



植物DREPP基因家族研究进展

张洵¹, 喻娟娟^{1,3}, 王思竹¹, 李莹^{1*}, 戴绍军^{1,2*}

¹东北盐碱植被恢复与重建教育部重点实验室(东北林业大学), 哈尔滨 150040; ²上海师范大学生命科学学院, 植物种质资源开发协同创新中心, 上海 200234; ³河南师范大学生命科学学院, 新乡 453007

摘要 发育调节质膜多肽(DREPP)蛋白是一类与质膜相关的植物特异性蛋白, 具有结合磷脂酰肌醇磷酸(PtdInsP₃)、Ca²⁺/钙调蛋白(CaM)复合物、微管和微丝等多种功能, 在植物生长发育与逆境(低温和干旱等)应答过程中发挥重要作用。该文综述了植物DREPP家族成员的组成、蛋白质序列特征及其在发育与逆境应答过程中的生物学功能, 以期为深入认识DREPP参与的信号调控网络提供帮助。

关键词 DREPP, 植物发育, 非生物胁迫

张洵, 喻娟娟, 王思竹, 李莹, 戴绍军 (2019). 植物DREPP基因家族研究进展. 植物学报 54, 582–595.

发育调节质膜多肽(developmentally regulated plasma membrane polypeptide, DREPP)蛋白是一类与质膜相关的Ca²⁺结合蛋白。它可以通过与微管和微丝结合调节细胞骨架结构, 从而调控根和花粉管的发育(Zhu et al., 2013; Qin et al., 2014), 也可以参与脱落酸(abscisic acid, ABA)与水杨酸(salicylic acid, SA)介导的多种信号通路, 从而调控植物应答干旱与低温等非生物胁迫(Wang et al., 2018a, 2018b)。因此, 阐明DREPP的功能对于认识植物生长发育及抵御逆境的分子调控机制具有重要意义。

1 DREPP蛋白家族组成与进化关系

人们最早从烟草(*Nicotiana tabacum*)中克隆到DREPP编码基因(Gantet et al., 1996)。此后, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中发现了2个质膜定位的DREPP蛋白, 分别将其命名为质膜相关阳离子结合蛋白(plasma membrane-associated cation binding protein, PCaP) 1和2 (Ide et al., 2007; Kato et al., 2010a)。AtPCaP1和AtPCaP2分别被称为微管去稳定蛋白25 (microtubule-destabilizing protein 25, MDP25)和微管相关蛋白18 (microtubule-associated protein 18, MAP18) (Wang et al., 2007; Li et al.,

2011)。近年来, 人们陆续在几十种植物中发现了多个DREPP家族成员。我们用AtPCaP1 (AtMDP25)和AtPCaP2 (AtMAP18)的氨基酸序列在NCBI蛋白质数据库中进行BLAST搜索, 同时参考相关文献报道的DREPP蛋白质序列, 共得到191条DREPP蛋白序列(附表1)。我们对这些DREPP蛋白序列的完整性和功能结构域进行分析, 最终确定了79种植物中120条完整的DREPP蛋白(表1)。我们用MEGA7.0软件中的Clustal W方法对这120种DREPP蛋白的氨基酸序列进行多重比对, 并采用邻接法构建系统发生树(图1)。

根据进化关系分析结果, DREPP蛋白可分为A、B、C三个分支(图1)。A分支中除了3种DREPP来自单子叶植物兰科外, 其它DREPP均来自双子叶植物。B分支包含了十字花科DREPP蛋白和1种醉蝶花(*Tarenaya hassleriana*) DREPP蛋白。在C分支中, 除了2种DREPP来自双子叶植物番木瓜(*Carica papaya*)和长蒴黄麻(*Corchorus olitorius*)外, 其余11种DREPP蛋白都来自单子叶植物, 且以禾本科植物居多。DREPP蛋白的进化关系与植物系统进化关系基本一致。例如, 莴苣(*Lactuca sativa*)、黄花蒿(*Artemisia annua*)和向日葵(*Helianthus annuus*)都是菊科植物, 它们的DREPP蛋白在系统发生树上处于同一个小分

收稿日期: 2019-01-21; 接受日期: 2019-04-23

基金项目: 黑龙江省自然科学基金(No.2019001001)和中央高校基本科研业务费专项(No.2572017ET01, No.2572018BS03)

* 通讯作者。E-mail: ly7966@163.com; daishaojun@hotmail.com

表1 植物DREPP蛋白家族成员组成

Table 1 DREPP protein family members in plants

序号	物种名	拉丁名	缩写	科名	属名	蛋白质编号	参考文献
1	番茄	<i>Solanum lycopersicum</i>	Sl	茄科	茄属	XP_004248413.1	—
2	野生潘那利番茄	<i>S. pennellii</i>	Sp	茄科	茄属	XP_015055582.1	—
3	马铃薯	<i>S. tuberosum</i>	St	茄科	茄属	XP_006352621.1	—
4	风铃辣椒	<i>Capsicum baccatum</i>	Cb	茄科	辣椒属	PHT35828.1	Kim et al., 2017
5	黄灯笼辣椒	<i>C. chinense</i>	Cch	茄科	辣椒属	PHU04552.1	Kim et al., 2017
6	辣椒	<i>C. annuum</i>	Can	茄科	辣椒属	PHT70067.1	Kim et al., 2017
7	本氏烟草	<i>Nicotiana benthamiana</i>	Nb	茄科	烟草属	ASW15993.1	Huang et al., 2017
8	渐狭叶烟草	<i>N. attenuata</i>	Na	茄科	烟草属	XP_019226343.1	—
9	烟草	<i>N. tabacum</i>	Nt	茄科	烟草属	CAA69901.1	Logan et al., 1998
10	烟草	<i>N. tabacum</i>	Nt	茄科	烟草属	CAA69900.1	Logan et al., 1998
11	烟草	<i>N. tabacum</i>	Nt	茄科	烟草属	XP_016438748.1	—
12	烟草	<i>N. tabacum</i>	Nt	茄科	烟草属	X95957.1	Gantet et al., 1996
13	烟草	<i>N. tabacum</i>	Nt	茄科	烟草属	XP_016451342.1	—
14	绒毛状烟草	<i>N. tomentosiformis</i>	Nto	茄科	烟草属	XP_018631801.1	—
15	绒毛状烟草	<i>N. tomentosiformis</i>	Nto	茄科	烟草属	XP_009600368.1	—
16	林烟草	<i>N. sylvestris</i>	Ns	茄科	烟草属	XP_009763203.1	—
17	中粒咖啡	<i>Coffea canephora</i>	Cca	茜草科	咖啡属	CDP04109.1	—
18	小粒咖啡	<i>C. arabica</i>	Car	茜草科	咖啡属	XP_027089181.1	—
19	木犀榄	<i>Olea europaea</i> var. <i>sylvestris</i>	Oe	木犀科	木犀榄属	XP_022847863.1	—
20	木犀榄	<i>O. europaea</i> var. <i>sylvestris</i>	Oe	木犀科	木犀榄属	XP_022870576.1	—
21	芝麻	<i>Sesamum indicum</i>	Si	胡麻科	胡麻属	XP_011085144.1	—
22	中华猕猴桃	<i>Actinidia chinensis</i> var. <i>chinensis</i>	Ac	猕猴桃科	猕猴桃属	PSS11063.1	—
23	苹果	<i>Malus domestica</i>	Md	蔷薇科	苹果属	XP_008383239.1	—
24	月季	<i>Rosa chinensis</i>	Rch	蔷薇科	蔷薇属	XP_024156781.1	—
25	桃	<i>Prunus persica</i>	Pp	蔷薇科	桃属	XP_007212006.1	—
26	樱花	<i>P. yedoensis</i> var. <i>nudiflora</i>	Py	蔷薇科	桃属	PQP97549.1	—
27	甜樱桃	<i>P. avium</i>	Pa	蔷薇科	桃属	XP_021822163.1	—
28	刺苞菜蓟	<i>Cynara cardunculus</i> var. <i>scolymus</i>	Cc	菊科	菜蓟属	XP_024964532.1	—
29	刺苞菜蓟	<i>C. cardunculus</i> var. <i>scolymus</i>	Cc	菊科	菜蓟属	KVH87676.1	Scaglione et al., 2016
30	莴苣	<i>Lactuca sativa</i>	Ls	菊科	莴苣属	XP_023745485.1	—
31	莴苣	<i>L. sativa</i>	Ls	菊科	莴苣属	XP_023768949.1	—
32	向日葵	<i>Helianthus annuus</i>	Ha	菊科	向日葵属	XP_021982589.1	—
33	向日葵	<i>H. annuus</i>	Ha	菊科	向日葵属	XP_022009496.1	—
34	黄花蒿	<i>Artemisia annua</i>	Aa	菊科	蒿亚属	PWA97158.1	Shen et al., 2018
35	蒺藜苜蓿	<i>Medicago truncatula</i>	Mt	豆科	苜蓿属	XP_013463310.1	—
36	地三叶	<i>Trifolium subterraneum</i>	Ts	豆科	三叶草属	GAU45950.1	Kaur et al., 2017
37	鹰嘴豆	<i>Cicer arietinum</i>	Ca	豆科	鹰嘴豆属	Q9SMK5	Subba et al., 2013
38	野生落花生	<i>Arachis ipaensis</i>	Ai	豆科	落花生属	XP_016197976.1	—
39	蔓花生	<i>A. duranensis</i>	Ad	豆科	落花生属	XP_015959777.1	—
40	百脉根	<i>Lotus japonicus</i>	Lj	豆科	百脉根属	AFK34640.1	—
41	菜豆	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Pv	豆科	菜豆属	AGV54625.1	—

