变体表现出根木质素含量降低以及耐旱性减弱(Bang等2021)。水曲柳*Fm4CL*基因表达模式的分析表明*Fm4CL-like 1*和*Fm4CL2*基因在木质素合成中发挥作用,*Fm4CL2*通过促进木质素前体松柏醇的合成来调节干旱胁迫下木质素的合成,与野生型相比转基因烟草木质部细胞层数和细胞壁厚度增加。*Fm4CL-like 1*可能还通过减少气孔孔径来降低蒸腾作用,从而抵抗干旱胁迫(Chen等2019, 2020)。这些结果表明*Fm4CL-like 1*和*Fm4CL2*过表达可以增强植物的干旱和渗透胁迫耐受性。

最近研究表明,木质素沉积可能与植物耐盐性有关。在杨树新生幼枝中,转录组分析发现木质素合成基因*PAL*、*CCoAOMT*、*CCR*在盐胁迫下表达量上调,发育中的组织通过改变细胞壁的生物合成来增强胁迫抗性(Hori等2020)。最近在苔藓中发现*BaDBL1*基因参与盐胁迫下木质素合成调节,

从而获得盐胁迫抗性; 将该基因转入拟南芥中, 发现正常条件下*BaDBLI*过表达植株和野生型(WT)的木质素含量没有显著差异。盐胁迫下, *BaDBLI*过表达株系中木质素含量增加。结果表明过表达*BaDBLI*通过激活木质素生物合成相关基因来调节木质素水平, 进而增强盐胁迫耐受性(Liang等2021)。利用二维核磁共振技术(two-dimensional nuclear magnetic resonance, 2D-NMR)研究玉米幼苗在盐胁迫下细胞壁组分含量变化, 发现幼苗根中木质素含量显著增加; 与野生型相比, *COMT1*与*CCoAOMT1*表达量增加, 因此在盐胁迫下木质素含量增加有助于提高植物抗性(Oliveira等2020)。

重金属离子会以多种方式调节木质素生物合成。HM可能会影响质外体的氧化还原状态。当植物暴露于铬离子环境下, 植物体氧化平衡被打破并使木质化程度增加, 还会抑制细胞伸长和植物生长。一些金属离子可以正调节木质素合成酶活性: 铜被证明可以增加漆酶和细胞壁POD活性, 在单木质素合成中发挥作用(Kosakivska等2021)。

3.5 细胞壁蛋白在非生物胁迫中的响应

重金属对植物的毒害作用很大, 因此植物进化出多种防御机制, 如限制对重金属的吸收、对吸入细胞的重金属进行区域化积累或沉淀、诱导防护酶系统活性升高等, 最突出的是重金属胁迫能诱导热休克蛋白(HSP)、几丁质酶、 β -1,3-葡聚糖酶、PRP、GRP等的基因表达(丁宝莲等2001)。PRP和GRP能参与受损细胞壁修复和加固, 这些胁迫蛋白能响应多种重金属胁迫, 也在其他胁迫条件下被诱导表达(丁宝莲等2001)。PRP广泛参与植物生长发育和胁迫反应, 从苹果(*Malus pumila*)基因组中鉴定的*MpPRP*具有组织表达特异性, 并响应不同类型的胁迫。*MpPRP4*和*MpPRP7*在热、干旱、脱落酸、冷和盐胁迫处理下均上调。与WT植物相比, 过表达*MdPRP6*的转基因烟草对高温表现出更高的耐受性, 植株萎蔫程度较低, 电解质渗漏, 丙二醛和活性氧积累较少, 叶绿素含量以及SOD和POD活性较高, 表明*MpPRP6*可能是影响苹果耐热胁迫的关键基因(Zhang等2021)。

