

拟南芥种皮粘液质形成及调控机制研究进展

鲁明闽^{1,2}, 徐艳¹, 王易平^{1,2}, 孔英珍³, 胡瑞波^{1,*}, 周功克^{1,*}

¹中国科学院青岛生物能源与过程研究所, 中国科学院生物燃料重点实验室, 青岛市生物质资源与环境工程研究中心, 山东青岛266101

²中国科学院大学, 北京100049

³中国农业科学院烟草研究所, 中国农业科学院烟草遗传改良与生物技术重点实验室, 山东青岛266101

摘要: 植物细胞壁是地球上储量最丰富的可再生资源, 是人类生产和生活中能源、纤维、建筑材料和造纸等原料的主要来源。植物细胞壁的形成机制一直是近年来的研究热点, 研究植物细胞壁的形成机制不仅有助于更高效地将细胞壁转化为生物乙醇等可再生能源, 也将促进纤维生物质在食品、药品和纺织等领域的更高效利用, 对于新能源开发和人类生产生活均具有十分重要的意义。一些十字花科(如拟南芥, *Arabidopsis thaliana*)和车前科植物的种皮外层细胞在发育过程中会合成和分泌大量的粘液质多糖, 其在种子遇水后膨胀并释放, 形成透明胶状物质包裹种子周围。拟南芥种皮粘液质的主要成分为果胶质(主要为鼠李半乳糖醛酸聚糖I), 同时还含有少量的纤维素和半纤维素成分。种皮粘液质作为一种特化的细胞壁, 具有表型容易观察、分离提取简便、组成相对单一、缺失不影响植株生长发育等优点, 已成为研究植物细胞壁(果胶)多糖合成、调控及细胞壁组分间互作的理想模式体系, 近年来取得了较大的研究进展, 本文主要介绍拟南芥种皮粘液质的形成、组成及其调控机制方面的研究进展。

关键词: 拟南芥; 细胞壁; 种皮粘液质; 果胶质

植物通过光合作用为人类的生产和生活提供了食物、衣物、能源、氧气等资源, 其中的部分资源是由植物细胞壁所提供。此外, 植物细胞壁直接或间接地影响着植物的生长发育和形态建成等(Chebli和Geitmann 2017), 在抵御病原菌、逆境胁迫以及胞间信号转导等方面也起着至关重要的作用。因此, 研究植物细胞壁的合成、组成及其调控机制具有重要的生物学意义, 并且也有助于生物质能源的有效开发和利用。

植物细胞壁可分为初生细胞壁和次生细胞壁。初生细胞壁在细胞分裂中形成, 主要由纤维素、果胶等多糖及少量结构蛋白组成, 初生细胞壁不仅为细胞提供机械保护, 还可介导细胞之间的信号转导(Arsovski等2010)。次生细胞壁在细胞停止生长分化后形成, 沉积于初生壁和细胞膜之间, 厚度显著增加, 主要由纤维素、半纤维素和木质素组成。

近年来, 植物细胞壁的研究比较热门, 并取得了一些进展, 但是分离纯化植物细胞壁成分比较困难, 且分离的细胞壁成分往往来自不同类型的植物细胞, 此外, 由于细胞壁是植物最基本的组成成分之一, 兼具机械支撑、抵御逆境、胞间信号转导等功能, 因此, 一些细胞壁的突变体往往会导

致植物体发育异常甚至死亡, 诸如此类的很多问题都严重干扰了植物细胞壁研究工作的顺利开展(Haughn和Western 2012)。

在一些十字花科(如拟南芥, *Arabidopsis thaliana*)和车前科植物的种子发育过程中, 种皮细胞会分泌一种被称为粘液质(mucilage)的透明胶状物质(Windsor等2000)(图1)。粘液质由种皮细胞合成并分泌至与径向细胞壁相邻的膜外区域, 种子发育成熟后, 伴随着种子干燥, 粘液质逐渐脱水并覆盖在种皮表面。当种子遇水后, 粘液质吸水膨胀, 撑破初生壁并释放出来, 完全包裹在种子的外围(图1)。钉红染色显示, 拟南芥种皮粘液质层分为内外两层, 内层染色较深, 呈射线状结构, 与种子表面结合紧密, 不易被除去; 而外层染色较浅, 结合松散, 容易脱落。粘液质主要由果胶、纤维素和半纤维素等多糖组成, 因此被认为是一种特化的细胞壁, 可被用于研究细胞壁多糖的合成、结构及其调控机制。种皮粘液质的化学成分与细胞壁基

收稿 2018-02-02 修定 2018-04-20

资助 国家自然科学基金(31370328、31770336和31670302)。

* 共同通讯作者: 胡瑞波(hurb@qibebt.ac.cn)、周功克(zhougk@qibebt.ac.cn)。

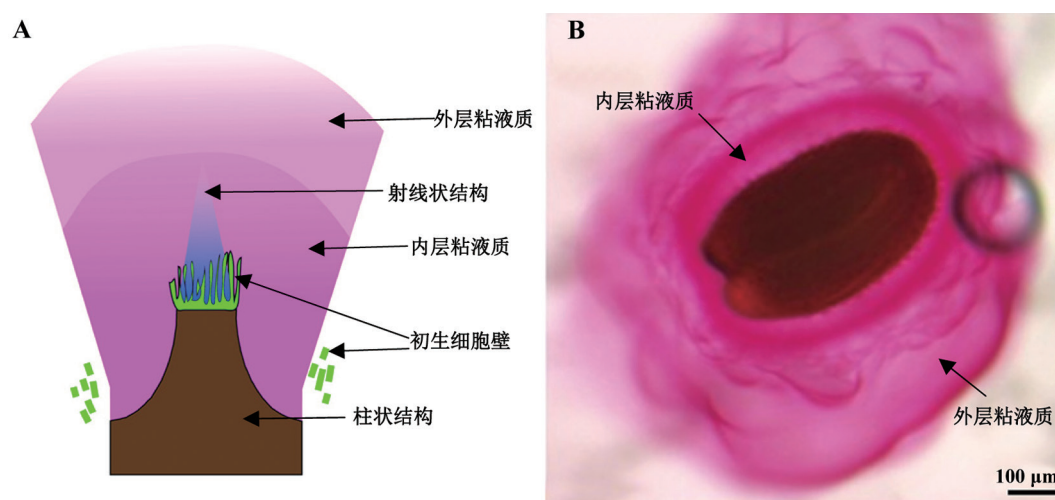


图1 成熟的拟南芥种皮粘液质及外表皮细胞

Fig.1 Mature *A. thaliana* seeds with extruded mucilage and single seed coat epidermal cell

A: 单个成熟的拟南芥种皮细胞遇水释放粘液质; B: 成熟拟南芥种子遇水后释放粘液质, 标尺为100 μm。

本相同,但是由于含有大量果胶,因此具有较强的亲水性和扩张性,被认为是富含果胶的次生细胞壁(Haughn和Western 2012; North等2014; Ralet等2010)。目前对于种皮粘液质的生理功能还并不十分清楚,推测与极端条件下维持种子水分含量、促进种子萌发有关。此外,种皮粘液质遇水后的强吸附特性还有助于种子借助动物和河流进行远距离传播。

种皮粘液质具有分离提取简单、表型容易观察、来源单一(由种子外表皮细胞分泌)、形成时间短(在种子发育第4~11天产生)等优点,而且其对种子萌发和植物生长发育并非必需(Western等2001),突变后不会影响种子萌发和植物生长。此外,粘液质具有细胞壁的基本组成成分,是一种富含果胶的特化的次生壁(Haughn和Western 2012)。这些独特的优势使得粘液质逐渐成为研究细胞壁多糖合成和调控的理想模式体系。

1 拟南芥种皮的发育

植物体双受精后,中央细胞发育为胚乳,合子发育为胚,珠被则发育为种皮细胞。种皮细胞在胚的形成及发育中起到重要的保护作用(Beekman等2000),在种皮细胞凋亡后,依旧对胚起着机械支撑作用,并抵抗病原菌与病虫害的侵袭。种皮细胞可分为外表皮(1~2层)和内表皮(3~5层)。最内层的细胞可以合成黄酮类化合物原花青素(凝缩类丹

宁)(Dixon等2005),使种子呈现相应的颜色,其余两层内表皮细胞则随着种子发育成熟逐渐挤压在一起(Haughn和Chaudhury 2005)。两层外表皮细胞在发育中均会产生大量的淀粉颗粒,但是只有最外一层细胞,即粘液质分泌细胞(mucilage secretory cell, MSC)会在高尔基体内合成粘液质(Windsor等2000; Young等2008),并分泌到初生细胞壁和细胞膜之间。在种子成熟过程中,伴随着柱状结构(collumela)的形成和粘液质的脱水,第2~5层表皮细胞凋亡并被挤压为一层细胞。

诸多的转录因子参与种皮分化过程的调控。这些转录因子包括MYB、bHLH、WRKY和WD40等家族,例如由ENHANCER OF GLABRA 3 (EGL3)、MYB5和bHLH转录因子(如TT2、TT8和TTG1等)所组成的WD40-bHLH-MYB复合体在种皮分化、种子发育早期胚胎中脂肪酸的合成、表皮毛及根毛的发生等重要生理过程中起着调控作用(Francoz等2015; Gonzalez等2009; Wang等2014)。APETALA 2 (AP2)转录因子参与了花器官识别、胚、胚乳和种皮的发育调控, *ap2*突变体的种子相比于野生型具有较早且快速的胚乳生长期,种子表皮细胞也较野生型长(Ohto等2005, 2009)。TRANSPARENT TESTA GLABRA 2 (TTG2)属于WRKY转录因子家族,其在种子外皮和胚乳中表达,通过调控原花青素的合成进而调控种皮单宁的形成(Gonzalez等2016),使种皮呈现棕色; *ttg2*突变体种子较小,种皮

