

植物调控盐胁迫下细胞壁完整性的分子机制

汪明滔^{1, 2} 刘建伟¹ 赵春钊¹

(1. 中国科学院分子植物科学卓越创新中心, 上海 201602; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 植物细胞壁不仅起着支撑和保护细胞的作用, 还被认为是植物抵抗逆境胁迫环境的第一道屏障。作为限制农业生产的一个主要非生物胁迫因子, 盐胁迫能造成植物细胞壁的组分和结构发生改变, 而植物可以通过细胞壁完整性感受器如 CrRLK1Ls、LRXs 和 WAKs 等蛋白来感知这些变化并启动下游盐胁迫响应。在细胞内, 植物通过盐胁迫诱导的 Ca^{2+} 内流、植物激素等信号促进细胞壁多聚糖合成和修饰相关基因的表达, 从而有助于维持细胞壁的完整性, 增强植物盐胁迫适应性。本文概述了植物初生细胞壁多聚糖的主要组分和各组分之间的相互结合关系, 并且阐述了盐胁迫对细胞壁各组分的影响, 以及盐胁迫下植物感知和维持细胞壁完整性的分子机制, 最后讨论了盐胁迫下细胞壁完整性感知和调控研究领域还需要解决的科学问题。

关键词: 细胞壁完整性; 盐胁迫; 细胞壁感受器; CrRLK1Ls; LRXs

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0622

Molecular Mechanisms of Cell Wall Integrity in Plants Under Salt Stress

WANG Ming-tao^{1, 2} LIU Jian-wei¹ ZHAO Chun-zhao¹

(1. CAS Center for Excellence in Molecular Plant Science, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 201602; 2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract: Cell wall not only supports and protects plant cells, but also serves as the first barrier for plants to resist environmental stresses. As one of the major abiotic stresses that restrict agricultural production, salt stress can cause the alteration of cell wall composition and structure, and these changes can be perceived by cell wall integrity sensors, such as CrRLK1Ls, LRXs, and WAKs, to activate intracellular salt stress responses. In the cell interior, salt stress-induced influx of Ca^{2+} and activation of phytohormone signaling promote the expressions of genes that are associated with cell wall biosynthesis and modification, which in turn facilitate the maintenance of cell wall integrity and improve the adaptation of plants to high salinity. In this review, the main components of primary cell wall polysaccharides and their cross-linking with each other are summarized. The impact of salt stress on cell wall polysaccharides, and the molecular mechanisms by which plants perceive and maintain cell wall integrity under salt stress, are also elucidated. Finally, the scientific questions that need to be further addressed in the research field of cell wall integrity under salt stress are discussed.

Key words: cell wall integrity; salt stress; cell wall sensor; CrRLK1Ls; LRXs

土地盐渍化是当前全球农业生产中所面临的重大问题, 全球超过 20% 的耕地和 50% 的灌溉地正遭受着土壤盐渍化的威胁^[1-2]。随着全球气候变暖和化肥的过度使用, 土地盐渍化也变得愈发严重。

为了满足全球人类对粮食的需求和保证农业的可持续性发展, 改善盐碱地以及培育耐盐作物成为当前植物研究领域的重要议题之一^[3]。植物对于高盐的耐受主要取决于其调节离子平衡、活性氧代谢、细

收稿日期: 2023-06-29

基金项目: 上海市自然科学基金面上项目 (22ZR1469600), 国家自然科学基金项目 (32270283, 32070295)

作者简介: 汪明滔, 男, 硕士, 研究方向: 植物与非生物胁迫互作; E-mail: mtwang@psec.ac.cn

通讯作者: 赵春钊, 男, 博士, 研究员, 研究方向: 植物与非生物胁迫互作; E-mail: czzhao@cemps.ac.cn

胞膨压、气孔开关以及细胞可塑性的能力^[4]。过去20多年,科学家通过研究已经发现了多个植物响应盐胁迫的信号通路,包括经典的SOS途径、脱落酸信号通路、MAPK (mitogen-activated protein kinase) 激酶级联反应等^[5-6]。基于盐胁迫会快速引起Ca²⁺内流这一现象,研究者近期发现了拟南芥中盐胁迫的感受器。该研究发现定位于高尔基体的葡糖醛酸基转移酶MOCA1/IPUT1 (inositol phosphorylceramide glucuronosyltransferase 1) 能够将葡糖醛酸 (glucuronic acid, GlcA) 转移到糖基肌醇磷酸神经酰胺 (inositol phosphorylceramide, IPC) 上形成糖基肌醇磷酸神经酰胺鞘脂 (glycosyl inositol phosphorylceramide, GIPCs), 而定位于细胞膜上的GIPCs能够直接结合胞外Na⁺并诱导Ca²⁺内流^[7]。最近几年细胞壁完整性在植物耐盐性中的作用被陆续报道,细胞壁作为植物细胞的第一道屏障,不仅起着支撑和保护细胞的作用,在植物遭受逆境胁迫时也能第一时间感知并启动下游胁迫响应。植物细胞壁是由众多存在相互作用的多聚糖、结构蛋白、分泌多肽、小分子化合物组成的复杂动态网络结构^[8]。在与环境互作的过程中,植物通过细胞壁组分及结构的动态变化来调控植物生长和胁迫响应之间的平衡^[9]。越来越多的证据表明细胞壁完整性对于植物的耐盐性至关重要,当细胞壁完整性感知和细胞壁修复途径受损时,植物往往会表现出对盐胁迫敏感的表现^[10-12]。关于植物细胞壁完整性感知和维持的研究进展,已有多篇综述文章作了详细的阐述^[9, 13-14], 本文将聚焦植物细胞壁完整性与耐盐性之间的关系,阐述初生细胞壁的主要组分,盐胁迫对这些组分的影响,以及盐胁迫下植物感知细胞壁变化并维持细胞壁完整性的分子机制。

1 细胞壁多聚糖的主要组成及各组分间的互作

1.1 纤维素

纤维素是植物细胞壁中丰度最高的有机组分,也是细胞壁中主要的承重元件。它由多个 β -1,4-糖苷键连接的D-葡萄糖聚合形成葡聚糖链,18-24条葡聚糖链平行排列并通过氢键结合在一起形成纤维素微纤维^[15]。纤维素由位于质膜的纤维素合成酶复