表1 (续)

Table 1 (Continued)

序号	物种名	拉丁名	缩写	科名	属名	蛋白质编号	参考文献
42	大豆	<i>Glycine max</i>	Gm	豆科	大豆属	XP_003546380.1	Matthews et al., 2013
43	大豆	<i>G. max</i>	Gm	豆科	大豆属	NP_001237575.1	—
44	欧洲栓皮栎	<i>Quercus suber</i>	Qs	壳斗科	栎属	XP_023919313.1	—
45	土瓶草	<i>Cephalotus follicularis</i>	Cf	土瓶草科	土瓶草属	GAV80098.1	Fukushima et al., 2017
46	胡桃	<i>Juglans regia</i>	Jr	胡桃科	胡桃属	XP_018814574.1	—
47	甜橙	<i>Citrus sinensis</i>	Cs	芸香科	柑橘属	XP_006468602.1	—
48	克里曼丁桔	<i>C. clementina</i>	Ccl	芸香科	柑橘属	XP_006448565.1	—
49	大桉	<i>Eucalyptus grandis</i>	Eg	桃金娘科	桉属	XP_010051796.1	—
50	毛果杨	<i>Populus trichocarpa</i>	Pt	杨柳科	杨属	XP_006385859.1	—
51	毛果杨	<i>P. trichocarpa</i>	Pt	杨柳科	杨属	XP_006368838.1	—
52	蓖麻	<i>Ricinus communis</i>	Rc	大戟科	蓖麻属	XP_015583044.1	—
53	麻疯树	<i>Jatropha curcas</i>	Jc	大戟科	麻疯树属	XP_012088609.1	—
54	木薯	<i>Manihot esculenta</i>	Me	大戟科	木薯属	XP_021602838.1	—
55	橡胶树	<i>Hevea brasiliensis</i>	Hb	大戟科	橡胶树属	XP_021686108.1	—
56	糙叶山黄麻	<i>Parasponia andersonii</i>	Pan	榆科	南山黄麻属	PON44636.1	—
57	异色山黄麻	<i>Trema orientale</i>	To	椴树科	山黄麻属	PON83811.1	—
58	长蒴黄麻	<i>Corchorus olitorius</i>	Co	椴树科	黄麻属	OMO77743.1	—
59	博落回	<i>Macleaya cordata</i>	Mc	罂粟科	博落回属	OVA01374.1	Liu et al., 2017
60	莲	<i>Nelumbo nucifera</i>	Nn	睡莲科	莲属	XP_010260837.1	—
61	川桑	<i>Morus notabilis</i>	Mn	桑科	桑属	XP_010094633.1	—
62	葡萄	<i>Vitis vinifera</i>	Vv	葡萄科	葡萄属	XP_002263090.1	—
63	菠菜	<i>Spinacia oleracea</i>	So	藜科	菠菜属	KNA18787.1	Dohm et al., 2014
64	甜菜	<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	Bv	藜科	甜菜属	XP_010684190.2	—
65	甜菜	<i>B. vulgaris</i> subsp. <i>vulgaris</i>	Bv	藜科	甜菜属	KMT06194.1	Dohm et al., 2014
66	无油樟	<i>Amborella trichopoda</i>	Atr	无油樟科	无油樟属	XP_006859057.2	—
67	醉蝶花	<i>Tarenaya hassleriana</i>	Th	醉蝶花科	白花菜属	XP_010537158.1	—
68	芜菁	<i>Brassica rapa</i>	Br	十字花科	芸苔属	AHV84997.1	—
69	芜菁	<i>B. rapa</i>	Br	十字花科	芸苔属	XP_009133577.1	—
70	芜菁	<i>B. rapa</i>	Br	十字花科	芸苔属	RIA04026.1	—
71	芜菁	<i>B. rapa</i>	Br	十字花科	芸苔属	XP_009113907.1	—
72	芜菁	<i>B. rapa</i>	Br	十字花科	芸苔属	XP_009101693.1	—
73	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013660923.1	—
74	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	CDY66354.1	—
75	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013672014.1	—
76	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_022572533.1	—
77	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013717493.1	—
78	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013659410.1	—
79	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013730570.1	—
80	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013715242.1	—
81	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	XP_013733201.1	—
82	欧洲油菜	<i>B. napus</i>	Bn	十字花科	芸苔属	CDY63708.1	—
83	野甘蓝	<i>B. oleracea</i> var. <i>oleracea</i>	Bol	十字花科	芸苔属	XP_013602975.1	—

表1 (续)

Table 1 (Continued)

序号	物种名	拉丁名	缩写	科名	属名	蛋白质编号	参考文献
84	野甘蓝	<i>B. oleracea</i> var. <i>oleracea</i>	Bol	十字花科	芸苔属	XP_013610402.1	—
85	野甘蓝	<i>B. oleracea</i> var. <i>oleracea</i>	Bol	十字花科	芸苔属	XP_013596813.1	—
86	野甘蓝	<i>B. oleracea</i> var. <i>oleracea</i>	Bol	十字花科	芸苔属	XP_013619975.1	—
87	甘蓝	<i>B. oleracea</i>	Bo	十字花科	芸苔属	VDD40021.1	—
88	甘蓝	<i>B. oleracea</i>	Bo	十字花科	芸苔属	VDD37718.1	—
89	甘蓝	<i>B. oleracea</i>	Bo	十字花科	芸苔属	VDD25026.1	—
90	萝卜	<i>Raphanus sativus</i>	Rs	十字花科	萝卜属	XP_018471954.1	—
91	萝卜	<i>R. sativus</i>	Rs	十字花科	萝卜属	BAA99394.1	Yuasa and Mae-shima, 2000
92	萝卜	<i>R. sativus</i>	Rs	十字花科	萝卜属	XP_018437382.1	—
93	萝卜	<i>R. sativus</i>	Rs	十字花科	萝卜属	XP_018455198.1	—
94	山萵菜	<i>Eutrema salsugineum</i>	Es	十字花科	山萵菜属	XP_006413890.1	—
95	山萵菜	<i>E. salsugineum</i>	Es	十字花科	山萵菜属	XP_024011088.1	—
96	芥菜	<i>Capsella rubella</i>	Cr	十字花科	芥属	XP_006284474.1	—
97	芥菜	<i>C. rubella</i>	Cr	十字花科	芥属	XP_006279705.1	—
98	亚麻芥	<i>Camelina sativa</i>	Csa	十字花科	亚麻芥属	XP_010434307.1	—
99	亚麻芥	<i>C. sativa</i>	Csa	十字花科	亚麻芥属	XP_010441852.1	—
100	亚麻芥	<i>C. sativa</i>	Csa	十字花科	亚麻芥属	XP_010445250.1	—
101	天蓝遏蓝菜	<i>Noccaea caerulescens</i>	Nc	十字花科	菥蓂属	JAU60665.1	—
102	拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i>	At	十字花科	拟南芥属	Q96262.1	Ide et al., 2007
103	拟南芥	<i>A. thaliana</i>	At	十字花科	拟南芥属	NP_568636.1	Kato et al., 2010a
104	琴叶拟南芥	<i>A. lyrata</i> subsp. <i>lyrata</i>	Al	十字花科	拟南芥属	XP_002869944.1	—
105	琴叶拟南芥	<i>A. lyrata</i> subsp. <i>lyrata</i>	Al	十字花科	拟南芥属	XP_002863557.1	—
106	番木瓜	<i>Carica papaya</i>	Cp	番木瓜科	番木瓜属	XP_021901673.1	—
107	凤梨	<i>Ananas comosus</i>	Aco	凤梨科	凤梨属	OAY80473.1	Redwan et al., 2016
108	深圳拟兰	<i>Apostasia shenzhenica</i>	As	兰科	拟兰属	PKA54423.1	—
109	—	<i>Sarocalamus faberi</i>	Sf	兰科	—	ATE87948.1	—
110	小果野芭蕉	<i>Musa acuminata</i> subsp. <i>malaccensis</i>	Ma	芭蕉科	芭蕉属	XP_009409470.1	—
111	小兰屿蝴蝶兰	<i>Phalaenopsis equestris</i>	Phe	兰科	蝴蝶兰属	XP_020574860.1	—
112	铁皮石斛	<i>Dendrobium catenatum</i>	Dc	兰科	石斛属	XP_020688760.1	—
113	玉米	<i>Zea mays</i>	Zm	禾本科	玉蜀黍属	XP_020397542.1	—
114	玉米	<i>Z. mays</i>	Zm	禾本科	玉蜀黍属	ACG37450.1	Alexandrov et al., 2009
115	水稻	<i>Oryza sativa</i>	Os	禾本科	稻属	NP_001042508.1	Yamada et al., 2015
116	水稻	<i>O. sativa</i>	Os	禾本科	稻属	NP_001046572.1	Yamada et al., 2015
117	盐地鼠尾粟	<i>Sporobolus virginicus</i>	Sv	禾本科	鼠尾粟属	LC342075.1	Theerawitaya et al., 2018
118	二穗短柄草	<i>Brachypodium distachyon</i>	Bd	禾本科	短柄草属	XP_003572598.1	—
119	高粱	<i>Sorghum bicolor</i>	Sb	禾本科	高粱属	XP_002453713.1	—
120	—	<i>Dichanthelium oligosanthes</i>	Do	禾本科	二型花属	OEL25601.1	Studer et al., 2016