呈现黄色, 该性状为母系遗传(Johnson等2002)。TTG2基因的表达受到上游bHLH-MYB转录因子复合体的调控, 而TTG2又调控GLABRA 2 (GL2)的转录(Ishida等2007), GL2参与了种皮细胞、表皮毛、根毛分化的调控, 并调控种子含油量, 此外还通过调控粘液质果胶合成关键基因MUCILAGE MODIFY 4 (MUM4)的表达影响了种皮粘液质的形态和结构(Shi等2012)。

除了上述的这些较早被报道的转录因子外, 近几年也发现了一批与种皮分化相关的转录因子如SEEDSTICK (STK)、DNA BINDING WITH ONE FINGER (DOF4.2)、NAC DOMAIN CONTAINING PROTEIN 1 (NARS1)、NARS2等。STK是MADS-BOX类转录因子, 在受精过程中, STK在种皮的外面三层细胞表达, 随着种皮的形成, STK的表达则局限于种皮最外层细胞中(Ezquer等2016), STK与SHATTERPROOF1 (SHP1)、SHATTERPROOF2 (SHP2)共同调控珠被的识别, 和ARABIDOPSIS BSISTER (ABS/TT16)共同参与了种皮最内层细胞以及胚乳的形成(Ehlers等2016; Mizzotti等2012)。此外, STK还通过调控原花青素合成途径中的关键酶基因BANYULS/ANTHOCYANIDIN REDUCTASE (BAN)的表达调控种皮的颜色, 也可以通过结合在上述WD40-bHLH-MYB复合体的启动子上抑制该复合体的表达(Mizzotti等2014)。STK直接调控PMEI6等参与细胞壁多糖组分合成或结构修饰的基因表达, *stk*突变体在种子吸水后粘液质不能正常释放(Ezquer等2016)。其余的转录因子的功能和来源均列于表1, 在此不再详述。

2 粘液质的合成及分泌

2.1 粘液质合成及分泌的生理过程

粘液质分泌细胞的分化及形态建成需要经历7个主要的步骤(Arsovski等2010; Haughn和Chaudhury 2005; Haughn和Western 2012; Windsor等2000; North等2014; Western等2000; Young等2008) (图2)。以受精后天数(day after pollination, DAP)计算, 受精后第0~4天, 粘液质分泌细胞内产生很多小泡, 同时伴随着初生细胞壁的扩张, 整个细胞大小增长3.5~4倍(Francoz等2015; Western等2000); 第二步, 在受精后3~7天即胚胎形态建成的早期, 大量的淀粉粒在外层初生细胞壁中央形成, 之后被极性

运输到与周围细胞邻接的径向细胞壁旁(Windsor等2000; Western等2000); 第三步, 受精后第7天, 由高尔基体分泌的粘液质被运输至初生细胞壁和径向初生细胞壁接邻处, 淀粉粒随之被逐渐地推挤至细胞中央, 与此同时, 外层细胞中央部分明显加厚, 为随后柱状小体(collumela)形成作铺垫(Haughn和Chaudhury 2005; Windsor等2000; North等2014; Western等2000); 第四步, 受精后第9~10天, 粘液质持续积累并逐渐在初生细胞壁和柱状小体之间形成一个粘液质口袋; 第五步, 受精后第10天, 柱状小体在细胞内由外层初生细胞壁向内发育(Windsor等2000; Western等2000); 第六步, 在受精后第13天, 柱状小体被加固, 形成一个火山状的次生细胞壁, 但柱状小体与周围细胞邻接处的细胞壁松弛, 这有助于种子浸水后粘液质口袋的破裂; 第七步, 受精后第13~20天, 种子干燥后, 粘液质脱水皱缩成熟(Kunieda等2013)。

2.2 粘液质分泌相关基因

粘液质的成分中除了纤维素是由位于细胞膜上的纤维素合酶复合体合成, 其余的成分如果胶和半纤维素均是在高尔基体中合成, 并通过胞吐的方式运输到胞外间隙, 形成粘液质, 因此目前已经鉴定的跟粘液质分泌相关的基因大多是胞吐囊(exocytotic vesicle)复合体的亚基。胞吐囊是一类进化保守的囊泡复合体, 在胞吐作用的最后一阶段发挥作用, 对于细胞壁多糖和粘液质成分的极性分泌具有十分重要的作用(Cvrčková等2012)。近些年通过反向遗传学的研究, 发现了FROM THE CZECH 'ROH' MEANING 'CORNER' (ROH1)、SUBUNIT OF EXOCYST COMPLEX 8 (SEC8)、EXOCYST SUBUNIT EXO70 FAMILY PROTEIN A1 (EXO70A1)三种胞吐囊复合体亚基(Kulich等2010)。ECHIDNA PROTEIN (ECH)、YPT/RAB GTPASE INTERACTING PROTEIN 4A/B (YIP4a/b)三者形成复合体结构, 位于反式高尔基体中, *ech*突变体的细胞壁和种皮粘液质多糖及部分蛋白在胞内积累而不能正常地分泌到细胞间隙, 表明ECH参与了细胞壁及粘液质成分中的果胶、半纤维素以及部分蛋白运输到质膜外的过程(Arsovski等2009; McFarlane等2013), 而这一过程需要YIP4a/b的协同参与, 两者功能冗余(Gendre等2013)。随着新的复合体亚基ROH1的发现, 原先的胞吐囊复合体模

表1 拟南芥粘液质形成相关基因
Table 1 Genes involved in mucilage production in *A. thaliana*

分类	基因	AGI码	蛋白	功能	参考文献	
调控外种皮细胞分化	<i>TTG1</i>	AT5G24520	WD40重复蛋白	调控花青素及粘液质合成	Baudry等2004; Gonzalez等2008, 2009; Zhang等2003	
<i>TTG2</i>	AT2G37260	WRKY转录因子		调控原花青素合成及粘液质沉积	Gonzalez等2016	
	<i>TT8</i>	AT4G09820	bHLH转录因子	调控粘液质合成	Baudry等2004	
	<i>EGL3</i>	AT1G63650	bHLH转录因子	调控粘液质合成	Zhang等2003	
	<i>GL2</i>	AT1G79840	HB转录因子	与种皮细胞识别分化相关	Gonzalez等2009; Shi等2012	
	<i>KNAT7/IRX11</i>	AT1G62990	HB转录因子	与种皮次生细胞壁沉积相关	Bhargava等2013; Li等2012	
	<i>STK</i>	AT4G09960	MADS BOX转录因子	调控PMEI6表达, 影响种皮结构和机械特性	Ezquer等2016; Mizzotti等2014	
	<i>DOF4.2</i>	AT4G21030	DOF转录因子	调控种皮形成	Zou等2013	
	<i>AP2</i>	AT4G36920	AP2转录因子	调控胚珠表皮发育	Ohno等2009; Wurschum等2006	
	<i>NARS1/NARS2</i>	AT1G01010、AT1G52880	NAC转录因子	调控种皮和胚胎发育	Kunieda等2008	
	<i>MYB5</i>	AT3G13540	MYB转录因子	与种皮形成有关	Gonzalez等2009; Li等2009	
	<i>MYB61</i>	AT1G09540	MYB转录因子	调控粘液质合成	Penfield等2001; Romano等2012	
	<i>MYB23</i>	AT5G40330	MYB转录因子	调控粘液质合成	Li等2009	
	<i>TT2/MYB123</i>	AT5G35550	MYB转录因子	调控胚胎脂肪酸合成	Baudry等2004; Gonzalez等2009	
	<i>MYB75/PAP1</i>	AT1G56650	MYB转录因子	与种皮次生细胞壁沉积以及花青素代谢相关	Bhargava等2013	
	<i>DF1</i>	AT1G76880	Tri-Helix转录因子	参与粘液质多糖合成	Vasilevski等2012	
	粘液质分泌	<i>GAI</i>	AT4G02780	CPP合酶	调控粘液质分泌细胞分化	Iuchi等2007
		<i>SEC8</i>	AT3G10380	外囊复合体亚基	与果胶分泌相关	Kulich等2010
<i>EXO70A1</i>		AT5G03540	外囊复合体亚基	与果胶分泌相关	Kulich等2010	
<i>ROH1</i>		AT1G63930	DUF793	与果胶分泌相关	Kulich等2010	
<i>ECH</i>		AT1G09330	外囊复合体亚基	与粘液质分泌相关	Gendre等2013; McFarlane等2013	
<i>YIP4a</i>		AT2G18840	RAB GTP酶	与细胞壁多糖沉积相关	Gendre等2013	
果胶合成	<i>YIP4b</i>	AT4G30260	RAB GTP酶	与细胞壁多糖沉积相关	Gendre等2013	
	<i>MUM4/RHM2</i>	AT1G53500	UDP-L-鼠李糖合酶	调控RG I合成	Oka等2007	
	<i>UUAT1</i>	AT5G04160	UDP-醛酸转运体	转运UDP-GalA和UDP-GlcA进入高尔基体	Saez-Aguayo等2017	
半纤维素合成	<i>GATL5</i>	AT1G74800	AGP半乳糖基转移酶	可能与HG合成相关	Kong等2013	
	<i>GUAT11</i>	AT1G18580	半乳糖醛酸转移酶	可能与HG合成相关	Caffall等2009	
	<i>CSLA2</i>	AT5G22740	β -甘露聚糖酶	葡甘露聚糖合酶	Yu等2014	
	<i>MUC110</i>	AT2G22900	半乳甘露聚糖- α -1,6-半乳糖基转移酶	参与半乳葡甘露聚糖合成	Voiniciuc等2015b	
	<i>IRX14</i>	AT4G36890	GT43家族	木聚糖骨架合成	Hu等2016a; Voiniciuc等2015a	
	<i>IRX7/FRA8</i>	AT2G28110	GT47家族	木聚糖合成	Hu等2016b	
	<i>MUM5/MUC121</i>	AT3G10320	GT61家族	木聚糖合成及修饰	Ralet等2016; Voiniciuc等2016	