合体 (cellulose synthase (CesA) complexes, CSCs) 在微管的引导下合成^[16]。CSCs是由多个纤维素合成酶 (CesA) 亚基以及辅助蛋白组装而成的复合体,具有六倍对称性,呈现为“玫瑰花环”状^[17]。拟南芥有10个CesA编码基因,而每个完整的CSCs至少包含3个CesA亚基,其中CesA1、CesA3和CesA6一起组装成的CSCs参与初生细胞壁的纤维素合成,而CesA4、CesA7和CesA8则参与次生细胞壁的纤维素合成^[18-19]。CesAs蛋白在内质网或在囊泡从内质网运输至高尔基体的途中组装成CSCs,最终经反式高尔基体 (trans-Golgi network, TGN) 运送到质膜^[4]。质膜上的CSCs在纤维素合成酶互作蛋白 (cellulose synthase interacting protein 1, CSI1) 的帮助下结合到微管上,并在微管的引导下合成纤维素。在盐胁迫下,CSCs各组分发生内吞,在TGN分选后回到质膜或运输至液泡降解^[20]。研究发现纤维素合成酶伴侣蛋白 (companion of cellulose synthases, CCs) 参与调控盐胁迫下微管的重新聚合和CSCs复合体的重新组装^[21]。

1.2 半纤维素

半纤维素在植物细胞壁中普遍存在,是仅次于纤维素的第二大多聚糖,主要可以分为木葡聚糖 (xyloglucans)、木聚糖 (xylans)、甘露聚糖 (mannans)、葡甘露聚糖 (glucomannans)、阿拉伯木聚糖 (arabinoxylans)、 β -(1 $\rightarrow$ 3, 1 $\rightarrow$ 4)-葡聚糖等^[22]。除了 β -(1 $\rightarrow$ 3, 1 $\rightarrow$ 4)-葡聚糖只在禾本科和其他极少数植物中存在,其他类型的半纤维素在所有陆生植物细胞壁中都存在,但在不同植物和不同细胞类型中其结构和丰度有很大的差异^[23]。木葡聚糖是初生细胞壁中含量最高的半纤维素,可以与纤维素微纤维以及果胶进行交联,形成复杂的木葡聚糖-果胶-纤维素网络,为初生细胞壁提供机械支撑^[22, 24]。半纤维素主要由位于高尔基体膜上的糖基转移酶 (glycosyltransferases, GTs) 家族和类纤维素合成酶家族 (cellulose synthase-like, CSL) 参与合成,其中类纤维素合成酶CSLC家族成员参与合成木葡聚糖的主链^[23, 25-26]; GT43家族成员IRX9和IRX14以及GT47家族成员IRX10参与木聚糖主链的合成^[27-28];类纤维素合成酶CSLA和CSLD家族

成员参与甘露聚糖和葡甘露聚糖的合成^[29]；CSLF和CSLH家族成员参与 β -(1 $\rightarrow$ 3, 1 $\rightarrow$ 4)-葡聚糖的合成^[22]。参与各种半纤维素主链合成和侧链修饰的糖基转移酶可能组成一个复合体发挥功能,而半纤维素在高尔基体完成主链合成和侧链修饰后通过囊泡转运至胞外^[8]。

1.3 果胶

果胶是富含 α -(1,4)连接的半乳糖醛酸的酸性多聚糖,是细胞壁多聚糖中结构最复杂的聚合物^[30]。果胶的组成主要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, RG-I),鼠李半乳糖醛酸聚糖II(rhamnogalacturonan II, RG-II)^[8]。果胶在高尔基体中合成并修饰,这个过程需要多种酶的参与,包括糖基转移酶、乙酰转移酶、甲基转移酶等,这些酶共同参与构建果胶的复杂高级结构^[31]。HG在果胶中含量最高,由 α -1,4连接的半乳糖醛酸聚合而成,主要由半乳糖醛酸转移酶(galacturonosyltransferase, GalATs)和果胶甲基转移酶(pectin methyltransferase, PMT)参与合成和修饰。RG-I的主链是由半乳糖醛酸和鼠李糖组成的双糖重复链,其合成需要GalATs和鼠李糖基转移酶(rhamnosyltransferase, RhaT)的参与,而侧链的合成需要半乳糖基转移酶(galactosyltransferase, GalT)和阿拉伯糖基转移酶(arabinosyltransferases, AraTs)的参与。RG-II的结构非常复杂,至少由12种不同的单糖组成,目前对参与RG-II生物合成的糖基转移酶了解较少,已报道的有鼠李半乳糖醛酸木糖基转移酶1-4(rhamnogalacturonan xylosyltransferase, RGXT 1-4)^[32-33]。HG在高尔基体合成后以高度甲酯化的形式分泌到胞外,而在植物生长和响应环境信号的过程中,果胶甲酯酶(pectin methylesterases, PME)选择性地对其去甲酯化,而去甲酯化的HG分子可以在 Ca^{2+} 作用下交联形成“蛋盒结构”(Egg Box),这种结构的形成使细胞壁网络更加紧密,增强了细胞壁的刚性^[10, 34]。植物通过动态地调控细胞壁果胶的甲酯化和去甲酯化水平来改变细胞壁强度,进而调控生长发育和环境适应性^[8, 30]。此外,硼离子也可以通过硼酸二酯键将两条RG-II链共价交联形成二聚体,

这种二聚体的形成可以增强细胞壁的机械支撑,并在植物生长和发育中发挥重要作用^[35-36]。

1.4 细胞壁主要组分的互作

植物细胞壁各组分并不单独发挥作用,而是彼此之间相互交联形成高度复杂且动态变化的网络结构^[8]。Cosgrove等^[37]提出细胞壁中纤维素微纤丝包埋在由半纤维素、果胶及细胞壁结构蛋白组成的水合多糖基质中,各细胞壁组分彼此交联,共同决定细胞壁的机械特性。目前细胞壁各组分之间的相互作用已经有了很多的研究,但由于各组分结构的复杂性以及实验技术的限制,该领域的研究多以体外实验为主。目前研究较多的是半纤维素与纤维素的互作, Park等^[24]通过固体核磁共振(solid state nuclear magnetic resonance, ssNMR)的方法和生化实验提出了半纤维素和纤维素互作的“热点”(hot spots)模型:即半纤维素木葡聚糖可以通过氢键或其他化学键与纤维素微纤丝紧密交联,将微纤丝捆绑在一起,增强细胞壁强度,而这些交联的位点,就称为“热点”。这些热点还可能是细胞壁扩张蛋白(expansins, EXPs)的结合位点,在植物酸性生长的过程中,细胞壁扩张蛋白改变木葡聚糖和微纤丝交联方式,将交联在一起的微纤丝解交联,使植物细胞壁软化而促进纤维素的延伸^[38]。固体核磁共振实验也检测到了果胶和纤维素的交联,且发现在同型半乳糖醛酸聚糖(HG)缺陷的突变体中, HG与纤维素的互作和动力学特性都发生了改变^[39]。在细胞板形成时能够检测到大量的果胶合成,果胶通过和伸展蛋白(extensins, EXTs)或其他结构蛋白互作,为新生细胞壁中纤维素合成提供合适的化学环境和机械支撑^[40]。