支。欧洲油菜(*Brassica napus*)与甘蓝(*B. oleracea*)和芜菁(*B. rapa*)的亲缘关系较近, 它们的DREPP蛋

白也都被分在B类(图1)。但并不是所有的单子叶或双子叶植物的DREPP在一个大分支里, 可能是DREPP

在植物进化过程中发生了变异。

2 DREPP蛋白序列特征

DREPP蛋白的氨基酸序列一般可分为氨基端区域、中央区域和羧基端区域(图2A), 但AtPCaP2只包含氨基端区域和羧基端区域两部分(Vosolsobě et al., 2017)(图2B)。DREPP蛋白的氨基端区域约含23个高度保守的氨基酸残基, 被称为N23域。AtPCaP1和AtPCaP2的N23域中第2位甘氨酸(Gly2)为豆蔻酰化位点, 第5–23位氨基酸为静电互作区, 豆蔻酰化和静电互作区参与AtDREPPs的质膜定位过程(Vosolsobě et al.,

2017)。DREPP蛋白氨基端氨基酸序列比对结果(图2C)表明, Gly2在双子叶植物DREPP中高度保守, 在单子叶植物中不保守。由此可见, 单子叶植物DREPP的定位可能与豆蔻酰化无关, 其可能通过其它氨基酸序列与质膜结合。Gly2也是Ca²⁺/钙调蛋白(calmodulin, CaM)复合物和磷脂酰肌醇磷酸(phosphatidylinositol phosphates, PtdInsPs)结合DREPP的关键位点(Kato et al., 2010b)。据报道, AtPCaP2的N23域缺失将导致其丧失与PtdInsPs结合的能力(Kato et al., 2013)。N23域中第4位色氨酸(Trp4)和第16位苯丙氨酸(Phe16)在DREPP家族成员中高度保