富含亮氨酸重复的伸展蛋白(LRX)是细胞壁中一类蛋白质, 包含一个N端富含亮氨酸的重复结

构域(leucine-rich repeat, LRR), 可以与其他蛋白质相互作用; 以及一个C端伸展蛋白结构域, 是交联到细胞壁的结构成分。通过质谱以及免疫共沉淀技术研究发现LRX蛋白通过LRR结构域与RALF-22、RALF23等多肽相互作用, 在盐浓度升高时, Na^+ 和 K^+ 离子可以取代与果胶结合的 Ca^{2+} , 破坏果胶的交联, 而FER可以通过感知果胶交联损伤, 使细胞溶胶中的 Ca^{2+} 快速增加, 从而调节下游细胞事件, 防止细胞损伤(Zhao等2018)。WAK家族成员是被广泛研究的细胞壁“传感器”。通常WAK与细胞壁的果胶网络紧密结合, 是一种跨膜蛋白, 包括胞质侧Ser/Thr激酶结构域和胞外与果胶相互作用的结构域。胞外结构域与果胶的结合需要细胞壁中 Ca^{2+} 诱导形成“蛋壳结构”。WAK是去酯化HG的受体, 去甲基酯化的HG激活MAPK3的活性, 触发防御反应(Kohorn等2009)。有研究表明在盐胁迫和重金属离子胁迫中, *WAK*基因表达量上调, 表明WAK作为感受器, 可能与植物胁迫抗性形成有关(Wu等2020)。AGP是一类细胞壁糖蛋白家族, 在不同植物、不同组织、不同胁迫类型中的研究表明, AGP表达是异质性的, 但是在冷和盐胁迫中, 植物体中大多数AGP表达量上升, 增加的AGP可能有助于细胞壁硬化、增厚及加强细胞间通讯(Mareri等2019)。成束蛋白样阿拉伯半乳糖蛋白(fasciclin-like arabinogalactan-protein, FLA)是AGP的一个亚家族, 作为信号感知和转导的理想候选者, FLA通常具有糖基磷脂酰肌醇(GPI)锚, 能够定位到质膜(Johnson等2003)。FLA4又称盐过度敏感蛋白5 (salt-overly sensitive5, SOS5), SOS5通过与FEI1、FEI2这两种细胞壁富含亮氨酸重复受体样激酶(RLK)相互作用, 影响细胞壁信号反应, 在盐胁迫中通过胁迫信号转导, 使细胞增加渗透胁迫耐受性(Basu等2016)。

细胞壁动力学在胁迫下不断变化, 由各种酶和蛋白质调节。EXP是细胞壁蛋白参与细胞壁修饰的典型例子。与WT相比, 渗透胁迫处理下*Nt-EXP11*过表达植株表现出更强的生长表型, 更快的生长速度, 叶子和节间长度也明显增大。*EXP*基因的过度表达可能会增强细胞壁的柔韧性, 尤其是在盐胁迫下的根部, 避免胁迫引起的损害, 或促进根系保持较高的生长和发育水平, 增加水的利用

效率, 提高植物渗透胁迫耐受性(Marowa等2020)。

4 展望

植物细胞壁结构的阐明是解析其功能的基础。随着基因组学和先进生物技术不断发展, 细胞壁的神秘面纱逐渐被揭开。特别是近年来, CRISPR/Cas9技术、原子力显微镜(atomic force microscopy, AFM)、电镜技术、核磁共振分析、免疫荧光技术已被证明是解析参与细胞壁合成和修饰的酶的功能的有力工具。伴随基因编辑技术成熟, 基因打靶效率提高, 有望进一步解析胁迫反应下的分子机制(Marowa等2020)。除上文所述参与纤维素、果胶等合成的酶外, 还发现了许多水解酶、果胶甲基酶、乙酰基转移酶、酯酶等, 它们可以重塑和修饰细胞壁多糖, 有助于揭示细胞壁重塑和修饰的复杂机制。随着越来越多细胞壁合成蛋白的鉴定, 通过合成生物学方法合成多糖并在商业和医疗领域应用的可能性正在逐步提高。