2 盐胁迫对细胞壁完整性的影响

2.1 盐胁迫对纤维素的影响

盐胁迫会抑制纤维素的合成,而纤维素含量的改变影响植物对盐胁迫的耐受性。在拟南芥中,纤维素合成缺陷的突变体*ceas1*和*ceas6*均表现出对盐胁迫敏感的表现,在盐胁迫下这两个突变体中的纤维素含量显著降低,植株根尖膨胀,根长变短^[41]。在水稻中,盐胁迫诱导*UGE3*(UDP-galactose/glucose epimerase 3)基因表达, *UGE3*具有UDP-半乳糖/葡

葡萄糖差向异构酶活性,能够为细胞壁多聚糖的合成提供底物。*uge3* 突变体表现出严重的生长缺陷以及在盐胁迫和渗透胁迫下的超敏感表型,而 *UGE3* 过表达能提高水稻中纤维素和半纤维素的含量,增强水稻对盐胁迫和渗透胁迫的耐受性^[42]。纤维素合成酶在植物耐盐中的作用也存在一些相反的例子,例如在甘蓝中,*CesA1* 和 *CesA6* 的 RNAi 沉默系植株均表现出增强的耐盐性。尽管这些沉默系植株表现出较低的纤维素和果胶含量,但却有更高的可溶性糖和脯氨酸含量,以及显著升高的水孔蛋白编码基因 *PIP2;2* 和 *PIP2;3* 的表达水平^[43]。

植物细胞壁纤维素的合成需要多个辅助蛋白的帮助。研究表明,CSCs 通过 CSI1 蛋白与微管结合并在微管的引导下合成纤维素,而在盐胁迫处理的情况下,微管迅速发生解聚,纤维素合成酶复合体 CSCs 从质膜上内吞,进入 MASCs/SmaCCs (microtubule-associated CesA compartments/small CesA compartments) 小体,最终抑制纤维素的合成。在盐胁迫处理后的生长恢复阶段,CC1/CC2 蛋白促进微管的重聚,CSCs 又重新回到质膜,并恢复纤维素的合成(图1)。CSI1 和 CCs 蛋白对于纤维素的合成是必需的,*csi1* 和 *cc1cc2* 突变体均表现出对盐胁迫敏感表型^[21,41]。另一个与 CSCs 互作的组分 KOR1 也参与盐胁迫响应,KOR1 具有葡聚糖内切酶活性,能够促进纤维素合成,*kor1* 突变体也表现出生长减缓和对盐胁迫敏感表型。正常生长条件下,KOR1 在质膜和 TGN 之间持续性地循环运输,当遭受盐胁迫时,KOR1 在质膜和 TGN 之间的循环被打破,KOR1 滞留在质膜或是被运输至液泡降解,最终导致纤维素合成受到抑制^[44]。

2.2 盐胁迫对半纤维素的影响

半纤维素通过与纤维素微纤丝的交联影响细胞壁的机械特性。在盐胁迫下,半纤维素的修饰对于植物调控细胞壁延展性,以及平衡生长和胁迫响应是至关重要的^[45]。木葡聚糖内转葡糖基酶/水解酶(xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases, XTHs) 家族蛋白可以重聚或者剪切木葡聚糖,从而产生木葡聚糖分子高聚物或是嵌合的低聚物,进而影响木葡聚糖与纤维素的交联,最终改变细胞壁的延展

性^[45-46]。前人研究表明 XTHs 家族蛋白能够通过调控细胞壁可塑性来响应盐胁迫,但不同 XTH 蛋白在盐胁迫下行使不同甚至相反的功能。在拟南芥中,盐胁迫诱导 *XTH30* 基因的表达,但 *XTH30* 功能缺失突变体表现出增强的耐盐性,而 *XTH30* 过表达植株表现出对盐胁迫敏感的表型^[46]。在番茄中过表达胡椒 *XTH3* (*CaXTH3*) 和柿子 *XTH1* (*DkXTH1*) 能够增强番茄对于干旱和盐胁迫的耐受性^[45]。此外,XTHs 还能够响应植物激素参与调控盐胁迫下细胞壁的修饰,如盐胁迫通过油菜素内酯(brassinolide, BR) 信号通路转录因子 BES1 上调 *XTH19* 和 *XTH23* 的表达。拟南芥 *xth23* 和 *xth19xth23* 突变体均对盐胁迫敏感,而过表达 *BES1* 可以增强野生型的耐盐性并部分回补 *xth19xth23* 突变体的盐敏感表型^[47]。

2.3 盐胁迫对果胶的影响

植物细胞壁中的果胶带负电荷,能够可逆地结合阳离子如 Ca^{2+} 、 Na^{+} 等^[48]。细胞壁中去甲酯化的果胶通过结合 Ca^{2+} 形成“蛋盒结构”而交联在一起,增强细胞壁刚性。研究表明,当植物暴露在高盐环境中时,过量的单价阳离子 Na^{+} 可能会取代 Ca^{2+} 结合果胶,从而破坏果胶的正常交联,致使细胞的伸长受到抑制^[10]。果胶甲酯化的程度与植物细胞壁的刚性密切相关,植物主要通过果胶甲酯转移酶 PME_s 和 PME_s 抑制子(PME inhibitors, PMEIs) 这两类蛋白来动态地调控果胶甲酯化水平,这两个家族蛋白已经被广泛报道参与盐胁迫响应^[45]。盐胁迫可以诱导 PME_s 的激活,促进细胞壁中松散结合的果胶的去甲酯化,而结合去甲酯化果胶的 FER 可以感知到这种变化,进而启动下游的盐胁迫响应(图1)^[49]。在拟南芥中,氯化钠处理能诱导 *PME31* 基因的表达,同时 *pme31* 突变体表现出对盐胁迫敏感的表型^[50]。相反地,拟南芥中 *PMEI13* 的基因表达受到氯化钠和 ABA 处理抑制,但过表达 *PMEI13* 的拟南芥表现出更耐盐的表型^[51]。在番茄中过表达茶树 *CsF3H* 基因能显著降低 PME_s 的活性并增强植物耐盐性^[52]。上述结果表明,PME 和 PMEI 家族中不同的成员在盐胁迫响应中表现出不同甚至相反的作用,这可能反映盐胁迫下果胶甲酯化水平动态调控的复杂性。