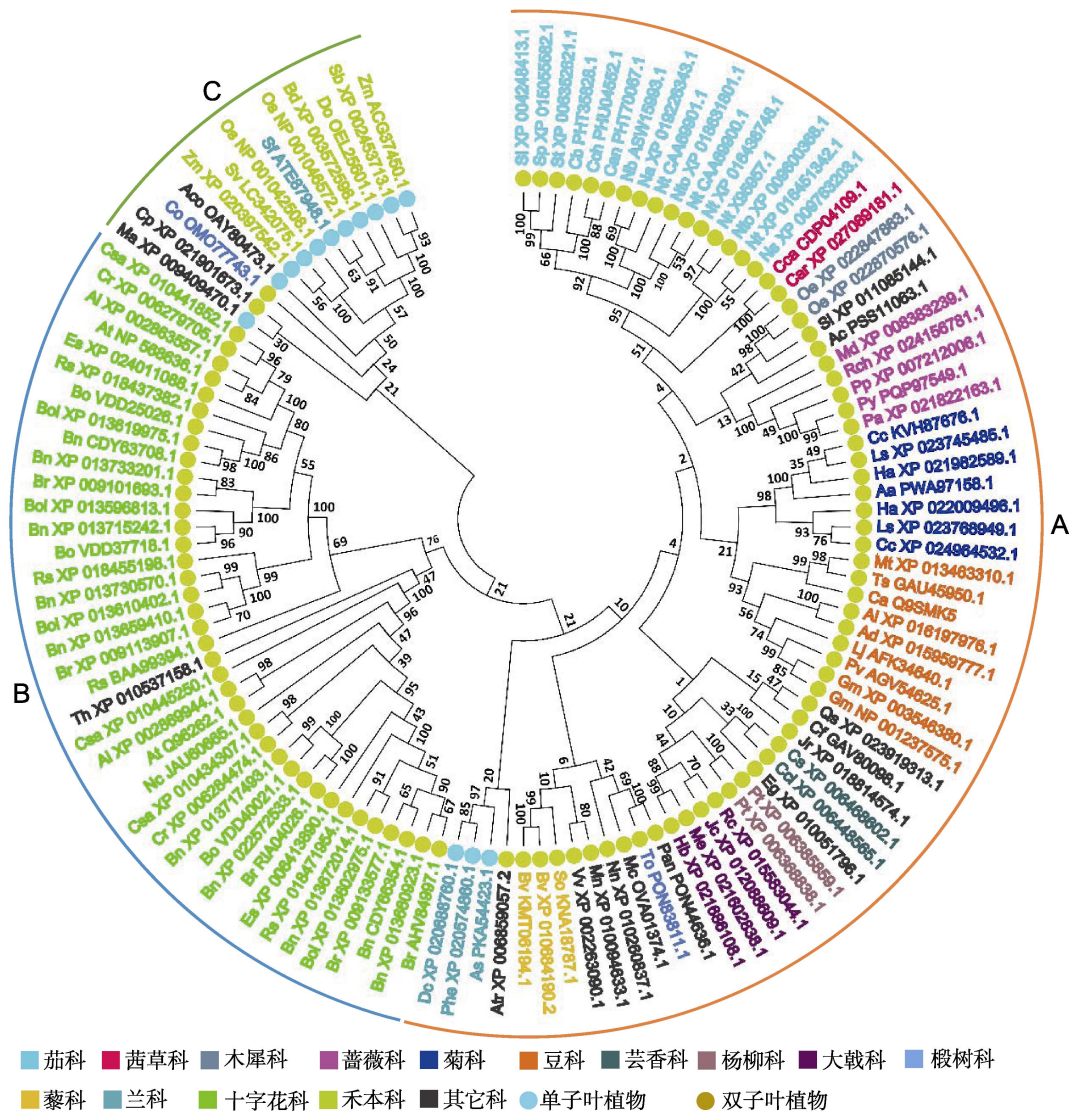


图1 DREPP蛋白家族进化关系

Figure 1 Evolutionary relationship of DREPP protein family

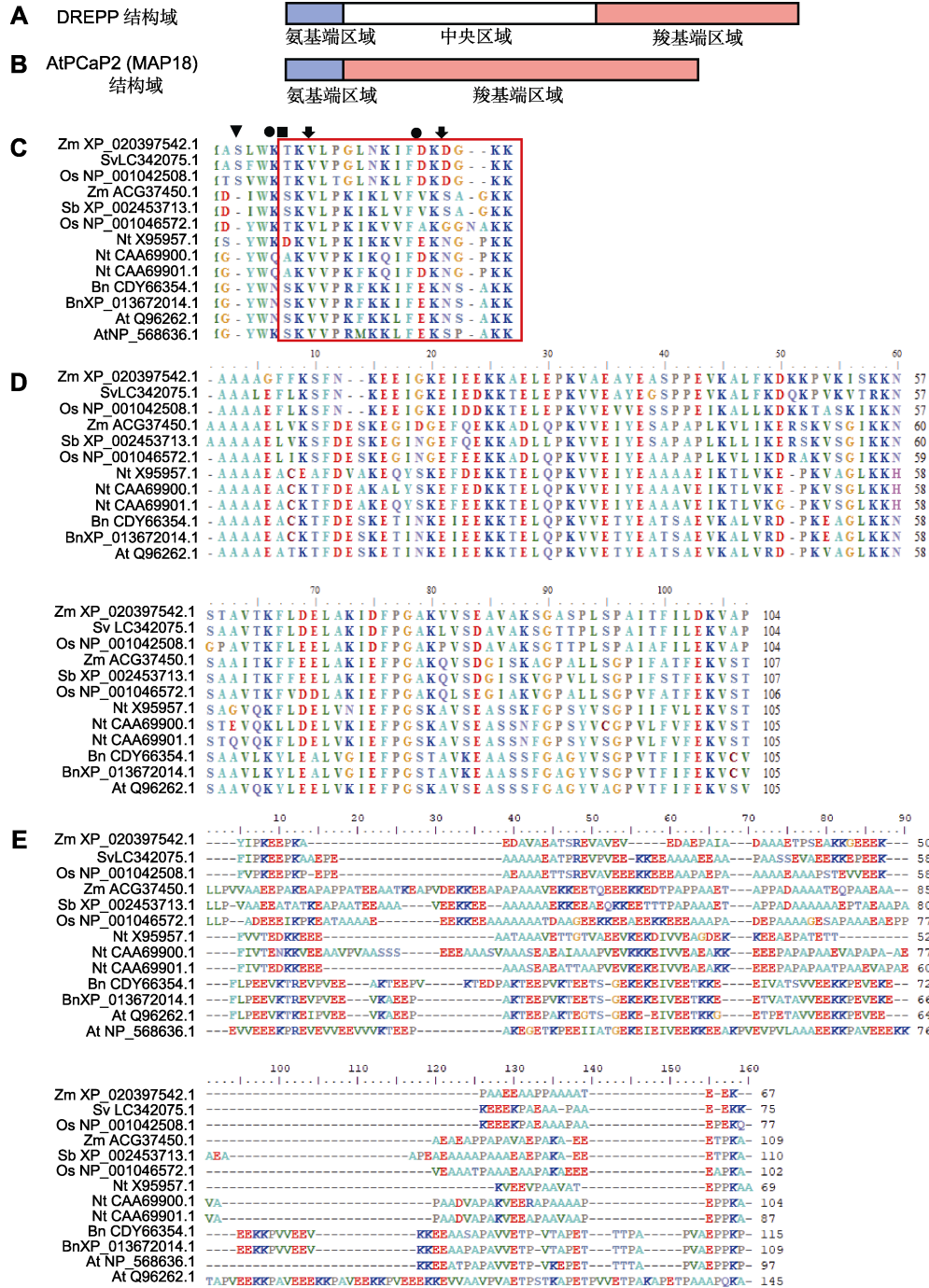


图2 植物DREPP蛋白功能结构域示意图

(A) DREPP蛋白功能结构域; (B) AtPCaP2/AtMAP18蛋白功能结构域; (C) DREPP蛋白氨基端区域氨基酸序列(三角形和圆形分别表示推测的豆蔻酰化位点和高度保守位点, 正方形表示推测的微丝切割位点, 箭头表示推测的微管结合位点, 红框为质膜静电互作区); (D) DREPP蛋白中央区域氨基酸序列; (E) DREPP蛋白羧基端区域氨基酸序列

Figure 2 Schematic diagram of functional domains of plant DREPP proteins

(A) General functional domains of DREPP proteins; (B) Functional domains of AtPCaP2/AtMAP18; (C) Amino acid sequences of N-terminal domain of DREPP proteins (The speculative N-myristoylation site and highly conserved sites are labelled with a triangle and circles respectively, squares represent speculative microfilament cutting sites, arrows represent speculative microtubule binding sites, the region interacting electrostatically with the plasma membrane is highlighted in a red box); (D) Amino acid sequences of the central domain of DREPP proteins; (E) Amino acid sequences of C-terminal domain of DREPP proteins

守(图2C)。水稻(*Oryza sativa*) OsDREPP2的Trp4和Phe16是Ca²⁺/CaM结合的重要位点, Trp4和Phe16的突变会降低OsDREPP2与Ca²⁺/CaM结合的能力(Yamada et al., 2015)。AtPCaP1的N23域中第5位天冬氨酸(Asn5)是切割微丝的关键位点, Asn5的突变会导致其切割微丝能力减弱(Qin et al., 2014); 第7位和第18位赖氨酸(Lys)是结合微管的关键位点, 这2个位点突变将导致其丧失结合微管的能力(Li et al., 2011)。因此推测, N23第5、7和18位的氨基酸可能是DREPP与微丝和微管结合的重要位点。DREPP蛋白的中央区域由约110个高度保守的氨基酸组成(图2D), 羧基端区域氨基酸不保守(图2E)。

3 DREPP参与Ca²⁺介导的PtdInsPs信号转导途径

PtdInsPs是植物生物膜中含量较低的一类磷脂, 对于细胞信号转导、细胞结构维持、膜流动性调控以及物质转运等过程具有重要作用(Kaadige and Ayer, 2006)。正常情况下, AtDREPPs可以与磷脂酰肌醇-3,4-二磷酸(phosphatidylinositol 3,4-bisphosphate, PtdIns(3,4)P₂)、磷脂酰肌醇-3,5-二磷酸(PtdIns(3,5)P₂)和磷脂酰肌醇-4,5-二磷酸(PtdIns(4,5)P₂)肌醇环上的磷酸根稳定结合, 形成AtDREPPs/PtdInsPs复合体, 并结合到细胞膜上(Nagasaki-Ta-keuchi et al., 2008; Kato et al., 2010a)。当植物细胞感受到外界信号时, 细胞膜上的钙离子通道被激活, 胞外Ca²⁺内流, 导致细胞内Ca²⁺浓度升高, Ca²⁺与胞质中CaM结合, 形成大量Ca²⁺/CaM复合体。Ca²⁺/CaM复合体与PtdInsP₂竞争性结合AtDREPPs的N23域, 促使AtDREPPs与PtdInsP₂解离(Nagasaki-Ta-keuchi et al., 2008; Kato et al., 2010a)。游离的PtdInsP₂被磷脂酶C (phospholipase C, PLC)水解为肌醇三磷酸(inositol trisphosphates, InsP₃)和二酰基甘油(diacyl glycerol, DAG)。InsP₃刺激胞外Ca²⁺进入细胞, 使胞内Ca²⁺浓度上升并进一步参与信号转导(Hunt et al., 2004; 邱丽丽等, 2017); DAG迅速被磷酸化为磷脂酸(phosphatidic acid, PA), PA作为信号分子, 参与多种信号转导途径(Testerink and Mun- nik, 2005; Zhang et al., 2014)。游离的AtDREPPs从质膜转至细胞质中, 参与调控植物生长发育及逆境胁

迫应答。

4 DREPP抑制微管聚合

微管在植物生长发育过程中发挥至关重要的作用, 微管的稳定性、组织结构和动力学都受到微管调控蛋白的调控(Buschmann and Lloyd, 2008)。AtPCaP1可在体内外直接与微管结合并使微管不稳定, 从而促进微管的体外解聚(Li et al., 2011)。与AtPCaP1同属于拟南芥DREPP蛋白家族的AtPCaP2也是微管结合蛋白, 其通过去稳定微管骨架调控拟南芥细胞的各向异性生长(Wang et al., 2007)。对水稻OsDREPP2的研究表明, 微管蛋白和三磷酸鸟苷(guanosine tri-phosphate, GTP)共孵育时, 微管聚合程度增加。当OsDREPP2加入到微管蛋白中, 微管聚合明显受到抑制, 且OsDREPP2浓度越高抑制作用越明显(Yamada et al., 2015)。盐地鼠尾粟(*Sporobdus virginicus*)的SvDREPP1与OsDREPP2一样, 也可作为微管去稳定因子抑制微管聚合(Theerawitaya et al., 2018)。

5 DREPP调控植物生长发育

AtPCaP2在拟南芥各器官均有不同程度的表达, 但在根/根毛、下胚轴和花粉/花粉管中的表达量较高(Wang et al., 2007; Kato et al., 2010a), 这暗示AtPCaP2可能在根毛和花粉管等顶端生长的细胞中发挥重要作用。

5.1 调节根定向生长

植物根部细胞周质微管动态变化调节细胞伸长和形态建成, 对于根部极性生长具有重要作用。AtPCaP2在根部组织中主要在伸长区表达, 而在根尖没有表达(Wang et al., 2007)。野生型拟南芥根表皮细胞微管的排列与细胞长轴方向平行, 而AtPCaP2过表达植株的根部微管排列较乱, 呈斜向或纵向排列(Wang et al., 2007)。对根尖微管阵列数目的分析表明, 过表达AtPCaP2对细胞周期和细胞分裂无影响。在拟南芥中, 过表达AtPCaP2会导致根部呈偏左性生长。用微管解聚试剂黄草消(oryzalin)处理后, 过表达AtPCaP2拟南芥植株与野生型植株根部都发生偏左性生长, 过表达植株偏左性生长更明显, 而atpcap2突变体植株保持正常向地性生长(Wang et al., 2018a)。因此,