表1 (续)

分类	基因	AGI码	蛋白	功能	参考文献
纤维素合成	<i>CESA5/MUM3</i>	AT5G09870	纤维素合酶	纤维素合成	Griffiths等2015; Mendu等2011
粘液质修饰	<i>COBL2</i>	AT3G29810	COBRA家族蛋白	与纤维素合成相关	Ben-Tov等2015
	<i>MUM2/BGAL6</i>	AT5G63800	β -半乳糖苷酶	修饰相关	Macquet等2007b
	<i>SBT1.7/ARA12</i>	AT5G67360	枯草杆菌蛋白酶样 丝氨酸蛋白酶1.7	粘液质和初生细胞壁果胶甲酯酶的 负调节因子, 与粘液质释放相关	Rautengarten等2008; Ranocha等2014
	<i>BXL1</i>	AT5G49360	β -木糖苷酶/ α -L-阿拉 伯糖呋喃糖苷酶	粘液质中阿拉伯糖修饰相关	Arsovski等2009
	<i>PER36</i>	AT3G50990	过氧化物酶36	与粘液质的释放相关	Kunieda等2013; Ranocha等2014
	<i>PME58</i>	AT5G47180	潜在的果胶甲酯酶	HG修饰相关	Turbant等2016
	<i>PME16</i>	AT2G47670	果胶甲酯酶抑制子	与果胶甲酯化相关	Saez-Aguayo等2013; Ranocha等2014
	<i>FLY1</i>	AT4G28370	RING-E3连接酶	调控果胶甲酯化, 与细胞壁修饰、 粘液质分泌相关	Voiniciuc等2013
	<i>LUH/MUM1</i>	AT2G32700	Groucho/TUP1家族 共抑制子	与粘液质和初生细胞壁修饰相关	Bui等2011; Huang等 2011; Walker等2011
	<i>SOS5/FLA4</i>	AT3G46550	类成束蛋白聚糖蛋白	影响果胶结构	Basu等2016; Griffiths 等2014, 2016; Harpaz-Saad等2011, 2012
	<i>FEI2</i>	AT1G31420	受体样激酶	与细胞壁伸长相关	Griffiths等2016; Harpaz-Saad等 2011, 2012
次生细胞壁合成	<i>GA3OX4</i>	AT1G80330	赤霉素-3-氧化酶	促进粘液质分泌细胞分化期间的 淀粉粒降解	Kim等2005
	<i>CESA2</i>	AT4G39350	纤维素合酶	调控粘液质分泌细胞形态及次生 细胞壁的合成	Mendu等2011
	<i>CESA9</i>	AT2G21770	纤维素合酶	调控粘液质分泌细胞形态及次生 细胞壁的合成	Mendu等2011
粘液质蛋白	<i>TBA1</i>	AT1G62000	未知功能蛋白	功能未知	Tsai等2017
	<i>TBA2</i>	AT1G62060	未知功能蛋白	功能未知	Tsai等2017
	<i>TBA3</i>	AT1G62080	未知功能蛋白	功能未知	Tsai等2017

型得以修正, 但是至今仍有许多突变体表现出粘液质分泌缺陷, 却没能和其基因型对应起来, 因此还需要更多的研究去揭示这些表型的内在机制。

3 粘液质的组成

当种子浸入水中, 种子吸水, 径向初生细胞壁破裂, 粘液质口袋中存储的大量粘液质被释放出来, 迅速地包裹种子四周, 此时用钒红染料可以将粘液质中的酸性多糖染色(Hanke和Northcote 1975), 在光学显微镜下观察可见粘液质分为明显的两层, 外层染色较浅, 呈淡粉色, 容易脱落, 轻轻摇晃即可将其分离出来(Western等2000), 其主要成分为未分支的I型鼠李半乳糖醛酸(rhamnogalacturonan I, RG

I), 约占80%~90%; 除此之外, 还含有少量的阿拉伯木聚糖和高度酯化的同多聚半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)。内层粘液质染色较深, 结构较为致密, 有射线状物质从柱状小体顶部连接内层粘液质, 这种射线状物质主要成分为纤维素, 与外层粘液质相比, 除了同样由未分支RG I组成外, 内层粘液质还含有纤维素以及少量阿拉伯糖、半乳糖衍生物, 虽然纤维素含量并不高, 但是却在内层粘液质和种皮之间的粘附性方面起到非常重要的作用, 一些纤维素合成缺陷的突变体如*cellulose synthase 5 (cesa5)*的内层粘液质极易脱落, 可以和外层粘液质一样易于提取(Harpaz-Saad等2011; Macquet等2007a; Mendu等2011; Sullivan等2011; Yu等2014)。

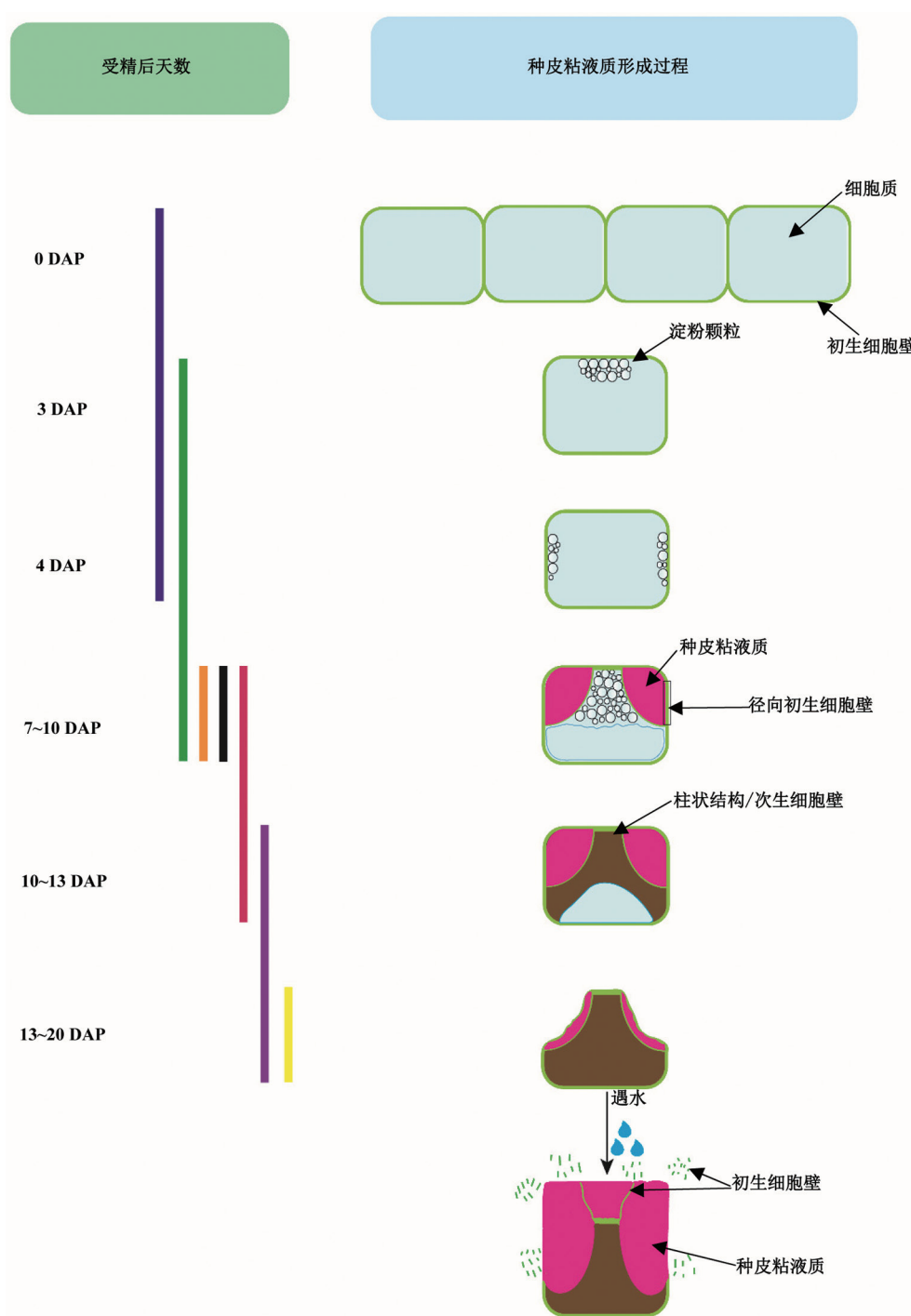


图2 拟南芥种皮粘液质的形成过程

Fig.2 Formation of *A. thaliana* seed coat mucilage

左边为种皮粘液质形成的7个阶段, 分别由蓝、绿、橘、黑、红、紫和黄7种不同颜色表示。参照Francoz等(2015)和North等(2014), 部分修改。

如上所述, 粘液质由果胶、纤维素、半纤维素、蛋白质组成。粘液质中各成分所占比例也已研究地比较清楚(Macquet等2007a; Western等2000;