目前对细胞壁功能的理解不断更新。细胞壁作为植物细胞最外层结构, 已经进化出复杂的机制来适应环境变化, 可以通过感知和应对胁迫来维持细胞稳态。探究胁迫对植物的影响, 有助于新种质的创制, 提高产量, 进一步加深对于植物生长发育、环境适应机制的理解, 具有十分重要的科学和应用价值。尽管科学家已经在这个领域做出了许多成就, 但还有许多机制没有阐明。例如, 当前还不能检测任意一个细胞的细胞壁结构; 植物细胞壁是异质的, 这种异质性如何建立等问题目前也还不明确(Zhang等2021)。当前, 植物对非生物胁迫在分子水平反应机理的理解仍然存在许多不足, 特别是在胁迫感知、早期信号转导、翻译和翻译后水平调控以及对生长发育的调节等方面。在细胞信号转导中有很多胁迫传感器尚不明确, 大部分已鉴定的传感器功能以及下游分子模块的解析有待深入, 它们复杂的晶体结构、多样的生理功能和精巧的传感机制仍然需要我们继续探索(Zhang等2021)。随着成像磁镊、细胞特异性与组织特异性以及原位和实时成像等显微技术的不断发展, 希望有朝一日可以实现像解析DNA序列一样对细胞壁聚糖进行逐个残基分析, 实现细胞壁聚合物

生物合成过程的可视化应用(Wu等2020)。另外, 随着如人工智能等计算机科学的不断进步, 测序技术不断革新, 多组学的联合应用以及全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)算法不断创新, 表型与基因型关联分析更加准确。现代分子生物学的热点话题总少不了基因编辑技术, CRISPR/Cas发现以来, 科学家不断对该系统进行优化和创新, 例如用碱基编辑器(base editor, BE)、CRISPR干扰(CRISPR interference, CRISPRi)、CRISPR激活(CRISPR activation, CRISPRa)以及植物表观遗传学编辑器(plant epigenetic editor, PEE)来阐明基因功能及各种水平上的基因调控机制。CRISPR技术为植物遗传改良和分子育种提供了新的解决方案。

参考文献(References)

- Albersheim P, Darvill A, Roberts K, et al (2011). *Plant Cell Walls. From Chemistry to Biology*. New York: Garland Science
- Atmodjo MA, Hao Z, Mohnen D (2013). Evolving views of pectin biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 747–779
- Bang SW, Choi S, Jin X, et al (2022). Transcriptional activation of rice *CINNAMOYL-CoA REDUCTASE 10* by OsNAC5, contributes to drought tolerance by modulating lignin accumulation in roots. *Plant Biotechnol J*, 20 (4): 736–747
- Basu D, Tian L, Debrosse T, et al (2016). Glycosylation of a Fasciclin-Like Arabinogalactan-Protein (SOS5) mediates root growth and seed mucilage adherence via a cell wall receptor-like kinase (FEI1/FEI2) pathway in *Arabidopsis*. *PLOS One*, 11 (1): e0145092
- Bayer EM, Bottrill AR, Walshaw J, et al (2006). *Arabidopsis* cell wall proteome defined using multidimensional protein identification technology. *Proteomics*, 6 (1): 301–311
- Ben-Tov D, Abraham Y, Stav S, et al (2015). COBRA-LIKE2, a member of the glycosylphosphatidylinositol-anchored COBRA-LIKE family, plays a role in cellulose deposition in *arabidopsis* seed coat mucilage secretory cells. *Plant Physiol*, 167 (3): 711–724
- Bethke G, Thao A, Xiong G, et al (2016). Pectin biosynthesis is critical for cell wall integrity and immunity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant cell*, 28 (2): 537–556
- Biswal AK, Atmodjo MA, Li M, et al (2018). Sugar release and growth of biofuel crops are improved by downregulation of pectin biosynthesis. *Nat Biotechnol*, 36 (3):