果胶在植物体内生物合成与降解也与耐盐性

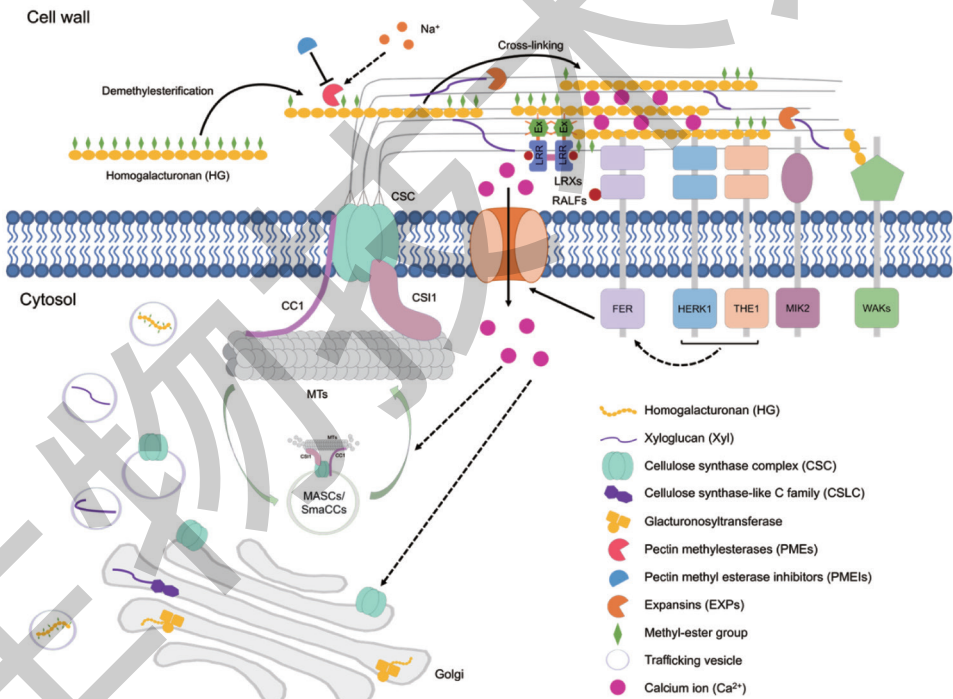
密切相关。盐胁迫可以通过影响转录因子 BPC1/2 和 CBF1/2/3 的表达调控半乳聚糖合成酶 1 (glactan synthase 1, GALS1) 编码基因的表达, 进而精准地调控植物体内半乳聚糖的水平, 提高植物对盐胁迫的耐受性^[53-54]。在拟南芥 *sos6* 突变体中, 编码参与果胶生物合成的 *CSLD5* 基因发生缺陷, 导致植物细胞壁木聚糖和果胶合成受阻, 植物对干旱和盐胁迫的敏感性增加^[55]。在水稻 *ndl1* 突变体中, 编码类纤维素合成酶的 *OsCLSD4* 基因功能缺陷, 植物体内木聚糖和纤维素含量降低, 果胶含量增加, 植株表现出生长缺陷和盐敏感表型^[56]。水稻中多聚半乳糖醛酸酶 (polygalacturonase 1, PG1) 参与细胞壁中果胶的降解, 过表达 *PG1* 的 β 亚基 *OsBURP16* 能够促进果胶降解, 同时增加水稻对盐胁迫的敏感性。与

之类似地, 提高能够结合并促进 *OsBURP14/16* 基因表达的 *OsEIL2* 蛋白的丰度也能增加水稻的盐敏感性, 而 *OsEIL2* 的敲除系则表现出更耐受干旱和盐胁迫的表型^[57-58]。

3 植物维持盐胁迫下细胞壁完整性的分子机制

3.1 植物感知盐胁迫下细胞壁完整性变化的分子机制

细胞壁完整性的感受机制在酵母中研究较多, 酵母中存在专门作为细胞壁完整性感受器的家族蛋白 (Wsc1-3、Mid2、Mtl1), 这些感受器有高度 *O*-甘露糖基化的胞外结构域, 能够通过胞外域与细胞壁多聚糖结合并直接感知细胞壁的变化^[9]。在盐胁迫下, 植物细胞壁多聚糖的分子组成、聚合物的结



植物细胞壁是由纤维素、半纤维素、果胶、糖蛋白等组分相互交联形成的高度复杂且动态变化的网络结构。盐胁迫会诱导细胞壁多聚糖的组分和结构发生变化, 比如促进去甲酯化果胶含量的增加, 而这些细胞壁变化能够被细胞壁完整性感受器, 如 *CrRLK1Ls*、*LRXs* 和 *WAKs* 等蛋白感知并启动下游细胞壁修复机制, 进而维持盐胁迫下细胞壁的完整性和增强植物的盐胁迫适应性

Plant cell wall is composed of an intricate network of dynamically connected matrix, including cellulose, hemicellulos, pectin, and glycoproteins. Salt stress can trigger the alteration of cell wall compositions and structures, such as promoting the accumulation of de-methylesterified pectin. Salt stress-induced cell wall changes can be perceived by cell wall integrity sensors, such as *CrRLK1L*, *LRXs* and *WAKs*, and these proteins are able to activate intracellular signaling pathways to repair cell wall, and finally maintain cell wall integrity under salt stress and enhance the adaptability of plants to high salinity

图 1 植物调控盐胁迫下细胞壁完整性的示意图

Fig. 1 A schematic illustration of the regulation of cell wall integrity in plants under salt stress