Willats等2001a), 需要指出的是, 虽然果胶含量最多, 但是其他成分也在粘液质的形态建成和结构维持中发挥着重要的作用, 一些纤维素和半纤维

素合成缺陷的突变体,其粘液质的粘附性、伸展性、水溶性等物理特性有着不同程度的缺陷(Harpaz-Saad等2011; Mendu等2011; Sullivan等2011; Yu等2014)。

3.1 果胶

果胶是植物初生细胞壁的重要组成部分,广泛地参与了细胞壁的形成、花粉管的延伸、细胞伸展、顶端生长点的弯曲、粘液质的结构形成及维持等重要生理活动。拟南芥种皮粘液质中果胶的含量最为丰富,约占85% (Dean等2007; Macquet等2007a; Western等2000, 2001; Willats等2001b; Young等2008),由于果胶中的半乳糖醛酸含量很高,因此粘液质呈现出胶状结构(Jarvis 1984)。果胶由高尔基体产生并随着分泌小泡被分泌到细胞膜和初生细胞壁之间(Caffall和Mohnen 2009; Mohnen 2008; Ridley等2001; Willats等2006),主要成分为HG和RG I, 常被称为粘液质的“光滑”(HG)和“多毛”(RG I)区域(Schols和Voragen 1996)。除了这两种成分外,近期的研究发现粘液质中还存在着很少量的II型鼠李半乳糖醛酸(rhamnogalacturonan II, RG II),虽然含量很低,但是RG II可以形成硼桥,加强了果胶中各成分的交联(Shi等2017)。以往的研究认为半纤维素与纤维素的交联增强了细胞壁强度,但是近期的一些研究发现果胶也有同样的功能,不仅果胶内的RG I、HG和RG II之间交联,它们也可与细胞壁中的其他多糖成分交联(Cavalier等2008; Cosgrove 2014; Park和Cosgrove 2015)。

3.1.1 RG I

已经有多项研究表明, RG I作为细胞壁和粘液质中其他多糖的支撑基质,与纤维素和半纤维素之间存在着相互作用,对细胞壁强度及机械抗张等性能具有非常重要的影响(Mikshina等2015; Yapo 2011)。RG I骨架由交替的4-半乳糖醛酸(4-galacturonic acid, 4-GalA)和2-鼠李糖(rhamnose, Rha)残基组成(Dean等2007; Huang等2011; Kong等2013; Walker等2011; Yu等2014),拟南芥中的RG I大多不分支,但是由于物种、生长时期以及部位的不同,有些鼠李糖残基会被阿拉伯糖和半乳糖取代(Arsovski等2009; Dean等2007; Macquet等2007a),通常在O-3或O-4位点产生分支,从而形成4种不同的侧链即(1→5)- α -L-阿拉伯糖、(1→4)- β -D-半乳糖、阿

拉伯半乳糖I和阿拉伯半乳糖II (Yapo 2011)。因此除了其主链骨架较为保守之外,其侧链分支较为复杂(Freshour等1996; Guillemin等2005; Willats等2001b)。根据底物的不同,缺少尿苷二磷酸-鼠李糖(uridine diphosphate-rhamnose, UDP-Rha)或尿苷二磷酸-半乳糖醛酸(uridine diphosphate-galacturonic acid, UDP-GalA)合成酶会同时导致GalA和Rha的含量锐减,进而使RG I的含量减少,并对粘液质的形态结构产生重大的影响(Usadel等2004; Western等2004)。BGAL6缺失突变导致RG I的分支增多,突变体种子遇水后粘液质不能正常释放,说明RG I的侧链结构对粘液质的释放具有十分重要的作用(Dean等2007)。

3.1.2 HG

HG是果胶中含量最为丰富的多糖,是由4-半乳糖醛酸(4-GalA)线性链接形成的不分支同多糖,在合成后常常在果胶甲基转移酶的作用下发生甲酯化修饰,也会被乙酰基转移酶进行少量的乙酰化修饰(Naran等2008; Rautengarten等2008; Saez-Aguayo等2013; Voiniciuc等2013; Willats等2001b),在被分泌到质外体后,在果胶甲酯酶的作用下发生去甲酯化,去甲酯化后糖链上的羧基被暴露出来,可以和粘液质中其他组分(如纤维素和半纤维素)通过钙离子交联形成蛋箱结构(egg-box) (Bosch和Hepler 2005)。甲酯化主要发生在4-GalA的O-6位点,乙酰化则是在O-2和O-3位点,但发生的概率较低,果胶甲酯化和乙酰化的水平影响果胶多聚体与钙离子交联形成胶体的能力,可能起到抵御微生物降解的作用(Atmodjo等2013; Gille和Pauly 2012; Ralet等2003)。目前关于HG乙酰化修饰的研究较少(Naran等2008),而甲酯化则已有许多研究报告,近年来已有多项研究指出果胶甲酯化修饰程度对于粘液质结构维持起着至关重要的作用(Levesque-Tremblay等2015; Rautengarten等2008; Saez-Aguayo等2013; Voiniciuc等2013; Western等2001; Yu等2014)。

3.1.3 果胶合成相关基因

目前已有多个参与果胶合成的基因被鉴定,主要包括核糖转运子(nucleotide sugar transporters, NSTs)和糖基转移酶(glycosyltransferases, GTs)两大类。尿苷二磷酸-葡萄糖(uridine diphosphate-glucose,

UDP-Glc)是细胞壁多糖成分如尿苷二磷酸-阿拉伯糖(uridine diphosphate-arabinose, UDP-Ara)、尿苷二磷酸-木糖(uridine diphosphate-xylose, UDP-Xyl)、尿苷二磷酸-半乳糖(uridine diphosphate-galactose, UDP-Gal)的前体,在胞质中合成后,经位于高尔基体膜上的核糖转运子UDP-URONIC ACID TRANSPORTER 1 (UUAT1)转运(Saez-Aguayo等2017),UDP-Glc进入高尔基体腔后即被MUM4/RHM2所编码的鼠李糖合酶催化,使UDP-Glc转化为UDP-Rha,而后者为RG I骨架的重要单糖成分之一(Oka等2007; Usadel等2004; Western等2004)。而UDP-RHA/UDP-GAL TRANSPORTER 2作为双功能转运子,可以将细胞溶质中的UDP-Rha或UDP-Gal转运到高尔基体内腔中,进而促进果胶的合成。GALACTURONOSYLTRANSFERASE-LIKE5 (GALT5)或GALACTURONOSYLTRANSFERASE 11 (GAUT11)的突变体中,Rha和GalA的含量分别较野生型降低了大约30%~40% (Caffall等2009; Kong等2013),表明二者与果胶合成有关,GALT5可能与RG I的主链的延伸相关(Kong等2013),而关于GAUT11的功能所知甚少,仍需要进一步的研究。

3.2 半纤维素

半纤维素是甘露聚糖(mannan)、半乳葡甘露聚糖(galactoglucomannan)、木聚糖(xylan)、木葡聚糖(xyloglucan, XyG)等多糖的总称,占细胞壁干物质的1/3,但是在拟南芥种皮粘液质中半纤维素仅占很小比例(Huang等2011; Kong等2013; Walker等2011; Yu等2014)。如上所述,细胞壁中各个成分之间相互交联,例如木葡聚糖可与纤维素直接交联,增强细胞壁强度(Pauly等2013)。这种交联作用正是由于半纤维素多糖具有数量繁多的取代基,从而与纤维素等其他细胞壁多糖主链发生交联(Harris和Trethewey 2010; Pauly等2013; Tan等2013),因此半纤维素多糖种类繁多,很难在这些多糖之间找到某种共性并加以概括,为了方便理解,下面将按照甘露聚糖、木葡聚糖、木聚糖分开介绍。

3.2.1 甘露聚糖

甘露聚糖是裸子植物次生细胞壁中最主要的半纤维素成分,但是在被子植物细胞壁中含量较少(Pauly和Keegstra 2008),甘露聚糖是种子中主要的储存多糖,为胚的发育提供物质基础(Buckeridge