AtPCaP2可能是作为微管去稳定因子,可能通过与周质微管结合来抑制微管蛋白聚合,从而调控周质微管排列,调节根部定向生长。

5.2 调控根毛生长

AtPCaP2在拟南芥根毛中的表达量较高,这暗示其在根毛中发挥重要作用(Wang et al., 2007; Kato et al., 2010a)。atpcap2突变体与AtPCaP2过表达植株的根毛比野生型短。AtPCaP2过表达植株的根毛分叉数量明显增加,并且根毛顶端和亚顶端区域生长异常,且根毛中短微丝片段的数量是野生型根毛的2倍,而atpcap2突变体植株根毛中短微丝片段的数量仅有野生型的1/2 (Zhu et al., 2013)。由此推测,AtPCaP2通过调节根毛顶端和亚顶端区域的微丝组织动态调控根毛生长。

ROPs (Rho-related GTPase from plants)是一类植物特有的调控根毛生长发育的小G蛋白(Kost, 2008; Lee and Yang, 2008)。拟南芥有11个ROPs,其中ROP2、ROP4和ROP6参与调控根毛的生长(Jones et al., 2002)。ROP4和ROP6在拟南芥根毛的生长调控中与ROP2的功能相反。rop2突变体和ROP2过表达体的根毛生长表型分别与atpcap2突变体和AtPCaP2过表达体一致,这暗示AtPCaP2可能与ROP2参与相同的信号途径,从而调控根毛生长。细胞质中的AtRhoGDI1 (RhoGTPase GDP dissociation inhibitor 1)也被称为SCN1 (Super centipede 1),可与ROPs结合形成复合体,并抑制ROPs的活性(Carol et al., 2005)。体内与体外实验证实,AtPCaP2可与无活性的ROP2结合,正调控ROP2的活性。进一步实验证明,AtPCaP2可与AtRhoGDI1 (SCN1)竞争结合无活性的ROP2,解除AtRhoGDI1 (SCN1)对ROP2的负调控。AtPCaP2的N23域缺失导致其与ROP2结合能力丧失。由此推测,N23域是AtPCaP2与ROP2相互作用的关键结构域(Kang et al., 2017)。然而,AtPCaP2微丝切割活性位点(每个VEEKK基序中的第1个E和第2个K)的突变并未影响其与ROP2的结合,说明AtPCaP2切割微丝的活性变化不影响其与ROP2的结合。由此推测,AtPCaP2与AtRhoGDI1/SCN1竞争结合无活性的ROP2,有助于无活性的ROP2转变为有活性,激活ROP2下游信号途径,从而调节根毛的极性生长(Kang et al., 2017)。

5.3 调控花粉管生长

AtPCaP1和AtPCaP2在拟南芥花粉与花粉管中的表达量均很高。atpcap2突变体与AtPCaP2过表达体的花粉管扭曲,生长方向异常,甚至环绕胚珠生长,无法完成受精,从而造成结实率下降。atpcap2突变体与AtPCaP2过表达体花粉管顶端及亚顶端区内微丝的组织排列方式发生改变。此外,免疫共沉淀实验结果表明,AtPCaP1可直接与微丝结合并具有微弱的微丝切割活性;在 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1} \text{Ca}^{2+}$ 的条件下,微丝切割活性明显增强。与野生型相比,atpcap1突变体植株花粉管亚顶端的微丝束更大,且密度更高,这表明AtPCaP1的缺失导致花粉管亚顶端微丝无法被切割。同时,将AtPCaP1中微丝与 Ca^{2+} 结合关键位点(分别为Asn5和184–188位VEEKK域中E185和K188)突变后,回补atpcap1突变体,无法恢复其正常花粉管表型。由此推测,AtPCaP1和AtPCaP2通过调节花粉管顶端及亚顶端微丝的组织排列和动态变化调控花粉管顶端生长(Zhu et al., 2013; Qin et al., 2014)。

5.4 抑制下胚轴生长

AtPCaP2也是微管结合蛋白,高浓度AtPCaP2抑制微管聚合。AtPCaP2过表达植株的下胚轴细胞内微管排列混乱;下胚轴表皮细胞肿胀,细胞伸长被抑制;铺板细胞突起数明显减少,细胞边缘光滑(Wang et al., 2007)。此外,与野生型相比,AtPCaP1过表达植株的下胚轴细胞更短,细胞内微管排列方向异常。在 $1 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1} \text{CaCl}_2$ 的条件下,AtPCaP1过表达植株的下胚轴细胞内微管明显被破坏,野生型植株的微管受到轻微损伤,而atpcap1突变体植株的微管无变化。由此推测,AtPCaP1和AtPCaP2都可以依赖 Ca^{2+} 结合微管,破坏微管的稳定性,抑制下胚轴细胞伸长(Li et al., 2011)。

6 DREPP参与植物胁迫应答

6.1 干旱胁迫应答

干旱是农业生产中一种常见的非生物胁迫,严重制约植物生长发育和生产力(Fleta-Soriano and Munné-Bosch, 2016)。植物可以通过细胞膜上特异的受体和信号转导系统感知并转导外界环境中的干旱胁迫信号,激活或抑制下游相关基因(如RD29A、KIN1和

KIN2)的表达,进而抵御干旱胁迫。随着干旱胁迫时间的延长, *AtPCaP2*在子叶、下胚轴、主根和侧根的表达逐渐升高。在干旱胁迫下, *AtPCaP2*过表达植株的种子萌发率高于野生型和*atpcap2*突变体。这表明,在干旱胁迫下, *AtPCaP2*对种子的萌发具有正向调节作用。研究表明, *SnRK2s* (*SNF1*-related kinase 2s)和*PRs* (pathogenesis-related)分别通过ABA和SA介导的信号通路影响植物的耐旱性。ABA能够激活*SnRK2s*等蛋白激酶,诱导ABA依赖的转录因子的表达,如*ABIs* (abscisic acid insensitive)和*ABFs* (abscisic acid responsive element binding factor) (Trivedi et al., 2016),进而促进下游ABA响应基因表达,抵御逆境。此外, SA响应基因(如*PR1*、*PR2*和*PR5*)也参与植物对干旱胁迫的响应(Ichimura et al., 2000; Liu et al., 2013)。外源施加ABA和SA诱导*AtPCaP2*大量表达。在*AtPCaP2*过表达植株中,受ABA调控的干旱应答基因(*SnRK2.2*、*SnRK2.3*、*SnRK2.6*、*ABF1*、*ABF2*、*ABF3*和*ABF4*),受SA调控的干旱应答基因(*PR1*、*PR2*和*PR5*),以及*RD29A*、*KIN1*和*KIN2*等其它干旱应答基因,在ABA、SA和干旱处理后表达量都明显上调(Wang et al., 2018b)。研究表明,水稻含有B-box锌指结构域的*OsBBX25*蛋白在干旱胁迫时可上调干旱应答基因*KIN1*、*RD22*和*RD29A*的表达,参与植物逆境响应(刘焱等, 2012)。而DREPP蛋白同样可以调控胁迫相关基因的表达。由此推测, *AtPCaP2*可能通过DREPP功能结构域参与ABA和SA信号通路调节的干旱胁迫应答。

6.2 低温胁迫应答

低温限制植物在地球上的分布,减少作物产量,是一种常见的非生物胁迫(Shi et al., 2018)。低温胁迫能快速诱导CBFs (C-repeat binding factors)转录因子的表达,从而激活下游冷应答(cold-regulated, COR)基因的表达(Zhu, 2016)。随着低温处理时间的延长,拟南芥根、子叶、叶片和花中的*AtPCaP2*表达量逐渐上升。在低温胁迫条件下,过表达*AtPCaP2*的拟南芥植株耐寒能力明显高于野生型和*atpcap2*突变体。在低温和ABA处理条件下, *AtPCaP2*分别正调控低温响应基因(*CBF1*、*CBF3*、*KIN1*、*KIN2*、*RD29A*和*COR15B*)和ABA响应基因(*SnRK2.2*、*SnRK2.3*和

ABFs)的表达,负调控低温响应基因*CBF2*的表达。*CBF1*、*CBF2*和*CBF3*是植物抵抗低温胁迫的主要调控因子。*CBF1*和*CBF3*正向调控下游冷胁迫响应基因的表达,而*CBF2*是冷信号负调节因子,负调节*CBF1*和*CBF3*在低温胁迫下的表达(Novillo et al., 2004)。当植株受到低温胁迫时, CBFs被激活,调控其下游CORs基因(*COR15A*、*COR15B*、*RD29A*、*RD29B*、*KIN1*和*KIN2*等)的表达(Novillo et al., 2007),从而提高植株耐寒性。由此推测, *AtPCaP2*可能参与调控CBF-COR信号途径和ABA依赖的低温应答途径(Wang et al., 2018a)。