构和交联状态都会发生改变,而植物也进化出了相应的蛋白来感知细胞壁的完整性。拟南芥 *CrRLK1L* (*Catharanthus roseus* receptor-like kinase 1-like) 家族蛋白的胞外含有两个可以结合多聚糖的 *malectin* 结构域,被认为能够直接参与感知植物细胞壁的完整性^[59]。*FER* 是 *CrRLK1L* 家族的重要成员,近些年的研究表明 *FER* 的胞外结构域可以直接结合细胞壁中去甲酯化的果胶参与感知盐胁迫或机械压力引起的果胶变化并启动下游应答^[12, 60–61]。*FER* 突变会导致植物对盐、低温、热等非生物胁迫的敏感性显著增加^[10],说明 *FER* 在感知植物细胞壁完整性并响应环境胁迫的过程中起到非常重要的作用,但 *FER* 能否与其他细胞壁多聚糖或者结构蛋白互作来感知细胞壁完整性以及这些互作组分是否直接通过影响 *FER* 的功能来传递信号值得更加深入的研究。

在植物细胞壁中还存在一类糖蛋白 *Leucine-rich repeat extensins* (*LRXs*), *LRXs* 可以通过其 C 端阿拉伯糖基化修饰的 *extensin* 结构域锚定在细胞壁中,同时通过 N 端的 *LRR* 结构域与 *FER* 的配体 *RALFs* 多肽相互作用^[62]。在拟南芥中,在营养组织表达的 *LRX3/4/5* 与 *RALF22/23* 和 *FER* 组成一个作用元件来调控盐胁迫响应(图 1), *lrx345* 和 *fer-4* 突变体以及 *RALF22* 过表达的植株都表现出相似的生长缺陷以及对盐胁迫敏感的表型^[63]。*LRX4* 的 *LRR* 结构域被报道可以直接和 *FER* 胞外域互作来响应环境信号,共同调控液泡的形态发生^[64]。因此, *LRXs* 可能也是植物感受细胞壁完整性的一个重要组分,但其具体是如何感知细胞壁的变化仍然未知。目前的研究表明 *LRXs* 与果胶存在密切的联系,在拟南芥花粉管中, *lrx9/10/11* 突变体中果胶和胼胝体异常积累,花粉管发育异常^[65]。*LRXs* 是否通过与果胶交联来感知细胞壁完整性并启动盐胁迫响应值得进一步的研究。另外, *LRXs* 介导的盐胁迫信号转导是否依赖或独立于 *RALFs* 和 *FER* 也仍需进一步的研究。

在拟南芥花粉管的识别中, *FER* 并不是单独在起作用,而是和另外两个 *CrRLK1L* 家族成员 *HERK1* 和 *ANJ* 共同发挥功能^[66]。在盐胁迫响应中, *FER* 也与另外两个 *CrRLK1L* 家族成员 *THE1* 和 *HERK1* 一起感知盐胁迫下果胶的变化(图 1),并通过 *MPK6* 信号通路来负调控盐胁迫响应基因的表

达^[49]。与 *fer-4* 突变体类似, *the1-4herk1* 双突变体也表现出生长缺陷和对盐胁迫敏感的表型。这些结果表明 *CrRLK1L* 家族的不同成员可能组成复合体来共同感知生长发育过程中和各种环境胁迫下细胞壁完整性的变化,但这种复合体形成的分子机制及其意义仍需更加深入的研究。

WAKs (*wall-associated kinases*) 是丝氨酸/苏氨酸受体激酶家族的成员,其胞外域也能够与果胶结合。在植物遭受生物胁迫时, *WAKs* 感知细胞壁果胶的变化并启动下游免疫反应^[10]。*WAKs* 也被报导参与非生物胁迫响应,水稻中 *OsWAK112* 的基因表达受到盐胁迫的抑制,过表达 *OsWAK112* 显著加重了植物对盐的敏感性,而敲除 *OsWAK112* 的植株耐盐性增强^[67],但在大麦中 *HvWAK1* 基因的转座子插入突变体表现出对盐胁迫敏感性增加的表型^[68]。富含亮氨酸重复的受体激酶 *MIK2* 也参与感知细胞壁中纤维素合成缺陷并启动下游相关响应,并且以 *THE1* 依赖的方式调控植物根的生长方向和盐胁迫响应^[69],但 *THE1* 和 *MIK2* 之间的具体作用机制仍未清晰,是否有其他蛋白的参与也需要进一步的研究。

3.2 植物维持盐胁迫下细胞壁完整性的分子机制

当植物遭受盐胁迫时,植物细胞壁的组分和结构发生改变,细胞壁完整性的感受器迅速感知到这些变化并启动下游相关响应调控细胞壁组分的合成和修饰,进而调整细胞壁的状态,使植物能够适应各种环境胁迫。在早期的信号响应中,盐胁迫能够诱导 Ca^{2+} 内流,并且这个过程依赖于 *FER*,进入细胞内的 Ca^{2+} 能够激活细胞壁修复通路,进而维持盐胁迫下细胞壁的完整性,防止植物细胞因为没有坚固的细胞壁对抗膨压而破裂^[12]。*MAPK* 信号级联响应在植物胞内信号转导中起着至关重要的作用,其中 *MPK6* 的磷酸化激活是各种环境胁迫的重要分子标记,盐胁迫和冷胁迫都能诱导 *MPK6* 的迅速激活^[70]。盐胁迫下, *FER*、*THE1* 和 *HERK1* 能够组成一个复合体感知细胞壁果胶的变化并通过负调控 *MPK6* 来调控下游响应。在 *fer-4* 和 *the1-4herk1* 突变体中,盐胁迫诱导了更强的 *MPK6* 磷酸化激活,盐胁迫响应相关标志基因的表达也显著升高^[49]。研究还表明, *MPK6* 能够通过直接与微管结合蛋白

MAP65-1 相互作用来调控盐胁迫诱导的微管解聚, 从而促进植物对盐胁迫的适应性^[71]。

在盐胁迫下, 纤维素的含量会降低, 而植物需要通过重新合成纤维素来维持细胞壁的完整性。细胞壁中纤维素合成与微管的动态密切相关。在盐胁迫下, 微管解聚后又会发生重聚, 而微管的这种动态变化对于植物合成适应高盐环境的纤维素具有重要的意义^[21]。在外源添加促进微管解聚的药物 oryzalin 能够增强植物对盐胁迫的耐受, 而添加促进微管聚合的药物 taxol 则加重了其盐敏感性^[72], 说明微管的解聚是植物适应盐胁迫所需要的。微管的动态变化主要受微管结合蛋白 MAPs (microtubule-associated proteins) 调控。在拟南芥 *map65-1* 突变体中, 短时间氯化钠处理诱导的微管解聚受到抑制, 其对盐敏感性显著增加^[71]。微管结合蛋白 CC1/2 对于盐胁迫处理后期微管的重聚和 CSC 重新组装并回到质膜是必需的 (图 1)^[21]。CC1 蛋白可以通过其 N 端 4 个保守的疏水基序直接与微管结合, 促进微管聚合和成束, 进而调节纤维素合成, 维持植物在盐胁迫下的生长。将 CC1 与微管结合的两个主要位点突变后, CESA 在质膜上的移动异常, 植物对盐敏感性增加^[73]。CC1 与微管之间的动态结合对于盐胁迫下微管的解聚和重聚至关重要, 但是植物调控 CC1 与微管结合的分子机制还不清楚。动物中 Tau 蛋白含有与 CC1 相似的微管结合基序, 研究表明 Tau 蛋白的翻译后修饰, 如磷酸化修饰, 会影响其与微管的互作^[74], 而在 CC1 的微管结合基序区域也含有多个预测的磷酸化位点, 因此, 植物是否通过调控 CC1 的磷酸化来影响其在盐胁迫下与微管的结合值得进一步的研究。