- 249–257
- Cabane M, Afif D, Hawkins S (2012). Lignins and abiotic stresses. *Adv Bot Res*, 61: 219–262
- Chen J, Chen X, Zhang Q, et al (2018). A cold-induced pectin methyl-esterase inhibitor gene contributes negatively to freezing tolerance but positively to salt tolerance in *Arabidopsis*. *J Plant Physiol*, 222: 67–78
- Chen X, Su W, Zhang H, et al (2020). *Fraxinus mandshurica* 4-coumarate-CoA ligase 2 enhances drought and osmotic stress tolerance of tobacco by increasing coniferyl alcohol content. *Plant Physiol Biochem*, 155: 697–708
- Chen X, Wang H, Li X, et al (2019). Molecular cloning and functional analysis of 4-Coumarate:CoA ligase 4 (*4CL-like 1*) from *Fraxinus mandshurica* and its role in abiotic stress tolerance and cell wall synthesis. *BMC Plant Biol*, 19 (1): 231
- Cocuron JC, Lerouxel O, Drakakaki G, et al (2007). A gene from the cellulose synthase-like C family encodes a β -1,4 glucan synthase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (20): 8550–8555
- Crowell EF, Bischoff V, Desprez T, et al (2009). Pausing of Golgi bodies on microtubules regulates secretion of cellulose synthase complexes in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (4): 1141–1154
- Czolpinska M, Rurek M (2018). Plant glycine-rich proteins in stress response: an emerging, still prospective story. *Front Plant Sci*, 9: 302
- De Caroli M, Manno E, Piro G, et al (2021). Ride to cell wall: *Arabidopsis* XTH11, XTH29 and XTH33 exhibit different secretion pathways and responses to heat and drought stress. *Plant J*, 107 (2), 448–466
- Ding BL, Tan HH, Zhu SQ (2001). Advances on research of the relationship between stresses and plant cell wall. *J Guangxi Acad Sci*, 17 (2): 87–90 (in Chinese and with English abstract) [丁宝莲, 谈宏鹤, 朱素琴(2001). 胁迫与植物细胞壁关系研究进展. *广西科学院学报*, 17 (2): 87–90]
- Ding SY, Liu YS, Zeng Y, et al (2012). How does plant cell wall nanoscale architecture correlate with enzymatic digestibility? *Science*, 338 (6110): 1055–1060
- Ellis M, Egelund J, Schultz CJ, et al (2010). Arabinogalactan-proteins: key regulators at the cell surface? *Plant Physiol*, 153 (2): 403–419
- Endler A, Kesten C, Schneider R, et al (2015). A mechanism for sustained cellulose synthesis during salt stress. *Cell*, 162 (6): 1353–1364
- Feiz L, Irshad M, Pont-Lezica RF, et al (2006). Evaluation of cell wall preparations for proteomics: a new procedure for purifying cell walls from *Arabidopsis* hypocotyls. *Plant Methods*, 2 (10): 261–324
- Fujita M, Himmelsbach R, Hocart CH, et al (2011). Cortical microtubules optimize cell-wall crystallinity to drive unidirectional growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 66 (6): 915–928
- Fujita S, Pytela J, Hotta T, et al (2013). An atypical tubulin kinase mediates stress-induced microtubule depolymerization in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 23 (20): 2196–2196
- Gao J, Sun L, Yang X, et al (2013). Transcriptomic analysis of cadmium stress response in the heavy metal hyperaccumulator *Sedum alfredii* Hance. *PLOS One*, 8 (6): e64643
- Gibeaut DM (2000). Nucleotide sugars and glycosyltransferases for synthesis of cell wall matrix polysaccharides. *Plant Physiol Biochem*, 38 (1): 69–80
- Gigli-Bisceglia N, Engelsdorf T, Hamann T (2020). Plant cell wall integrity maintenance in model plants and crop species-relevant cell wall components and underlying guiding principles. *Cell Mol Life Sci*, 77 (11): 2049–2077
- Gou M, Ran X, Martin DW, et al (2018). The scaffold proteins of lignin biosynthetic cytochrome P450 enzymes. *Nat Plants*, 4 (5): 299–310
- Hori C, Yu X, Mortimer JC, et al (2020). Impact of abiotic stress on the regulation of cell wall biosynthesis in *Populus trichocarpa*. *Plant Biotechnol*, 37 (3): 273–283
- Huang GT, Ma SL, Bai LP, et al (2012). Signal transduction during cold, salt, and drought stresses in plants. *Mol Biol Rep*, 39 (2): 969–987
- Hung C, Li LG (2016). Research progress on regulation of plant secondary cell wall thickening. *Plant Physiol J*, 52 (1): 8–18 (in Chinese and 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]
- Irshad M, Canut H, Borderies G, et al (2008). A new picture of cell wall protein dynamics in elongating cells of *Arabidopsis thaliana*: Confirmed actors and newcomers. *BMC Plant Biol*, 8: 94
- Jamet E, Albenne C, Boudart G, et al (2008). Recent advances in plant cell wall proteomics. *Proteomics*, 8 (4): 893–908
- Jensen JK, Schultink A, Keegstra K, et al (2012). RNA-Seq analysis of developing nasturtium seeds (*Tropaeolum majus*): identification and characterization of an additional galactosyltransferase involved in xyloglucan biosynthesis. *Mol Plant*, 5 (5): 984–992
- Keppler BD, Showalter AM (2010). IRX14 and IRX14-LIKE, two glycosyl transferases involved in glucuronoxylan biosynthesis and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 3 (5): 834–841
- Kesten C, Wallmann A, Schneider R, et al (2019). The companion of cellulose synthase 1 confers salt tolerance through a Tau-like mechanism in plants. *Nat Commun*, 10 (1): 857