2010)。根据主链组成及侧链的取代形式,甘露聚糖可分为4类:甘露聚糖、半乳甘露聚糖、葡甘露聚糖和半乳葡甘露聚糖,前两者的主链为 β -(1 \rightarrow 4)-甘露糖,后两者的主链均包括甘露糖及葡萄糖。半乳甘露聚糖和半乳葡甘露聚糖的侧链均含有 α -(1 \rightarrow 6)-半乳糖残基。拟南芥种皮粘液质中多为半乳葡甘露聚糖(Arsovski等2009; Dean等2007; Huang等2011; Kong等2013; Walker等2011; Yu等2014),并具有较多的侧链分支,其中4,6-甘露糖残基占比较高,半乳葡甘露聚糖与结晶化纤维素互相交联,从而影响粘液质的形态和结构(Voiniciuc等2015a)。CELLULOSE SYNTHESIS LIKE A2 (CSLA2)可以合成葡甘露聚糖,*csla2*突变体的内层粘液质显著比野生型变薄,但是其粘液质的总量并没有变化,意味着突变体的内层粘液质更加致密,此外粘液质中的甘露糖和葡萄糖含量减少,同时结晶状纤维素减少,说明葡甘露聚糖对粘液质中其他多糖的含量和分布有重要影响(Yu等2014)。*MUCILAGE-RELATED 10 (MUCI10)*编码半乳葡甘露聚糖-1,6-糖基转移酶,负责将CSLA2合成的葡甘露聚糖加工为半乳葡甘露聚糖。

3.2.2 木葡聚糖

木葡聚糖是双子叶植物初生细胞壁中最为丰富的半纤维素多糖,由 β -(1 \rightarrow 4)-葡萄糖主链构成,每4个葡萄糖主链分子上有3个被木糖(xylose)取代,木糖又可以被多种糖基(如半乳糖基)取代形成多种多样的支链,而这些支链又可以被进一步修饰(如乙酰化修饰)(Pauly等2013)。木葡聚糖高度盐藻糖基化,75%~80%的细胞壁岩藻糖残基存在于木葡聚糖多糖的侧链中,其总量约占细胞壁的20% (Pauly等2001)。木葡聚糖可以直接和纤维素结晶区交联,增加细胞壁的承重和抗张性(Albersheim等2010)。有一些研究表明,缺失木葡聚糖的突变体会造成严重的细胞及组织发育缺陷,但并不会影响植株存活,仅出现矮小等性状(Günl等2011; Günl和Pauly 2011),因此,木葡聚糖的合成及沉积在细胞壁形成中非常重要,但并不是必需的,植物体中可能有另一套系统可以部分补偿木葡聚糖缺失带来的不良影响。关于木葡聚糖的具体功能有两种解释:一种推测认为木葡聚糖可能通过组织纤维素微纤丝聚集,影响纤维素的结晶化,进

而影响细胞壁的生长(Anderson等2010); 另外一种推测认为木葡聚糖与纤维素之间的链接能促进纤维素与细胞壁中其他成分的互作(Cavalier等2008)。

3.2.3 木聚糖

木聚糖是拟南芥次生细胞壁中主要的半纤维素多糖成分之一, 其主链骨架为 β -(1 \rightarrow 4)-木糖。依据物种和组织的不同, 木糖分子上有不同的取代糖基。根据侧链取代糖基可将木聚糖分为葡糖醛酸木聚糖(glucuronoxylan, GX)、阿拉伯木聚糖(arabinoxylans, AX)和葡糖醛酸阿拉伯木聚糖(glucuronoarabinoxylans, GAX) (Scheller和Ulvskov 2010)。木聚糖在次生细胞壁中沉积并与其他多糖成分交联(Rennie和Scheller 2014; Scheller和Ulvskov 2010), 增强细胞壁的机械支撑强度, 木聚糖缺陷的突变体往往伴随着木质部塌陷, 塌陷的原因是由于导管壁无法承受蒸腾作用造成的高负压(Brown等2007, 2009; Lee等2007a, b)。拟南芥种皮粘液质中的木聚糖可能也有着类似的功能(Voiniciuc等2015a, b), 木聚糖缺陷的突变体*irx14* (*irregular xylem 14*)和*irx7*种皮粘液质中木聚糖含量显著减少, 而结晶化纤维素含量也随之显著降低(Hu等2016a, b), 说明木聚糖可以与结晶化纤维素交联, 增加粘液质的机械支撑强度。近期也有研究表明木聚糖能介导果胶多糖RG I与纤维素的交联, 对于种皮粘液质与种皮的粘附起着十分重要的作用(Ralet等2016)。

近期研究鉴定了几个潜在的木聚糖合成相关酶, 包括IRREGULAR XYLEM 9/IRREGULAR XYLEM LIKE 9L (IRX9/9L)、IRX10/10L和IRX14/14L, 均为糖基转移酶GT家族成员, 共同参与木聚糖主链骨架的合成。亦有报道称, 在拟南芥中IRX9/9L的糖基转移酶活性并非必须, IRX9/9L可能是一个结构蛋白, 极有可能与IRX10/10L互作(Ren等2014)。也有报道发现天门冬属植物芦笋(*Asparagus officinalis*)中AoIRX9/9L、AoIRX10/10L和AoIRX14/14L可以在高尔基体中形成木聚糖骨架合成复合体。作为拟南芥中高度保守的*AtIRX9/9L*同源基因, *Ao-IRX9/9L*中不存在DXD保守位点(Chang等2011), 取而代之的是DDD位点, 通常认为DXD保守位点与UDP-糖基的结合相关, 但是通过蛋白质结构分析及生化实验, 发现该DDD位点对于复合体的催化

活性并没有显著的影响(Zeng等2016), 暗示了Ao-IRX9/9L可能主要作为复合体中的结构蛋白, 将IRX14/14L和IRX10/10L结合在一起。

3.3 纤维素

3.3.1 纤维素组成及其功能

作为地球上最为丰富的生物源高聚物, 纤维素的基础结构单元是不分支的 β -(1 \rightarrow 4)-D-葡聚糖链, 18~24个多聚糖链通过分子间和分子内氢键以及范德华力等形成纤维素微纤丝结构, 在合成后被分泌至细胞间隙, 组成细胞壁和种皮粘液质, 在粘液质中主要分布于柱状小体及其顶端的射线丝状体中(McFarlane等2014)。依据葡聚糖链中葡萄糖的排列方式和构型的不同, 可分为结晶化纤维素和无定型纤维素。纤维素可以与细胞壁中的其他多糖如果胶及半纤维素等形成氢键, 也有报道称该交联结构会影响纤维素的结晶度(Cosgrove 2014; Endler和Persson 2011; Griffiths和North 2017)。纤维素在细胞壁结构维持中起主要的机械支撑作用(Griffiths和North 2017; Scheller和Ulvskov 2010), 尤其在內层粘液质与种皮的粘附性结合中起着非常重要的作用。利用免疫荧光观察拟南芥种皮粘液质, 发现纤维素呈现从柱状小体顶端延伸出的射线分布。一些纤维素合成缺陷的突变体, 其內层粘液质常出现容易脱落的表型(Harpaz-Saad等2011; Mendu等2011)。

3.3.2 纤维素合成相关基因

纤维素是由细胞膜上的纤维素合酶复合体(cellulose synthase complex, CSC)合成的, CSC由至少3种纤维素酶(cellulose synthetase, CESA)组成, 呈现六倍体玫瑰花结对称结构(Griffiths和North 2017; McFarlane等2014)。依据物种、组织和生长时期的不同, CSC的组成成分也不尽相同(McFarlane等2014)。CSC蛋白是在高尔基体腔内合成的, 并由微管相关的纤维素合成酶(microtubule-associated cellulose synthase compartments, MASC)运输到细胞膜上, 进而合成纤维素。拟南芥种皮粘液质中的纤维素合酶复合体主要由CESA3、CESA5/MUM3和CESA10组成(Griffiths等2015)。SALT OVERLY SENSITIVE 5/FASCICLIN-LIKE ARABINO GALACTAN-PROTEIN 4 (SOS5/FLA4)和FEI2分别编码类集束阿拉伯半乳聚糖蛋白和类受体激

酶, 其单突变体表型与纤维素合酶突变体*cesa5*类似, 内层粘液质与种皮结合松散, 但是*sos5*和*fei2*的表型更为剧烈。值得一提的是, *CESA5*通过影响纤维素的合成影响粘液质与种皮的粘附, *SOS5*和*FEI2*则不影响纤维素合成, 很有可能通过影响粘液质中纤维素与果胶的交联而影响粘液质的结构(Griffiths等2014, 2016)。此外, *COBRA*类似蛋白*COBRA LIKE 2 (COBL2)*参与了粘液质分泌细胞中结晶化纤维素的沉积与组装, 其突变体粘液质射线丝状体消失, 粘液质的结构变得松散, 非常容易脱落(Ben-Tov等2015)。

3.4 粘液质相关的蛋白质

粘液质中相关蛋白的研究还很少, 其中大部分蛋白在粘液质的合成、分泌等过程中发挥作用, 但是这类蛋白中并不存在于成熟的粘液质中, 因此对成熟粘液质中蛋白质的功能研究更加匮乏。蛋白质虽然在细胞壁和粘液质中占很小的比例, 但却发挥了十分重要的作用, 之前的研究表明细胞壁中大约有100种蛋白质(Albenne等2013)。研究者通过蛋白质组学的方法从成熟的粘液质中将蛋白组分离出来, 鉴定出28种粘液质蛋白, 包含粘液质特有蛋白以及在细胞壁中和粘液质中均表达的蛋白(Tsai等2017)。粘液质特有蛋白中含量最为丰富的是一类称为TESTA ABUNDANT (TBA)及TESTA ABUNDANT LIKE (TBAL)的蛋白, 该类蛋白高度保守且只在受精后第7~10天表达, 表达受到上游转录因子NARS1、NARS2和TTG1的调控。通过结构和功能预测, 预测出该类蛋白含有许多O-糖基化位点, 可能是结构蛋白, 但是遗憾的是, 没有发现*tba*突变体粘液质的缺陷表型。一些细胞壁蛋白可以在不同细胞壁多糖成分之间起到桥梁作用, 如AGPs蛋白可以与阿拉伯木聚糖、RG I和HG共价交联(Tan等2013), 从而将细胞壁由单个单糖组分连成强韧的网状结构。此外, 另外一类AGPs蛋白也在粘液质的结构维持中发挥重要作用, 如SOS5蛋白通过FEI2通路调控内层粘液质与种皮的粘附性(Basu等2016; Griffiths等2014, 2016; Harpaz-Saad等2011)。内外层粘液质中的蛋白质组成也有很大的差异, 内层粘液质拥有更丰富多样的蛋白质, 而外层粘液质中不存在结构相关和脂质代谢相关的蛋白质(Tsai等2017)。除此之外, 在