6.3 免疫应答

对烟草DREPP家族成员PtBP1的研究表明,烟草花叶病毒(tobacco mosaic virus, TMV)侵染烟草植株3天后, *PeaT1*沉默植株叶片的损伤程度约为野生型烟草的3倍, *PeaT1*的沉默减弱了烟草对TMV的抗性。*PeaT1*是一种来自真菌病原体链格孢菌的蛋白诱导因子,可以诱导包括烟草在内的各种植物的防御反应并增强抗病性(Mao et al., 2010)。经*PeaT1*处理后,与野生型相比, PtBP1沉默植物中*PR1a* (pathogenesis-related protein 1a)、*PR1b* (pathogenesis-related protein 1b)和*PAL* (phenylalanine ammonia lyase)的表达量显著降低,推测PtBP1可能通过介导病原相关基因的表达提高植株的抗病性(Meng et al., 2018)。

7 展望

DREPPs通过Ca²⁺依赖的方式调节微丝和微管的组织排列,从而调控植物的生长发育;并可通过调控ABA和SA等信号途径参与植物应答干旱和低温等逆境胁迫过程(图3),但是其详细的调控机理目前并不清楚。近年来,我们利用蛋白质组学和分子生物学技术(喻娟娟和戴绍军, 2009),发现星星草(*Puccinellia tenuiflora*)根中DERPP蛋白质丰度和基因表达水平在应答盐碱和H₂O₂胁迫时均显著上升(Zhang et al., 2013; Zhao et al., 2016; Yu et al., 2018),暗示DREPP在应答盐碱和氧化胁迫时也发挥重要作用。然而, DERPP在花粉管和下胚轴中如何调控微管和微丝的动态变化?与哪些成员相互作用调节ABA信

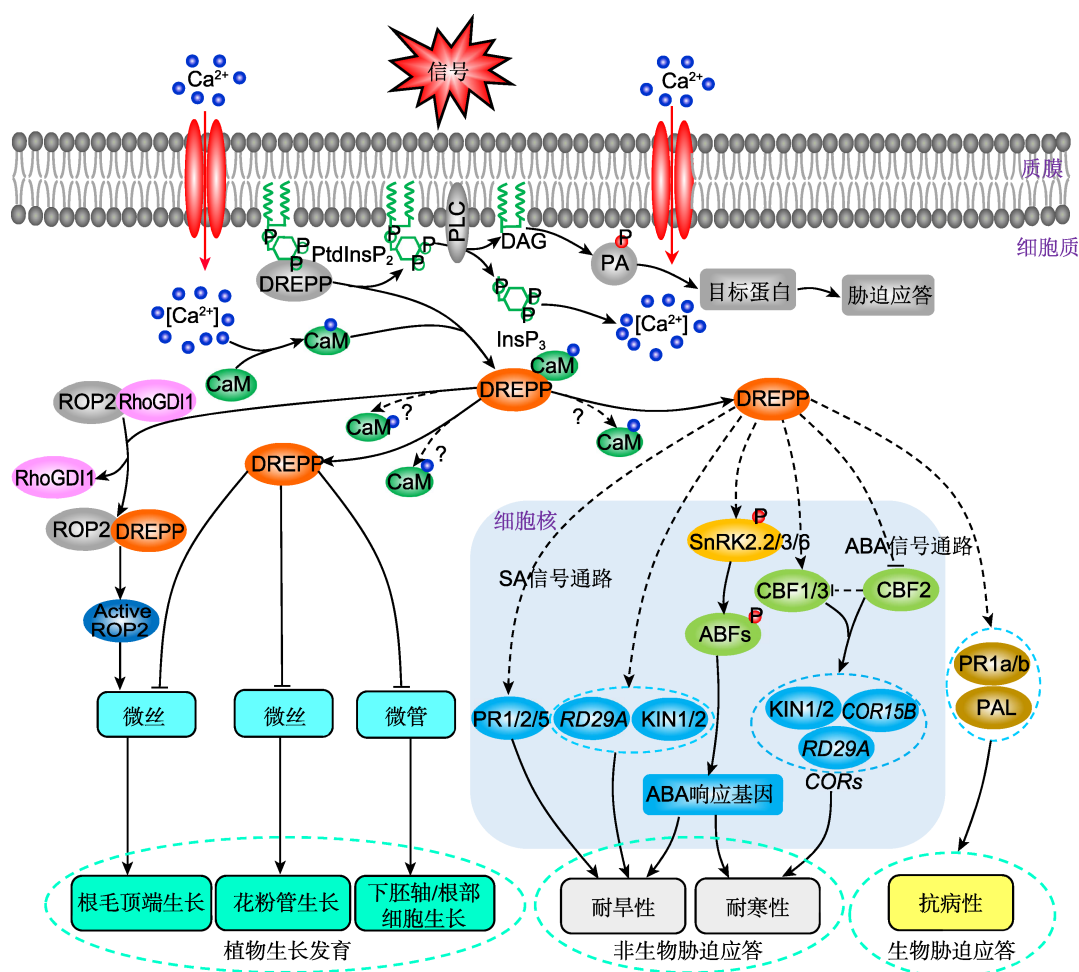


图3 DREPP参与调控植物生长与逆境胁迫应答

ABA: 脱落酸; ABF: 脱落酸响应元件结合因子; CaM: 钙调素蛋白; CBF1: C-重复结合因子1; CBF2: C-重复结合因子2; CBF3: C-重复结合因子3; COR: 冷调节基因; COR15B: 冷调节基因15B; DAG: 二酰基甘油; DREPP: 发育调节的质膜多肽; InsP₃: 肌醇三磷酸; KIN1: 逆境应答蛋白1; KIN2: 逆境应答蛋白2; PA: 磷脂酸; PLC: 磷脂酶C; PR1: 病程相关因子1; PR2: 病程相关因子2; PR5: 病程相关因子5; PtdInsP₂: 磷脂酰肌醇二磷酸; RD29A: 干旱应答基因29A; RhoGDI1: RhoGTP酶GDP解离抑制因子1; ROP2: 植物来源的Rho相关GTP酶; SA: 水杨酸; SnRK2.2: 蔗糖非酵解相关蛋白激酶2.2; SnRK2.3: 蔗糖非酵解相关蛋白激酶2.3; SnRK2.6: 蔗糖非酵解相关蛋白激酶2.6

Figure 3 DREPPs are involved in the regulation of plant growth and stress response

ABA: Abscissic acid; ABF: Abscissic acid responsive element binding factor; CaM: Calmodulin protein; CBF1: C-repeat binding factor 1; CBF2: C-repeat binding factor 2; CBF3: C-repeat binding factor 3; COR: Cold-regulated gene; COR15B: Cold-regulated gene 15B; DAG: Diacyl glycerol; DREPP: Developmentally regulated plasma membrane polypeptide; InsP₃: Inositol trisphosphates; KIN1: Stress-responsive protein 1; KIN2: Stress-responsive protein 2; PA: Phosphatidic acid; PLC: Phospholipase C; PR1: Pathogenesis-related factor 1; PR2: Pathogenesis-related factor 2; PR5: Pathogenesis-related factor 5; PtdInsP₂: Phosphatidylinositol phosphate 2; RD29A: Responsive to dessication gene 29A; RhoGDI1: RhoGTPase GDP dissociation inhibitor 1; ROP2: Rho-related GTPase from plants; SA: Salicylic acid; SnRK2.2: SNF1-related kinase 2.2; SnRK2.3: SNF1-related kinase 2.3; SnRK2.6: SNF1-related kinase 2.6

号通路进而参与非生物胁迫应答? 其调节哪些信号通路来影响植物免疫应答? 这些科学问题都有待进一步探讨。因此, 阐明DREPP家族成员在植物发育与胁迫应答过程中的分子调控机理对于解析植物逆境