- Kohorn BD, Johansen S, Shishido A, et al (2009). Pectin activation of MAP kinase and gene expression is WAK2 dependent. *Plant J*, 60 (6): 974–982
- Kosakivska IV, Babenko LM, Romanenko KO, et al (2021). Molecular mechanisms of plant adaptive responses to heavy metals stress. *Cell Biol Int*, 45 (2): 258–272
- Lampert DTA, Kieliszewski MJ, Chen Y, et al (2011). Role of the extensin superfamily in primary cell wall architecture. *Plant Physiol*, 156 (1): 11–19
- Lampugnani ER, Khan GA, Somssich M, et al (2018). Building a plant cell wall at a glance. *J Cell Sci*, 131 (2): jcs207373
- Le Gall H, Philippe F, Domon JM, et al (2015). Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants*, 4 (1): 112–166
- Li S, Lei L, Somerville CR, et al (2012). Cellulose synthase interactive protein 1 (CSI1) links microtubules and cellulose synthase complexes. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (1): 185–190
- Liang Y, Li X, Yang R, et al (2021). *BaDBL1*, a unique DREB gene from desiccation tolerant moss *Bryum argenteum*, confers osmotic and salt stress tolerances in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 313: 111047
- Liu J, Zhang W, Long S, et al (2021). Maintenance of cell wall integrity under high salinity. *Int J Mol Sci*, 22 (6): 3260
- Liu PP, Zhang G, Li XJ (2012). Biosynthesis and function of plant pectin. *Chin Bull Bot*, 56 (2): 191–200 [刘佩佩, 张耿, 李晓娟(2021). 植物果胶的生物合成与功能. *植物学报*, 56 (2): 191–200]
- Maleki SS, Mohammadi K, Ji KS (2016). Characterization of cellulose synthesis in plant cells. *Sci World J*, 2016: 8641373
- Mareri L, Romi M, Cai G (2019). Arabinogalactan proteins: actors or spectators during abiotic and biotic stress in plants? *Plant Biosyst*, 153 (1): 173–185
- Marowa P, Ding A, Xu Z, et al (2020). Overexpression of *NtEXPA11* modulates plant growth and development and enhances stress tolerance in tobacco. *Plant Physiol Biochem*, 151: 477–485
- Miao Y, Li HY, Shen J, et al (2011). QUASIMODO3 (QUA3) is a putative homogalacturonan methyltransferase regulating cell wall biosynthesis in *Arabidopsis* suspension-cultured cells. *J Exp Bot*, 62 (14): 5063–5078
- Miedes E, Suslov D, Vandenbussche F, et al (2013). Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) overexpression affects growth and cell wall mechanics in etiolated *Arabidopsis* hypocotyls. *J Exp Bot*, 64 (8): 2481–2497
- Mittler R, Finka A, Goloubinoff P (2012). How do plants feel the heat? *Trends Biochem Sci*, 37 (3): 118–125