4 展望

盐胁迫是限制植物生长和发育的重要环境因素之一。细胞壁作为植物细胞的第一道屏障, 是最先受到胁迫影响的部位, 因此, 植物在细胞壁里第一时间感知盐胁迫的存在并诱导细胞内胁迫响应, 对于提高植物的耐盐性至关重要。本文概述了盐胁迫下细胞壁各组分的变化以及植物感知并维持细胞壁完整性分子机制。目前的研究结果阐明了细胞壁完整性在植物耐盐中的重要作用, 但同时也带来了一

些新的科学问题。

4.1 细胞壁完整性的感受机制

虽然目前已经鉴定出了很多参与感知细胞壁完整性的蛋白, 如 C₇RLK1L 家族成员、LRXs、WAKs 等, 但其具体的感受机制仍未明晰。目前还需要解决的问题包括: 这些蛋白分别与哪些细胞壁组分结合, 通过什么样的方式结合, 结合后如何感知细胞壁组分的变化, 感知细胞壁变化后如何将信号传递到细胞内来激活下游信号响应。此外, 这些感受器蛋白之间是否存在直接的调控关系, 以及是否还有其他未发现的细胞壁完整性感受器也都值得进一步研究。

4.2 介导盐胁迫响应的 Ca²⁺ 通道

盐胁迫早期信号转导与 Ca²⁺ 关系密切。虽然鞘脂 GIPCs 能够感知盐胁迫并激发 Ca²⁺ 内流, 但是具体介导盐胁迫下 Ca²⁺ 内流的 Ca²⁺ 通道仍未被鉴定到。研究表明 FER 通过 Ca²⁺ 信号来激活细胞壁修复途径, 因此, 挖掘 FER 调控的 Ca²⁺ 通道将有助于解析植物维持盐胁迫下细胞壁完整性的分子机理。

4.3 细胞壁组分修饰蛋白的功能解析

盐胁迫引起细胞壁多聚糖的组成和结构发生改变。相应地, 植物也通过改变各种细胞壁修饰酶的活性来调整细胞壁的状态, 实现对胁迫环境的适应性。细胞壁果胶甲酯化水平的变化是植物响应环境胁迫的主要方式, 也是植物感知细胞壁变化的重要途径。细胞壁中果胶甲酯化水平主要由 PME_s 和 PME_{Is} 这两大家族蛋白来动态调控, 但目前关于盐胁迫对这两类蛋白活性影响的研究还相对较少。未来我们需要继续深入研究盐胁迫对 PME_s 和 PME_{Is} 功能的影响以及对细胞壁果胶甲酯化状态的影响, 从而解析植物感知盐胁迫下细胞壁完整性的分子机理。

4.4 利用细胞壁完整性定向选育耐盐作物

目前关于盐胁迫下细胞壁完整性调控的研究主要在模式植物拟南芥中开展, 而在作物中进行的相关研究还很少。随着基因编辑技术和转基因体系的日益成熟, 通过在作物中对盐胁迫下调控细胞壁完整性的重要基因进行基因编辑或过表达, 将有助于我们解析细胞壁完整性在作物耐盐中的作用, 并为