应答机制和提高作物产量具有重要意义。

参考文献

刘焱, 邢立静, 李俊华, 戴绍军 (2012). 水稻含有B-box锌指

- 结构域的OsBBX25蛋白参与植物对非生物胁迫的响应. 植物学报 **47**, 366–378.
- 邱丽丽, 赵琪, 张玉红, 戴绍军 (2017). 植物膜蛋白组的逆境应答研究进展. 植物学报 **52**, 128–147.
- 喻娟娟, 戴绍军 (2009). 植物蛋白质组学研究若干重要进展. 植物学报 **44**, 410–425.
- Alexandrov NN, Brover VV, Freidin S, Troukhan ME, Tatarinova TV, Zhang HY, Swaller TJ, Lu YP, Bouck J, Flavell RB, Feldmann KA (2009). Insights into corn genes derived from large-scale cDNA sequencing. *Plant Mol Biol* **69**, 179–194.
- Buschmann H, Lloyd CW (2008). *Arabidopsis* mutants and the network of microtubule-associated functions. *Mol Plant* **1**, 888–898.
- Carol RJ, Takeda S, Linstead P, Durrant MC, Kakesova H, Derbyshire P, Drea S, Zarsky V, Dolan L (2005). A RhoGDP dissociation inhibitor spatially regulates growth in root hair cells. *Nature* **438**, 1013–1016.
- Dohm JC, Minoche AE, Holtgräwe D, Capella-Gutiérrez S, Zakrzewski F, Tafer H, Rupp O, Sörensen TR, Stracke R, Reinhardt R, Goesmann A, Kraft T, Schulz B, Stadler PF, Schmidt T, Gabaldón T, Lehrach H, Weisshaar B, Himmelbauer H (2014). The genome of the recently domesticated crop plant sugar beet (*Beta vulgaris*). *Nature* **23**, 546–549.
- Fleta-Soriano E, Munné-Bosch S (2016). Stress memory and the inevitable effects of drought: a physiological perspective. *Front Plant Sci* **7**, 143.
- Fukushima K, Fang XD, Alvarez-Ponce D, Cai HM, Carretero-Paulet L, Chen C, Chang TH, Farr KM, Fujita T, Hiwatashi Y, Hoshi Y, Imai T, Kasahara M, Librado P, Mao LK, Mori H, Nishiyama T, Nozawa M, Pálfalvi G, Pollard ST, Rozas J, Sánchez-Gracia A, Sankoff D, Shibata TF, Shigenobu S, Sumikawa N, Uzawa T, Xie MY, Zheng CF, Pollock DD, Albert VA, Li SC, Hasebe M (2017). Genome of the pitcher plant *Cephalotus* reveals genetic changes associated with carnivory. *Nat Ecol Evol* **1**, 59.
- Gantet P, Masson F, Domergue O, Marquis-Mention M, Bauw G, Inze D, Rossignol M, de la Serve BT (1996). Cloning of a cDNA encoding a developmentally regulated 22 kDa polypeptide from tobacco leaf plasma membrane. *Biochem Mol Biol Int* **40**, 469–477.
- Huang YP, Huang YW, Chen IH, Shenkwen LL, Hsu YH, Tsai CH (2017). Plasma membrane-associated cation-binding protein 1-like protein negatively regulates inter-cellular movement of BaMV. *J Exp Bot* **68**, 4765–4774.
- Hunt L, Otterhag L, Lee JC, Lasheen T, Hunt J, Seki M, Shinozaki K, Sommarin M, Gilmour DJ, Pical C, Gray JE (2004). Gene-specific expression and calcium activation of *Arabidopsis thaliana* phospholipase C isoforms. *New Phytol* **162**, 643–654.
- Ichimura K, Mizoguchi T, Yoshida R, Yuasa T, Shinozaki K (2000). Various abiotic stresses rapidly activate *Arabidopsis* MAP kinases ATMPK4 and ATMPK6. *Plant J* **24**, 655–665.
- Ide Y, Nagasaki N, Tomioka R, Suito M, Kamiya T, Maeshima M (2007). Molecular properties of a novel, hydrophilic cation-binding protein associated with the plasma membrane. *J Exp Bot* **58**, 1173–1183.
- Jones MA, Shen JJ, Fu Y, Li H, Yang ZB, Grierson CS (2002). The *Arabidopsis* Rop2 GTPase is a positive regulator of both root hair initiation and tip growth. *Plant Cell* **14**, 763–776.
- Kaadige MR, Ayer DE (2006). The polybasic region that follows the plant homeodomain zinc finger 1 of Pf1 is necessary and sufficient for specific phosphoinositide binding. *J Biol Chem* **281**, 28831–28836.
- Kang EF, Zheng MZ, Zhang Y, Yuan M, Yalovsky S, Zhu L, Fu Y (2017). The microtubule-associated protein MAP18 affects ROP2 GTPase activity during root hair growth. *Plant Physiol* **174**, 202–222.
- Kato M, Aoyama T, Maeshima M (2013). The Ca²⁺-binding protein PCaP2 located on the plasma membrane is involved in root hair development as a possible signal transducer. *Plant J* **74**, 690–700.
- Kato M, Nagasaki-Takeuchi N, Ide Y, Maeshima M (2010a). An *Arabidopsis* hydrophilic Ca²⁺-binding protein with a PEVK-rich domain, PCaP2, is associated with the plasma membrane and interacts with calmodulin and phosphatidylinositol phosphates. *Plant Cell Physiol* **51**, 366–379.
- Kato M, Nagasaki-Takeuchi N, Ide Y, Tomioka R, Maeshima M (2010b). PCaPs, possible regulators of PtdInsP signals on plasma membrane. *Plant Signal Behav* **5**, 848–850.
- Kaur P, Appels R, Bayer PE, Keeble-Gagnere G, Wang JK, Hirakawa H, Shirasawa K, Vercoe P, Stefanova K, Durmic Z, Nichols P, Revell C, Isobe SN, Edwards D, Erskine W (2017). Climate clever clovers: new paradigm to reduce the environmental footprint of ruminants by breeding low methanogenic forages utilizing haplotype variation. *Front Plant Sci* **8**, 1463.
- Kim S, Park J, Yeom SI, Kim YM, Seo E, Kim KT, Kim MS, Lee JM, Cheong K, Shin HS, Kim SB, Han K, Lee J,

- Park M, Lee HA, Lee HY, Lee Y, Oh S, Lee JH, Choi E, Choi E, Lee SE, Jeon J, Kim H, Choi G, Song H, Lee J, Lee SC, Kwon JK, Lee HY, Koo N, Hong YJ, Kim RW, Kang WH, Huh JH, Kang BC, Yang TJ, Lee YH, Ben-netzen JL, Choi D (2017). New reference genome sequences of hot pepper reveal the massive evolution of plant disease-resistance genes by retroduplication. *Genome Biol* **18**, 210.
- Kost B (2008). Spatial control of Rho (Rac-Rop) signaling in tip-growing plant cells. *Trends Cell Biol* **18**, 119–127.
- Lee YJ, Yang ZB (2008). Tip growth: signaling in the apical dome. *Curr Opin Plant Biol* **11**, 662–671.
- Li JJ, Wang XL, Qin T, Zhang Y, Liu XM, Sun JB, Zhou Y, Zhu L, Zhang ZD, Yuan M, Mao TL (2011). MDP25, a novel calcium regulatory protein, mediates hypocotyl cell elongation by destabilizing cortical microtubules in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **23**, 4411–4427.
- Liu WX, Zhang FC, Zhang WZ, Song LF, Wu WH, Chen YF (2013). *Arabidopsis* Di19 functions as a transcription factor and modulates *PR1*, *PR2*, and *PR5* expression in response to drought stress. *Mol Plant* **6**, 1487–1502.
- Liu XB, Liu YS, Huang P, Ma YS, Qing ZX, Tang Q, Cao HF, Cheng P, Zheng YJ, Yuan ZJ, Zhou Y, Liu JF, Tang ZS, Zhuo YX, Zhang YC, Yu LL, Huang JL, Yang P, Peng Q, Zhang JB, Jiang WK, Zhang ZH, Lin K, Ro DK, Chen XY, Xiong XY, Shang Y, Huang SW, Zeng JG (2017). The genome of medicinal plant *Macleaya cordata* provides new insights into benzylisoquinoline alkaloids metabolism. *Mol Plant* **10**, 975–989.
- Logan DC, Domergue O, de la Serve B T, Rossignol M (1998). A new family of plasma membrane polypeptides differentially regulated during plant development. *Biochem Mol Biol Int* **43**, 1051–1062.
- Mao J, Liu Q, Yang X, Long C, Zhao M, Zeng H, Liu H, Yuan J, Qiu D (2010). Purification and expression of a protein elicitor from *Alternaria tenuissima* and elicitor-mediated defence responses in tobacco. *Ann App Biol* **156**, 411–420.
- Matthews BF, Beard H, MacDonald MH, Kabir S, Youssef RM, Hosseini P, Brewer E (2013). Engineered resistance and hypersusceptibility through functional metabolic studies of 100 genes in soybean to its major pathogen, the soybean cyst nematode. *Planta* **5**, 1337–1357.
- Meng FL, Xiao Y, Guo LH, Zeng HM, Yang XF, Qiu DW (2018). A DREPP protein interacted with PeaT1 from *Alternaria tenuissima* and is involved in elicitor-induced disease resistance in *Nicotiana* plants. *J Plant Res* **131**, 827–837.
- Nagasaki-Takeuchi N, Miyano M, Maeshima M (2008). A plasma membrane-associated protein of *Arabidopsis thaliana* AtPCaP1 binds copper ions and changes its higher order structure. *J Biochem* **144**, 487–497.
- Novillo F, Alonso JM, Ecker JR, Salinas J (2004). *CBF2/DREB1C* is a negative regulator of *CBF1/DREB1B* and *CBF3/DREB1A* expression and plays a central role in stress tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* **101**, 3985–3990.
- Novillo F, Medina J, Salinas J (2007). *Arabidopsis* CBF1 and CBF3 have a different function than CBF2 in cold acclimation and define different gene classes in the CBF regulon. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 21002–21007.
- Qin T, Liu XM, Li JJ, Sun JB, Song LN, Mao TL (2014). *Arabidopsis* microtubule-destabilizing protein 25 functions in pollen tube growth by severing actin filaments. *Plant Cell* **26**, 325–339.
- Redwan RM, Saidin A, Kumar SV (2016). The draft genome of MD-2 pineapple using hybrid error correction of long reads. *DNA Res* **23**, 427–439.
- Scaglione D, Reyes-Chin-Wo S, Acquadro A, Froenicke L, Portis E, Beitel C, Tirone M, Mauro R, Lo Monaco A, Mauromicale G, Faccioli P, Cattivelli L, Rieseberg L, Michelmore R, Lanteri S (2016). The genome sequence of the outbreeding globe artichoke constructed *de novo* incorporating a phase-aware low-pass sequencing strategy of F₁ progeny. *Sci Rep* **6**, 19427.
- Shen Q, Zhang LD, Liao ZH, Wang SY, Yan TX, Shi P, Liu M, Fu XQ, Pan QF, Wang YL, Lv ZY, Lu X, Zhang FY, Jiang WM, Ma YA, Chen MH, Hao XL, Li L, Tang YL, Lv G, Zhou Y, Sun XF, Brodelius PE, Rose JKC, Tang KX (2018). The genome of *Artemisia annua* provides insight into the evolution of Asteraceae family and artemisinin biosynthesis. *Mol Plant* **11**, 776–788.
- Shi YT, Ding YI, Yang SH (2018). Molecular regulation of CBF signaling in cold acclimation. *Trends Plant Sci* **23**, 623–637.
- Studer AJ, Schnable JC, Weissmann S, Kolbe AR, McKain MR, Shao Y, Cousins AB, Kellogg EA, Brutnell TP (2016). The draft genome of the C₃ panicoid grass species *Dichanthelium oligosanthes*. *Genome Biol* **17**, 223.
- Subba P, Barua P, Kumar R, Datta A, Soni KK, Chakraborty S, Chakraborty N (2013). Phosphoproteomic dynamics of chickpea (*Cicer arietinum* L.) reveals shared and distinct components of dehydration response. *J Proteome Res* **12**, 5025–5047.