- Mølhøj M, Pagant S, Höfte H (2002). Towards understanding the role of membrane-bound endo-beta-1,4-glucanases in cellulose biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 43(12): 1399–1406
- Mottiar Y, Vanholme R, Boerjan W, et al (2016). Designer lignins: harnessing the plasticity of lignification. *Curr Opin Biotechnol*, 37: 190–200
- Mueller SC, Brown RM (1980). Evidence for an intramembrane component associated with a cellulose microfibril-synthesizing complex in higher plants. *J Cell Biol*, 84 (2): 315–326
- Oliveira DM, Mota TR, Salatta FV, et al (2020). Cell wall remodeling under salt stress: Insights into changes in polysaccharides, feruloylation, lignification, and phenolic metabolism in maize. *Plant Cell Environ*, 43 (9): 2172–2191
- Pauly M, Gille S, Liu L, et al (2013). Hemicellulose biosynthesis. *Planta*, 238 (4): 627–642
- Qiao Z, Lampugnani ER, Yan XF, et al (2021). Structure of *Arabidopsis* CESA3 catalytic domain with its substrate UDP-glucose provides insight into the mechanism of cellulose synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118 (11): e2024015118
- Ricardi MM, González RM, Zhong S, et al (2014). Genome-wide data (ChIP-seq) enabled identification of cell wall-related and aquaporin genes as targets of *tomato* ASR1, a drought stress-responsive transcription factor. *BMC Plant Biol*, 14: 29
- Scheller HV, Ulvskov P (2010). Hemicelluloses. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 263–289
- Schultink A, Liu L, Zhu L, et al (2014). Structural diversity and function of xyloglucan sidechain substituents. *Plants*, 3 (4): 526–542
- Shi H, Ye T, Zhong B, et al (2014). AtHAP5A modulates freezing stress resistance in *Arabidopsis* through binding to CCAAT motif of *AtXTH21*. *New Phytol*, 203 (2): 554–567
- Solecka D, Żebrowski J, Kacperska A, et al (2008). Are pectins involved in cold acclimation and de-acclimation of winter oil-seed rape plants? *Ann Bot*, 101 (4): 521–530
- Song L, Valliyodan B, Prince S, et al (2018). Characterization of the *XTH* gene family: New insight to the roles in soybean flooding tolerance. *Int J Mol Sci*, 19 (9): 2705
- Song XQ, Liu LF, Jiang YJ, et al (2013). Disruption of secondary wall cellulose biosynthesis alters cadmium translocation and tolerance in rice plants. *Mol Plant*, 6 (3): 768–780
- Su L, Xie Y, He Z, et al (2021). Network response of two cherry *tomato* (*Lycopersicon esculentum*) cultivars to cadmium stress as revealed by transcriptome analysis. *Ecotox Environ Safe*, 222: 112473
- Takahashi D, Johnson K, Hao P, et al (2021). Cell wall mo-