培育兼顾耐盐和产量的作物新品种提供重要的遗传资源和策略。

参考文献

- [1] Botella MA, Rosado A, Bressan RA, et al. Plant adaptive responses to salinity stress [M] // Jenks MA, Hasegawa PM., Eds. Plant Abiotic Stress. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 2005: 37-70.
- [2] Shrivastava P, Kumar R. Soil salinity: a serious environmental issue and plant growth promoting bacteria as one of the tools for its alleviation [J] . Saudi J Biol Sci, 2015, 22 (2) : 123-131.
- [3] Singh A. Soil salinization management for sustainable development: a review [J] . J Environ Manage, 2021, 277: 111383.
- [4] Colin L, Ruhnnow F, Zhu JK, et al. The cell biology of primary cell walls during salt stress [J] . Plant Cell, 2023, 35 (1) : 201-217.
- [5] Yu ZP, Duan XB, Luo L, et al. How plant hormones mediate salt stress responses [J] . Trends Plant Sci, 2020, 25 (11) : 1117-1130.
- [6] Zhang HM, Zhu JH, Gong ZZ, et al. Abiotic stress responses in plants [J] . Nat Rev Genet, 2022, 23 (2) : 104-119.
- [7] Jiang ZH, Zhou XP, Tao M, et al. Plant cell-surface GIPC sphingolipids sense salt to trigger Ca^{2+} influx [J] . Nature, 2019, 572 (7769) : 341-346.
- [8] Anderson CT, Kieber JJ. Dynamic construction, perception, and remodeling of plant cell walls [J] . Annu Rev Plant Biol, 2020, 71: 39-69.
- [9] Voxeur A, Höfte H. Cell wall integrity signaling in plants: to grow or not to grow that' s the question [J] . Glycobiology, 2016, 26 (9) : 950-960.
- [10] Liu JW, Zhang W, Long SJ, et al. Maintenance of cell wall integrity under high salinity [J] . Int J Mol Sci, 2021, 22 (6) : 3260.
- [11] Hamann T. The plant cell wall integrity maintenance mechanism—a case study of a cell wall plasma membrane signaling network [J] . Phytochemistry, 2015, 112: 100-109.
- [12] Feng W, Kita D, Peaucelle A, et al. The *FERONIA* receptor kinase maintains cell-wall integrity during salt stress through Ca^{2+} signaling [J] . Curr Biol, 2018, 28 (5) : 666-675.e5.
- [13] Bacete L, Hamann T. The role of mechanoperception in plant cell wall integrity maintenance [J] . Plants, 2020, 9 (5) : 574.
- [14] Rui Y, Dinneny JR. A wall with integrity: surveillance and maintenance of the plant cell wall under stress [J] . New Phytol, 2020, 225 (4) : 1428-1439.
- [15] Newman RH, Hill SJ, Harris PJ. Wide-angle X-ray scattering and solid-state nuclear magnetic resonance data combined to test models for cellulose microfibrils in mung bean cell walls [J] . Plant Physiol, 2013, 163 (4) : 1558-1567.
- [16] Paredes AR, Somerville CR, Ehrhardt DW. Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with microtubules [J] . Science, 2006, 312 (5779) : 1491-1495.
- [17] Gutierrez R, Lindeboom JJ, Paredes AR, et al. *Arabidopsis* cortical microtubules position cellulose synthase delivery to the plasma membrane and interact with cellulose synthase trafficking compartments [J] . Nat Cell Biol, 2009, 11 (7) : 797-806.
- [18] McFarlane HE, Döring A, Persson S. The cell biology of cellulose synthesis [J] . Annu Rev Plant Biol, 2014, 65: 69-94.
- [19] Persson S, Paredes A, Carroll A, et al. Genetic evidence for three unique components in primary cell-wall cellulose synthase complexes in *Arabidopsis* [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104 (39) : 15566-15571.
- [20] McFarlane HE, Watanabe Y, Yang WL, et al. Golgi- and trans-Golgi network-mediated vesicle trafficking is required for wax secretion from epidermal cells [J] . Plant Physiol, 2014, 164 (3) : 1250-1260.
- [21] Endler A, Kesten C, Schneider R, et al. A mechanism for sustained cellulose synthesis during salt stress [J] . Cell, 2015, 162 (6) : 1353-1364.
- [22] Scheller HV, Ulvskov P. Hemicelluloses [J] . Annu Rev Plant Biol, 2010, 61: 263-289.
- [23] Pauly M, Gille S, Liu LF, et al. Hemicellulose biosynthesis [J] . Planta, 2013, 238 (4) : 627-642.
- [24] Park YB, Cosgrove DJ. Xyloglucan and its interactions with other components of the growing cell wall [J] . Plant Cell Physiol, 2015, 56 (2) : 180-194.
- [25] Zabolina OA, van de Ven W TG, Freshour G, et al. *Arabidopsis* *XXT5* gene encodes a putative alpha-1, 6-xylosyltransferase that is involved in xyloglucan biosynthesis [J] . Plant J, 2008, 56 (1) : 101-115.
- [26] Zabolina OA, Avci U, Cavalier D, et al. Mutations in multiple *XXT* genes of *Arabidopsis* reveal the complexity of xyloglucan biosynthesis [J] . Plant Physiol, 2012, 159 (4) : 1367-1384.
- [27] Brown DM, Goubet F, Wong VW, et al. Comparison of five xylan

- synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis [J]. *Plant J*, 2007, 52 (6) : 1154-1168.
- [28] Lee CH, Zhong RQ, Ye ZH. *Arabidopsis* family GT43 members are xylan xylosyltransferases required for the elongation of the xylan backbone [J]. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53 (1) : 135-143.
- [29] Verherbruggen Y, Yin L, Oikawa A, et al. Mannan synthase activity in the CSLD family [J]. *Plant Signal Behav*, 2011, 6 (10) : 1620-1623.
- [30] Caffall KH, Mohnen D. The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides [J]. *Carbohydr Res*, 2009, 344 (14) : 1879-1900.
- [31] Mohnen D. Pectin structure and biosynthesis [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11 (3) : 266-277.
- [32] Atmodjo MA, Hao ZY, Mohnen D. Evolving views of pectin biosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 747-779.
- [33] Harholt J, Suttangkakul A, Vibe Scheller H. Biosynthesis of pectin [J]. *Plant Physiol*, 2010, 153 (2) : 384-395.
- [34] Wolf S, Mouille G, Pelloux J. Homogalacturonan methylesterification and plant development [J]. *Mol Plant*, 2009, 2 (5) : 851-860.
- [35] Delmas F, Séveno M, Northey JGB, et al. The synthesis of the rhamnogalacturonan II component 3-deoxy-D-manno-2-octulosonic acid (Kdo) is required for pollen tube growth and elongation [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59 (10) : 2639-2647.
- [36] Byrt CS, Munns R, Burton RA, et al. Root cell wall solutions for crop plants in saline soils [J]. *Plant Sci*, 2018, 269: 47-55.
- [37] Cosgrove DJ. Growth of the plant cell wall [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, 6 (11) : 850-861.
- [38] Wang T, Park YB, Caporini MA, et al. Sensitivity-enhanced solid-state NMR detection of expansin's target in plant cell walls [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110 (41) : 16444-16449.
- [39] Phyto P, Wang T, Xiao CW, et al. Effects of pectin molecular weight changes on the structure, dynamics, and polysaccharide interactions of primary cell walls of *Arabidopsis thaliana*: insights from solid-state NMR [J]. *Biomacromolecules*, 2017, 18 (9) : 2937-2950.
- [40] Miart F, Desprez T, Biot E, et al. Spatio-temporal analysis of cellulose synthesis during cell plate formation in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2014, 77 (1) : 71-84.
- [41] Zhang SS, Sun L, Dong XR, et al. Cellulose synthesis genes *CESA6* and *CSI₁* are important for salt stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2016, 58 (7) : 623-626.
- [42] Tang YJ, Wang MH, Cao LY, et al. OsUGE3-mediated cell wall polysaccharides accumulation improves biomass production, mechanical strength, and salt tolerance [J]. *Plant Cell Environ*, 2022, 45 (8) : 2492-2507.
- [43] Li ST, Zhang L, Wang Y, et al. Knockdown of a cellulose synthase gene *BoiCesA* affects the leaf anatomy, cellulose content and salt tolerance in broccoli [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 41397.
- [44] Nagashima Y, Ma ZY, Liu XT, et al. Multiple quality control mechanisms in the ER and TGN determine subcellular dynamics and salt-stress tolerance function of *KORRIGAN1* [J]. *Plant Cell*, 2020, 32 (2) : 470-485.
- [45] Dabravolski SA, Isayenkov SV. The regulation of plant cell wall organisation under salt stress [J]. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1118313.
- [46] Yan JW, Huang Y, He H, et al. Xyloglucan endotransglucosylase-hydrolase30 negatively affects salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70 (19) : 5495-5506.
- [47] Xu PP, Fang S, Chen HY, et al. The brassinosteroid-responsive xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase 19 (*XTH19*) and *XTH23* genes are involved in lateral root development under salt stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2020, 104 (1) : 59-75.
- [48] Shomer I, Novacky AJ, Pike SM, et al. Electrical potentials of plant cell walls in response to the ionic environment [J]. *Plant Physiol*, 2003, 133 (1) : 411-422.
- [49] Gigli-Bisceglia N, van Zelm E, Huo WY, et al. *Arabidopsis* root responses to salinity depend on pectin modification and cell wall sensing [J]. *Development*, 2022, 149 (12) : dev200363.
- [50] Yan JW, He H, Fang L, et al. Pectin methylesterase31 positively regulates salt stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2018, 496 (2) : 497-501.
- [51] Chen J, Chen XH, Zhang QF, et al. A cold-induced pectin methylesterase inhibitor gene contributes negatively to freezing tolerance but positively to salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *J Plant Physiol*, 2018, 222: 67-78.
- [52] Mahajan M, Yadav SK. Overexpression of a tea flavanone 3-hydroxylase gene confers tolerance to salt stress and *Alternaria solani* in transgenic tobacco [J]. *Plant Mol Biol*, 2014, 85 (6) : 551-573.
- [53] Yan JW, Liu Y, Yang L, et al. Cell wall β -1, 4-galactan regulated