- Testerink C, Munnik T** (2005). Phosphatidic acid: a multifunctional stress signaling lipid in plants. *Trends Plant Sci* **10**, 368–375.
- Theerawitaya C, Yamada-Kato N, Singh HP, Cha-Um S, Takabe T** (2018). Isolation, expression, and functional analysis of developmentally regulated plasma membrane polypeptide 1 (DREPP1) in *Sporobolus virginicus* grown under alkali salt stress. *Protoplasma* **255**, 1423–1432.
- Trivedi DK, Gill SS, Tuteja N** (2016). Abscissic acid (ABA): biosynthesis, regulation, and role in abiotic stress tolerance. In: Tuteja N, Gill SS, eds. *Abiotic Stress Response in Plants*. Weinheim: Wiley Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. pp. 311–322.
- Vosolsobě S, Petrášek J, Schwarzerová K** (2017). Evolutionary plasticity of plasma membrane interaction in DREPP family proteins. *Biochim Biophys Acta Biomembr* **1859**, 686–697.
- Wang X, Zhu L, Liu BQ, Wang C, Jin LF, Zhao Q, Yuan M** (2007). *Arabidopsis* MICROTUBULE-ASSOCIATED PROTEIN 18 functions in directional cell growth by destabilizing cortical microtubules. *Plant Cell* **19**, 877–889.
- Wang XL, Wang L, Wang Y, Liu H, Hu D, Zhang N, Zhang SB, Cao HY, Cao QY, Zhang ZH, Tang S, Song DD, Wang C** (2018a). *Arabidopsis* PCaP2 plays an important role in chilling tolerance and ABA response by activating CBF- and SnRK2-mediated transcriptional regulatory network. *Front Plant Sci* **9**, 215.
- Wang XL, Wang Y, Wang L, Liu H, Zhang B, Cao QJ, Liu XY, Bi ST, Lv YL, Wang QY, Zhang SB, He M, Tang S, Yao S, Wang C** (2018b). *Arabidopsis* PCaP2 functions as a linker between ABA and SA signals in plant water deficit tolerance. *Front Plant Sci* **9**, 578.
- Yamada N, Theerawitaya C, Kageyama H, Cha-Um S, Takabe T** (2015). Expression of developmentally regulated plasma membrane polypeptide (DREPP2) in rice root tip and interaction with Ca^{2+} /CaM complex and microtubule. *Protoplasma* **252**, 1519–1527.
- Yu JJ, Zhang YX, Liu JM, Wang L, Liu PP, Yin ZP, Guo SY, Ma J, Lu Z, Wang T, She YM, Miao YC, Ma L, Chen SX, Li Y, Dai SJ** (2018). Proteomic discovery of H_2O_2 response in roots and functional characterization of *Put-GLP* gene from alkaligrass. *Planta* **248**, 1079–1099.
- Yuasa K, Maeshima M** (2000). Purification, properties, and molecular cloning of a novel Ca^{2+} -binding protein in radish vacuoles. *Plant Physiol* **124**, 1069–1078.
- Zhang Q, Qu YN, Jing W, Li L, Zhang WH** (2014). Phospholipase Ds in plant response to hyperosmotic stresses. In: Wang XM, ed. *Phospholipases in Plant Signaling*. Berlin, Heidelberg: Springer. pp. 121–134.
- Zhang X, Wei LQ, Wang ZZ, Wang T** (2013). Physiological and molecular features of *Puccinellia tenuiflora* tolerating salt and alkaline-salt stress. *J Integr Plant Biol* **55**, 262–276.
- Zhao Q, Suo JW, Chen SX, Jin YD, Ma XL, Yin ZP, Zhang YH, Wang T, Luo J, Jin WH, Zhang X, Zhou ZQ, Dai SJ** (2016). Na_2CO_3 -responsive mechanisms in halophyte *Puccinellia tenuiflora* roots revealed by physiological and proteomic analyses. *Sci Rep* **6**, 32717.
- Zhu JK** (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell* **167**, 313–324.
- Zhu L, Zhang Y, Kang EF, Xu QY, Wang MY, Rui Y, Liu BQ, Yuan M, Fu Y** (2013). MAP18 regulates the direction of pollen tube growth in *Arabidopsis* by modulating F-actin organization. *Plant Cell* **25**, 851–867.

Research Advances in *DREPP* Gene Family in Plants

Xun Zhang¹, Juanjuan Yu^{1, 3}, Sizhu Wang¹, Ying Li^{1*}, Shaojun Dai^{1, 2*}

¹Key Laboratory of Saline-alkali Vegetation Ecology Restoration (Northeast Forestry University), Ministry of Education, Harbin 150040, China; ²China Development Centre of Plant Germplasm Resources, College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China; ³College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China

Abstract Developmentally regulated plasma membrane polypeptide (*DREPP*) proteins, a family of plant-specific proteins associated with the plasma membrane, have multiple functions such as combining PtdInsP_s, the Ca²⁺/CaM complex, microtubules and microfilaments. *DREPP*s play an important role in plant growth and development and response to stress (e.g., low temperature and drought). This paper reviews the composition of the *DREPP* family as well as their protein sequence characteristics and biological functions during development and stress response and provides information for understanding how *DREPP*s mediate signaling networks.

Key words *DREPP*, plant development, abiotic stress

Zhang X, Yu JJ, Wang SZ, Li Y, Dai SJ (2019). Research advances in *DREPP* gene family in plants. *Chin Bull Bot* **54**, 582–595.

* Authors for correspondence. E-mail: ly7966@163.com; daishaojun@hotmail.com

(责任编辑: 白羽红)

附表1 植物*DREPP*蛋白质信息

Appendix table 1 Information of *DREPP* protein in plants

<http://www.chinbullbotany.com/fileup/1674-3466/PDF/t19014.xlsx>