- dification by the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase XTH19 influences freezing tolerance after cold and sub-zero acclimation. *Plant Cell Environ*, 44 (3): 915–930
- Tobimatsu Y, Schuetz M (2019). Lignin polymerization: how do plants manage the chemistry so well? *Curr Opin Biotechnol*, 56: 75–81
- Vanholme R, De Meester B, Ralph J, et al (2019). Lignin biosynthesis and its integration into metabolism. *Curr Opin Biotechnol*, 56: 230–239
- Verhertbruggen Y, Yin L, Oikawa A, et al (2011). Mannan synthase activity in the CSLD family. *Plant Signal Behav*, 6 (10): 1620–1623
- Vermaas JV, Dixon RA, Chen F, et al (2019). Passive membrane transport of lignin-related compounds. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116 (46): 23117–23123
- Wang XC (2020). Functional analysis of *CSE* and *DHN* in *Larix kaempferi* (dissertation). Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese and with English abstract) [王雪纯(2020). 日本落叶松*CSE*和*DHN*基因功能分析(学位论文). 北京: 北京林业大学]
- Wang Y, Gui C, Wu J, et al (2022). Spatio-temporal modification of lignin biosynthesis in plants: A promising strategy for lignocellulose improvement and lignin valorization. *Front Bioeng Biotech*, 10: 917459
- Wu AM, Hörnblad E, Voxeur A, et al (2010). Analysis of the *Arabidopsis* *IRX9/IRX9-L* and *IRX14/IRX14-L* pairs of glycosyltransferase genes reveals critical contributions to biosynthesis of the hemicellulose glucuronoxylan. *Plant Physiol*, 153 (2): 542–554
- Wu AM, Rihouey C, Seveno M, et al (2009). The *Arabidopsis* *IRX10* and *IRX10-LIKE* glycosyltransferases are critical for glucuronoxylan biosynthesis during secondary cell wall formation. *Plant J*, 57 (4): 718–731
- Wu HC, Bulgakov VP, Jinn TL (2018). Pectin methylesterases: cell wall remodeling proteins are required for plant response to heat stress. *Front Plant Sci*, 9: 1612
- Wu X, Bacic A, Johnson KL, et al (2020). The role of *Brachypodium distachyon* wall-associated kinases (WAKs) in cell expansion and stress responses. *Cells*, 9 (11): 2478
- Wu X, Delbianco M, Anggara K, et al (2020). Imaging single glycans. *Nature*, 582 (7812): 375–378
- Xu H, Giannetti A, Sugiyama Y, et al (2022). Secondary cell wall patterning—connecting the dots, pits and helices. *Open Biol*, 12 (5): 210208
- Xu P, Fang S, Chen H, Cai W (2020). The brassinosteroid-responsive xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase 19 (*XTH19*) and *XTH23* genes are involved in lateral root development under salt stress in *Arabidopsis*. *Plant J*, 104 (1): 59–75
- Yan J, He H, Fang L, et al (2018). Pectin methylesterase31 positively regulates salt stress tolerance in *Arabidopsis*. *Biochem Biophys Res Commun*, 496 (2): 497–501
- Yang W, Ruan M, Xiang M, et al (2020). Overexpression of a pectin methylesterase gene *PtoPME35* from *Populus tomentosa* influences stomatal function and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem Biophys Res Commun*, 523 (2): 416–422
- Zabotina OA, van de Ven WTG, Freshour G, et al (2008). *Arabidopsis* *XXT5* gene encodes a putative α -1,6-xylosyltransferase that is involved in xyloglucan biosynthesis. *Plant J*, 56 (1): 101–115
- Zhang B, Gao Y, Zhang L, et al (2021). The plant cell wall: Biosynthesis, construction, and functions. *J Integr Plant Biol*, 63 (1): 251–272
- Zhang H, Zhu J, Gong Z, et al (2021). Abiotic stress responses in plants. *Nat Rev Genet*, 23 (2): 104–119
- Zhang X, Gong X, Li D, et al (2021). Genome-wide identification of *PRP* Genes in apple genome and the role of *MdPRP6* in response to heat stress. *Int J Mol Sci*, 22 (11): 5942
- Zhang Y, Giboulot A, Zivy M, et al (2011). Combining various strategies to increase the coverage of the plant cell wall glycoproteome. *Phytochemistry*, 72 (10): 1109–1123
- Zhao C, Zayed O, Yu Z, et al (2018). Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115 (51): 13123–13128
- Zheng M, Meng Y, Yang C, et al (2014). Protein expression changes during cotton fiber elongation in response to drought stress and recovery. *Proteomics*, 14 (15): 1776–1795
- Zhu XF, Shi YZ, Lei GJ, et al (2012). *XTH31*, encoding an in vitro XEH/XET-active enzyme, regulates aluminum sensitivity by modulating in vivo XET action, cell wall xyloglucan content, and aluminum binding capacity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (11): 4731–4747