粘液质蛋白组研究中还发现了一些同样存在于细胞壁中的蛋白, 比如PER36、MUM2、BXL1、SBT1.7等, 这表明细胞壁和粘液质中存在一些相同的蛋白质, 这也进一步支持了粘液质可以作为细胞壁结构与功能研究的模式体系这一观点(Griffiths和North 2017; Haughn和Western 2012; Voiniciuc等2015c)。

4 粘液质修饰相关酶及基因

果胶合成之后要经历甲酯化和乙酰化修饰等过程才能成熟, 目前关于果胶乙酰化的研究并不多, 主要研究工作均集中在甲酯化修饰。果胶在合成后是高度甲酯化的状态, 被分泌到细胞壁后需要发生适当的去甲酯化才能正常发挥作用。果胶去甲酯化的程度及方式在很大程度上决定了细胞壁的理化特性和功能, 对种皮粘液质的结构维持也起着关键作用。果胶去甲酯化过程中主要有两类酶发挥关键作用: (1)果胶甲酯酶(pectin methylesterase, PME), 该类酶的作用主要是将HG上的甲基除去。PME58在种子发育过程中表达, 授粉后3~6 d达到顶峰, *pme58*突变体中, PME的活性降低, HG的甲酯化程度显著升高(Turbant等2016); (2)果胶甲酯酶抑制子(pectin methylesterase inhibitor, PMEI), 这一类酶可以通过结合PME的活性部位从而抑制PME的活性, 进而调控果胶的甲酯化水平, 例如PMEI14可以抑制PME58的活性, 与SBT3.5和PME58共同调控果胶甲酯化, 进而影响粘液质的形态和结构(Sénéchal等2014, 2015)。PMEI6突变导致PME活性升高, 果胶被过度地去甲酯化, 结构过于致密, 种皮粘液质不能正常释放(Saez-Aguayo等2013)。除了上述两大类果胶去甲酯化修饰相关基因之外, 还有一些其他种类的酶类参与粘液质果胶去甲酯化修饰: SUBSILIN PROTEASE1.7 (SBT1.7)编码一个类枯草杆菌丝氨酸蛋白酶, 可以通过降解PME或者激活PMEI来抑制果胶HG去甲酯化过程(Rautengarten等2008; Ranocha等2014); FLYING SAUCER1 (FLY1)编码一个具有跨膜结构的E3连接酶, 可能通过影响PME的活性来调控果胶甲酯化水平, *fly1*突变体种皮粘液质果胶甲酯化程度显著降低, 粘液质释放出现缺陷(Voiniciuc等2013)。截止目前, 已报道的参与种皮粘液质果胶

去甲酯化的大都是一些酶类,而关于其转录调控机制还知之甚少。有研究指出,转录因子LEUNIG HOMOLOG (LUH)/MUM1通过调控PMEI6和SBT1.7的表达来调控果胶去甲酯化过程, *luh*突变体的种皮粘液质无法正常释放(Walker等2011; Huang等2011)。最近一项研究报道了MADS转录因子SEEDSTICK (STK)通过直接调控PMEI6的表达影响种皮粘液质果胶的去甲酯化, *stk*突变体遇水后粘液质不能释放(Ezquer等2016)。除了LUH和STK,迄今为止还没有其他调控种皮粘液质果胶甲酯化修饰的转录因子被鉴定。

除了甲酯化修饰,果胶的侧链结构对于种皮粘液质的结构维持也十分重要。如MUM2基因编码一个 β -半乳糖苷酶,突变体种子遇水后果胶完全不能释放; BXL1编码一个双功能 β -木糖苷酶/ α -阿拉伯呋喃糖酶, *bxl1*突变体种子遇水后粘液质的释放减少。MUM2和BXL1均参与了果胶主要成分RG I的修饰,二者可以去除RG I的侧链基团,而侧链基团在果胶与纤维素的结合中起着重要的交联作用,从而降低了果胶的凝胶强度(Arsovski等2009; Dean等2007)。

5 粘液质可作为细胞壁研究的模式体系

传统的细胞壁研究具有以下局限性: (1)分离提取困难。细胞壁在细胞中只占很小一部分,而且与原生质体结合紧密,不容易获得纯度高的细胞壁成分,且提取分离纯化工艺复杂,产量很少。(2)提取的细胞壁往往来自于不同类型的细胞,由于技术的限制,无法将植物某一组织的不同细胞分开,因此所获得的细胞壁往往是多种细胞细胞壁的合集,一些时空特异性表达的蛋白无法鉴别其来源。(3)现阶段提取细胞壁往往使用强酸强碱,使得细胞壁多糖之间的交联结构容易在酸或碱胁迫下被破坏,比如呋喃型阿拉伯糖(Araf)很容易被酸溶液破坏,因此得到的细胞壁并不是其天然存在状态,无法对其中的结构进行精确的研究。(4)细胞壁是植物体中重要的防御和支撑系统,一些关键基因的突变往往会导致很严重的生长发育缺陷,甚至使植物无法存活,对于研究工作的开展非常不利。(5)细胞壁研究中存在大量功能冗余的基因,其单突变往往没有表型,而多突变体可能表现

致死效应(Haughn和Western 2012)。

以拟南芥种皮粘液质为模式体系研究细胞壁多糖的合成与调控已成为一大趋势。以种皮粘液质作为替代研究体系具有一些突出优点: (1)粘液质具有与细胞壁几乎相同的化学成分,可以作为一种富含果胶的特化的次生细胞壁,这是利用粘液质系统研究细胞壁多糖的结构及合成的重要前提。(2)目前也有许多研究发现一些粘液质多糖比如纤维素的合成途径与细胞壁中的相似(Griffiths和North 2017),包括近期发现粘液质中的蛋白质组与细胞壁部分相同,因此可以利用粘液质来探索细胞壁多糖的合成途径及蛋白的作用机制。(3)拟南芥粘液质对于种子萌发和植物生长发育不是必需的,粘液质缺失不会影响种子的萌发和植株正常生长,因此一些导致致死效应的细胞壁缺陷型基因,可以利用粘液质为体系进行研究(Western等2001)。(4)提取方法简单。粘液质遇水即释放,轻轻摇动,即可分离得到外层粘液质。(5)粘液质的表型观察非常直观和方便,在粘液质研究中已经用正向遗传学的方法鉴定出了许多细胞壁合成及修饰的重要基因(Arsovski等2010; Haughn和Western 2012)。

但是粘液质本身也具有一些缺陷,比如粘液质的蛋白质组远小于细胞壁(Albenne等2013; Tsai等2017),缺少一些细胞壁中的结构蛋白;由于粘液质是由种皮细胞分泌的,而种皮细胞的基因型与母本一致,如果一些重要蛋白的突变体使母本致死或者不育,那么使用正向遗传学的方法在粘液质中将检测不到这些蛋白质(Haughn和Western 2012)。

6 展望

越来越多的证据证明粘液质中的三类多糖骨架之间存在共价交联,但是并不知道是以何种结构交联在一起,其中是否有类似AGP的蛋白质发挥作用,由于各研究结果不一致,目前尚无定论(Atmodjo等2013)。同时,对于一些多糖成分如RG I的结构和功能的研究较少,因此为了揭示这些单糖结构对于细胞壁和粘液质结构及功能上的影响,更多深入细致的研究还需要进一步开展。

已知细胞壁多糖如果胶和半纤维素都是在反式高尔基体中合成并被胞吐囊运输到细胞间隙形

成细胞壁或粘液质, 与此类似, 蛋白质也在高尔基体中合成并被运输到细胞壁或粘液质中, 但是这两种成分之间是否共用完全相同的运输方式还不清楚(Worden等2012)。

随着后基因组时代的到来, 应用分子生物学技术揭示基因与表型之间的联系变得非常重要, 经过过去十多年的生化分析, 已经对种皮粘液质成分及结构有了一定程度的了解, 但是尚有大量的突变体没有与基因型对应起来, 其内在合成、调控网络还存在大片的空白, 许多粘液质相关通路的关键节点没有被发现, 因此还需要更多的研究揭示这些调控网络, 而随着越来越多的研究发现粘液质同细胞壁在一定程度上共用相同的合成调控网络, 因此研究粘液质中的合成、调控网络也能更好地理解细胞壁的合成、调控网络。

至于粘液质相关蛋白的部分, 虽然目前已经陆陆续续发现了一些和粘液质相关的蛋白, 包括近期得到的粘液质蛋白组, 但是关于这些蛋白的功能、结构等信息还不清楚。除此之外, 由于粘液质中蛋白质只占很小一部分, 一些低丰度的蛋白还亟待鉴定和发掘。