- by the BPC1/BPC2-GALS1 module aggravates salt sensitivity in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Mol Plant*, 2021, 14 (3): 411-425.
- [54] Yan JW, Liu Y, Yan JW, et al. The salt-activated CBF1/CBF2/CBF3-GALS1 module fine-tunes galactan-induced salt hypersensitivity in *Arabidopsis* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2023.
- [55] Zhu JH, Lee BH, Dellinger M, et al. A cellulose synthase-like protein is required for osmotic stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 2010, 63 (1): 128-140.
- [56] Zhao H, Li ZX, Wang YY, et al. Cellulose synthase-like protein OsCSLD4 plays an important role in the response of rice to salt stress by mediating abscisic acid biosynthesis to regulate osmotic stress tolerance [J]. *Plant Biotechnol J*, 2022, 20 (3): 468-484.
- [57] Liu HH, Ma Y, Chen N, et al. Overexpression of stress-inducible OsBURP16, the β subunit of polygalacturonase 1, decreases pectin content and cell adhesion and increases abiotic stress sensitivity in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37 (5): 1144-1158.
- [58] Jin J, Duan JL, Shan C, et al. Ethylene insensitive3-like2 (OsEIL2) confers stress sensitivity by regulating OsBURP16, the β subunit of polygalacturonase (PG1 β -like) subfamily gene in rice [J]. *Plant Sci*, 2020, 292: 110353.
- [59] Franck CM, Westermann J, Boisson-Dernier A. Plant malectin-like receptor kinases: from cell wall integrity to immunity and beyond [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 301-328.
- [60] Lin WW, Tang WX, Pan X, et al. *Arabidopsis* pavement cell morphogenesis requires *FERONIA* binding to pectin for activation of ROP GTPase signaling [J]. *Curr Biol*, 2022, 32 (3): 497-507.e4.
- [61] Tang WX, Lin WW, Zhou X, et al. Mechano-transduction via the pectin-*FERONIA* complex activates ROP6 GTPase signaling in *Arabidopsis* pavement cell morphogenesis [J]. *Curr Biol*, 2022, 32 (3): 508-517.e3.
- [62] Herger A, Dünser K, Kleine-Vehn J, et al. Leucine-rich repeat extensin proteins and their role in cell wall sensing [J]. *Curr Biol*, 2019, 29 (17): R851-R858.
- [63] Zhao CZ, Zayed O, Yu ZP, et al. Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115 (51): 13123-13128.
- [64] Dünser K, Gupta S, Herger A, et al. Extracellular matrix sensing by *FERONIA* and Leucine-Rich Repeat Extensins controls vacuolar expansion during cellular elongation in *Arabidopsis thaliana* [J]. *EMBO J*, 2019, 38 (7): e100353.
- [65] Sede AR, Borassi C, Wengier DL, et al. *Arabidopsis* pollen extensins LRX are required for cell wall integrity during pollen tube growth [J]. *FEBS Lett*, 2018, 592 (2): 233-243.
- [66] Galindo-Trigo S, Blanco-Touriñán N, DeFalco TA, et al. CrRLK1L receptor-like kinases HERK1 and ANJEA are female determinants of pollen tube reception [J]. *EMBO Rep*, 2020, 21 (2): e48466.
- [67] Lin W, Wang YH, Liu XY, et al. OsWAK112, A wall-associated kinase, negatively regulates salt stress responses by inhibiting ethylene production [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 751965.
- [68] Kaur R, Singh K, Singh J. A root-specific wall-associated kinase gene, HvWAK1, regulates root growth and is highly divergent in barley and other cereals [J]. *Funct Integr Genomics*, 2013, 13 (2): 167-177.
- [69] Van der Does D, Boutrot F, Engelsdorf T, et al. The *Arabidopsis* leucine-rich repeat receptor kinase MIK2/LRR-KISS connects cell wall integrity sensing, root growth and response to abiotic and biotic stresses [J]. *PLoS Genet*, 2017, 13 (6): e1006832.
- [70] Yu LJ, Nie JN, Cao CY, et al. Phosphatidic acid mediates salt stress response by regulation of MPK6 in *Arabidopsis thaliana* [J]. *New Phytol*, 2010, 188 (3): 762-773.
- [71] Zhou S, Chen QH, Li XY, et al. MAP65-1 is required for the depolymerization and reorganization of cortical microtubules in the response to salt stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Sci*, 2017, 264: 112-121.
- [72] Wang C, Li JJ, Yuan M. Salt tolerance requires cortical microtubule reorganization in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48 (11): 1534-1547.
- [73] Kesten C, Wallmann A, Schneider R, et al. The companion of cellulose synthase 1 confers salt tolerance through a Tau-like mechanism in plants [J]. *Nat Commun*, 2019, 10 (1): 857.
- [74] Lindwall G, Cole RD. Phosphorylation affects the ability of tau protein to promote microtubule assembly [J]. *J Biol Chem*, 1984, 259 (8): 5301-5305.