此外, 许多植物物种如十字花科、蓼科等都存在种皮粘液质结构, 各种植物均搜集到许多的突变体, 但却没有找到过粘液质特异性表达的保守基因, 虽然之前Yang等(2012)通过系统发生分析, 探究过粘液质的进化, 并追溯了其先祖, 但是只得出了很模糊的结论, 认为种皮粘液质有益进化, 产生于约4 870万年前, 但是关于这种结构为何出现, 以及是在什么样的进化事件中出现, 尚没有明确的报道。毋庸置疑, 粘液质对于一些荒漠植物种子的生存和传播十分重要, 分析其共同先祖, 并理解粘液质结构产生的机制, 可以帮助我们勾画早期植物生存环境, 加深对于粘液质功能的理解。同时, 作为一种特化的次生细胞壁, 粘液质也是细胞壁结构和合成研究的一种良好的模型, 回溯其产生的过程也可以帮助我们更好地理解细胞壁的产生及进化。

参考文献(References)

- Albenne C, Canut H, Jamet E (2013). Plant cell wall proteomics: the leadership of *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 4: 111
- Albersheim P, Darvill A, Roberts K, et al (2010). Plant Cell Walls: from Chemistry to Biology. New York: Garland Science
- Anderson CT, Carroll A, Akhmetova L, et al (2010). Real-time imaging of cellulose reorientation during cell wall expansion in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol*, 152 (2): 787–796
- Arsovski AA, Haughn GW, Western TL (2010). Seed coat mucilage cells of *Arabidopsis thaliana* as a model for plant cell wall research. *Plant Signal Behav*, 5 (7): 796–801
- Arsovski AA, Popma TM, Haughn GW, et al (2009). AtBXL1 encodes a bifunctional β -D-xylosidase/ α -L-arabinofuranosidase required for pectic arabinan modification in *Arabidopsis* mucilage secretory cells. *Plant Physiol*, 150 (3): 1219–1234
- Atmodjo MA, Hao Z, Mohnen D (2013). Evolving views of pectin biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 747–779
- 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
- Baudry A, Heim MA, Dubreucq B, et al (2004). TT2, TT8, and TTG1 synergistically specify the expression of *BAN-YULS* and proanthocyanidin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 39 (3): 366–380
- Beeckman T, De Rycke R, Viane R, et al (2000). Histological study of seed coat development in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res*, 113 (2): 139–148
- 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
- Bhargava A, Ahad A, Wang S, et al (2013). The interacting MYB75 and KNAT7 transcription factors modulate secondary cell wall deposition both in stems and seed coat in *Arabidopsis*. *Planta*, 237 (5): 1199–1211
- Bosch M, Hepler PK (2005). Pectin methylesterases and pectin dynamics in pollen tubes. *Plant Cell*, 17 (12): 3219–3226
- Brown DM, Goubet F, Wong VW, et al (2007). Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis. *Plant J*, 52 (6): 1154–1168
- Brown DM, Zhang Z, Stephens E, et al (2009). Characterization of IRX10 and IRX10-like reveals an essential role in glucuronoxylan biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 57 (4): 732–746
- Buckeridge MS (2010). Seed cell wall storage polysaccharides: models to understand cell wall biosynthesis and degradation. *Plant Physiol*, 154 (3): 1017–1023
- Bui M, Lim N, Sijacic P, et al (2011). LEUNIG HOMOLOG

- and LEUNIG regulate seed mucilage extrusion in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 53 (5): 399–408
- Burn JE, Hurley UA, Birch RJ, et al (2002). The cellulose-deficient *Arabidopsis* mutant *rsw3* is defective in a gene encoding a putative glucosidase II, an enzyme processing N-glycans during ER quality control. *Plant J*, 32 (6): 949–960
- Caffall KH, Mohnen D (2009). The structure, function, and biosynthesis of plant cell wall pectic polysaccharides. *Carbohyd Res*, 344 (14): 1879–1900
- Caffall KH, Pattathil S, Phillips SE, et al (2009). *Arabidopsis thaliana* T-DNA mutants implicate *GAUT* genes in the biosynthesis of pectin and xylan in cell walls and seed testa. *Mol Plant*, 2 (5): 1000–1014
- Cavalier DM, Lerouxel O, Neumetzler L, et al (2008). Disrupting two *Arabidopsis thaliana* xylosyltransferase genes results in plants deficient in xyloglucan, a major primary cell wall component. *Plant Cell*, 20 (6): 1519–1537
- Chang A, Singh S, Phillips GNJ, et al (2011). Glycosyltransferase structural biology and its role in the design of catalysts for glycosylation. *Curr Opin Biotechnol*, 22 (6): 800–808
- Chebli Y, Geitmann A (2017). Cellular growth in plants requires regulation of cell wall biochemistry. *Curr Opin Cell Biol*, 44: 28–35
- Cosgrove DJ (2014). Re-constructing our models of cellulose and primary cell wall assembly. *Curr Opin Plant Biol*, 22: 122–131
- Cvrčková F, Grunt M, Bezdová R, et al (2012). Evolution of the land plant exocyst complexes. *Front Plant Sci*, 3: 159
- Dean GH, Zheng H, Tewari J, et al (2007). The *Arabidopsis MUM2* gene encodes a β -galactosidase required for the production of seed coat mucilage with correct hydration properties. *Plant Cell*, 19 (12): 4007–4021
- Dixon RA, Xie DY, Sharma SB (2005). Proanthocyanidins – a final frontier in flavonoid research? *New Phytol*, 165 (1): 9–28
- Ehlers K, Bhide AS, Tekleyohans DG, et al (2016). The MADS box genes *ABS*, *SHPI*, and *SHP2* are essential for the coordination of cell divisions in ovule and seed coat development and for endosperm formation in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS ONE*, 11 (10): e0165075
- Endler A, Persson S (2011). Cellulose synthases and synthesis in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 4 (2): 199–211
- Ezquer I, Mizzotti C, Nguema-Ona E, et al (2016). The developmental regulator SEEDSTICK controls structural and mechanical properties of the *Arabidopsis* seed coat. *Plant Cell*, 28 (10): 2478–2492
- Francoz E, Ranocha P, Burlat V, et al (2015). *Arabidopsis* seed mucilage secretory cells: regulation and dynamics. *Trends Plant Sci*, 20 (8): 515–524
- Freshour G, Clay RP, Fuller MS, et al (1996). Developmental and tissue-specific structural alterations of the cell-wall polysaccharides of *Arabidopsis thaliana* roots. *Plant Physiol*, 110: 1413–1429
- Gendre D, McFarlane HE, Johnson E, et al (2013). *Trans*-Golgi network localized ECHIDNA/YPT interacting protein complex is required for the secretion of cell wall polysaccharides in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (7): 2633–2646
- Gille S, Pauly M (2012). *O*-acetylation of plant cell wall polysaccharides. *Front Plant Sci*, 3: 12
- Gonzalez A, Brown M, Hatlestad G, et al (2016). TTG2 controls the developmental regulation of seed coat tannins in *Arabidopsis* by regulating vacuolar transport steps in the proanthocyanidin pathway. *Dev Biol*, 419 (1): 54–63
- Gonzalez A, Mendenhall J, Huo Y, et al (2009). TTG1 complex MYBs, MYB5 and TT2, control outer seed coat differentiation. *Dev Biol*, 325 (2): 412–421
- Gonzalez A, Zhao M, Leavitt JM, et al (2008). Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/bHLH/Myb transcriptional complex in *Arabidopsis* seedlings. *Plant J*, 53 (5): 814–827
- Griffiths JS, Crepeau MJ, Ralet MC, et al (2016). Dissecting seed mucilage adherence mediated by FEI2 and SOS5. *Front Plant Sci*, 7: 1073
- Griffiths JS, North HM (2017). Sticking to cellulose: exploiting *Arabidopsis* seed coat mucilage to understand cellulose biosynthesis and cell wall polysaccharide interactions. *New Phytol*, 214 (3): 959–966
- Griffiths JS, Šola K, Kushwaha R, et al (2015). Unidirectional movement of cellulose synthase complexes in *Arabidopsis* seed coat epidermal cells deposit cellulose involved in mucilage extrusion, adherence, and ray formation. *Plant Physiol*, 168 (2): 502–520
- Griffiths JS, Tsai AYL, Xue H, et al (2014). SALT-OVERLY SENSITIVE5 mediates *Arabidopsis* seed coat mucilage adherence and organization through pectins. *Plant Physiol*, 165 (3): 991–1004
- Guillemin F, Guillon F, Bonnin E, et al (2005). Distribution of pectic epitopes in cell walls of the sugar beet root. *Planta*, 222 (2): 355–371
- Günl M, Neumetzler L, Kraemer F, et al (2011). AXY8 encodes a α -fucosidase, underscoring the importance of apoplastic metabolism on the fine structure of *Arabidopsis* cell wall polysaccharides. *Plant Cell*, 23 (11): 4025–4040
- Günl M, Pauly M (2011). AXY3 encodes a α -xylosidase that impacts the structure and accessibility of the hemicellulose xyloglucan in *Arabidopsis* plant cell walls. *Planta*, 233 (4): 707–719
- Hanke DE, Northcote DH (1975). Molecular visualization of pectin and DNA by ruthenium red. *Biopolymers*, 14: 1–17
- Harpaz-Saad S, McFarlane HE, Xu S, et al (2011). Cellulose

- synthesis via the FEI2 RLK/SOS5 pathway and CELLULOSE SYNTHASE 5 is required for the structure of seed coat mucilage in *Arabidopsis*. *Plant J*, 68 (6): 941–953
- Harpaz-Saad S, Western TL, Kieber JJ (2012). The FEI2-SOS5 pathway and CELLULOSE SYNTHASE 5 are required for cellulose biosynthesis in the *Arabidopsis* seed coat and affect pectin mucilage structure. *Plant Signal Behav*, 7 (2): 285–288
- Harris PJ, Trethewey JAK (2010). The distribution of ester-linked ferulic acid in the cell walls of angiosperms. *Phytochem Rev*, 9 (1): 19–33
- Haughn G, Chaudhury A (2005). Genetic analysis of seed coat development in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 10 (10): 472–477
- Haughn GW, Western TL (2012). *Arabidopsis* seed coat mucilage is a specialized cell wall that can be used as a model for genetic analysis of plant cell wall structure and function. *Front Plant Sci*, 3: 64
- Hu R, Li J, Wang X, et al (2016a). Xylan synthesized by *Irregular Xylem 14 (IRX14)* maintains the structure of seed coat mucilage in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 67 (5): 1243–1257
- Hu R, Li J, Yang X, et al (2016b). Irregular xylem 7 (IRX7) is required for anchoring seed coat mucilage in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 92 (1–2): 25–38
- Huang J, DeBowles D, Esfandiari E, et al (2011). The *Arabidopsis* transcription factor *LUH/MUM1* is required for extrusion of seed coat mucilage. *Plant Physiol*, 156 (2): 491–502
- Ishida T, Hattori S, Sano R, et al (2007). *Arabidopsis* *TRANSPARENT TESTA GLABRA2* is directly regulated by R2R3 MYB transcription factors and is involved in regulation of *GLABRA2* transcription in epidermal differentiation. *Plant Cell*, 19 (8): 2531–2543
- Iuchi S, Suzuki H, Kim YC, et al (2007). Multiple loss-of-function of *Arabidopsis* gibberellin receptor AtGID1s completely shuts down a gibberellin signal. *Plant J*, 50 (6): 958–966
- Jarvis MC (1984). Structure and properties of pectin gels in plant cell walls. *Plant Cell Environ*, 7 (3): 153–164
- Johnson CS, Kolevski B, Smyth DR (2002). *TRANSPARENT TESTA GLABRA2*, a trichome and seed coat development gene of *Arabidopsis*, encodes a WRKY transcription factor. *Plant Cell*, 14 (6): 1359–1375
- Kim YC, Nakajima M, Nakayama A, et al (2005). Contribution of gibberellins to the formation of *Arabidopsis* seed coat through starch degradation. *Plant Cell Physiol*, 46 (8): 1317–1325
- Kong Y, Zhou G, Abdeen AA, et al (2013). GALACTURONOSYLTRANSFERASE-LIKE5 is involved in the production of *Arabidopsis* seed coat mucilage. *Plant Physiol*, 163 (3): 1203–1217
- Kulich I, Cole R, Drdová E, et al (2010). *Arabidopsis* exocyst subunits *SEC8* and *EXO70A1* and exocyst interactor *ROH1* are involved in the localized deposition of seed coat pectin. *New Phytol*, 188 (2): 615–625
- Kunieda T, Mitsuda N, Ohme-Takagi M, et al (2008). NAC family proteins NARS1/NAC2 and NARS2/NAM in the outer integument regulate embryogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 20 (10): 2631–2642
- Kunieda T, Shimada T, Kondo M, et al (2013). Spatiotemporal secretion of PEROXIDASE36 is required for seed coat mucilage extrusion in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (4): 1355–1367
- Lee C, O'Neill MA, Tsumuraya Y, et al (2007a). The *irregular xylem9* mutant is deficient in xylan xylosyltransferase activity. *Plant Cell Physiol*, 48 (11): 1624–1634
- Lee C, Zhong R, Richardson EA, et al (2007b). The *PARVUS* gene is expressed in cells undergoing secondary wall thickening and is essential for glucuronoxylan biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 48 (12): 1659–1672
- Levesque-Tremblay G, Müller K, Mansfield SD, et al (2015). *HIGHLY METHYL ESTERIFIED SEEDS* is a pectin methyl esterase involved in embryo development. *Plant Physiol*, 167 (3): 725–737
- Li E, Bhargava A, Qiang W, et al (2012). The Class II *KNOX* gene *KNAT7* negatively regulates secondary wall formation in *Arabidopsis* and is functionally conserved in *Populus*. *New Phytol*, 194: 102–115
- Li SF, Milliken ON, Pham H, et al (2009). The *Arabidopsis* MYB5 transcription factor regulates mucilage synthesis, seed coat development, and trichome morphogenesis. *Plant Cell*, 21 (1): 72–89
- Macquet A, Ralet MC, Kronenberger J, et al (2007a). In situ, chemical and macromolecular study of the composition of *Arabidopsis thaliana* seed coat mucilage. *Plant Cell Physiol*, 48 (7): 984–999
- Macquet A, Ralet MC, Loudet O, et al (2007b). A naturally occurring mutation in an *Arabidopsis* accession affects a β -D-galactosidase that increases the hydrophilic potential of rhamnogalacturonan I in seed mucilage. *Plant Cell*, 19 (12): 3990–4006
- McFarlane HE, Döring A, Persson S (2014). The cell biology of cellulose synthesis. *Annu Rev Plant Biol*, 65: 69–94
- McFarlane HE, Watanabe Y, Gendre D, et al (2013). Cell wall polysaccharides are mislocalized to the vacuole in *echidna* mutants. *Plant Cell Physiol*, 54 (11): 1867–1880
- Mendu V, Griffiths JS, Persson S, et al (2011). Subfunctionalization of cellulose synthases in seed coat epidermal cells mediates secondary radial wall synthesis and mucilage attachment. *Plant Physiol*, 157: 441–453
- Mikshina PV, Petrova AA, Faizullin DA, et al (2015). Tissue-specific rhamnogalacturonan I forms the gel with hyperelastic properties. *Biochemistry Mosc*, 80 (7):

- 915–924
- Mizzotti C, Ezquer I, Paolo D, et al (2014). SEEDSTICK is a master regulator of development and metabolism in the *Arabidopsis* seed coat. *PLoS Genet*, 10 (12): e1004856
- Mizzotti C, Mendes MA, Caporali E, et al (2012). The MADS box genes *SEEDSTICK* and *ARABIDOPSIS B_{sister}* play a maternal role in fertilization and seed development. *Plant J*, 70 (3): 409–420
- Mohnen D (2008). Pectin structure and biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 11 (3): 266–277
- Naran R, Chen G, Carpita NC (2008). Novel rhamnogalacturonan I and arabinoxylan polysaccharides of flax seed mucilage. *Plant Physiol*, 148 (1): 132–141
- North HM, Berger A, Saez-Aguayo S, et al (2014). Understanding polysaccharide production and properties using seed coat mutants: future perspectives for the exploitation of natural variants. *Ann Bot*, 114 (6): 1251–1263
- Ohto MA, Fischer RL, Goldberg RB, et al (2005). Control of seed mass by *APETALA2*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 3123–3128
- Ohto MA, Floyd SK, Fischer RL, et al (2009). Effects of *APETALA2* on embryo, endosperm, and seed coat development determine seed size in *Arabidopsis*. *Sex Plant Reprod*, 22 (4): 277–289
- Oka T, Nemoto T, Jigami Y (2007). Functional analysis of *Arabidopsis thaliana* RHM2/MUM4, a multidomain protein involved in UDP-D-glucose to UDP-L-rhamnose conversion. *J Biol Chem*, 282 (8): 5389–5403
- Park YB, Cosgrove DJ (2015). Xyloglucan and its interactions with other components of the growing cell wall. *Plant Cell Physiol*, 56 (2): 180–194
- Pauly M, Eberhard S, Albersheim P, et al (2001). Effects of the *mur1* mutation on xyloglucans produced by suspension-cultured *Arabidopsis thaliana* cells. *Planta*, 214 (1): 67–74
- Pauly M, Gille S, Liu L, et al (2013). Hemicellulose biosynthesis. *Planta*, 238 (4): 627–642
- Pauly M, Keegstra K (2008). Cell wall carbohydrates and their modification as a resource for biofuels. *Plant J*, 54 (4): 559–568
- Penfield S, Meissner RC, Shoue DA, et al (2001). *MYB61* is required for mucilage deposition and extrusion in the *Arabidopsis* seed coat. *Plant Cell*, 13 (12): 2777–2791
- Ralet MC, Crépeau MJ, Buchholt HC, et al (2003). Polyelectrolyte behaviour and calcium binding properties of sugar beet pectins differing in their degrees of methylation and acetylation. *Biochem Eng J*, 16 (2): 191–201
- Ralet MC, Crépeau MJ, Vigouroux J, et al (2016). Xylans provide the structural driving force for mucilage adhesion to the *Arabidopsis* seed coat. *Plant Physiol*, 171 (1): 165–178
- Ralet MC, Tranquet O, Poulain D, et al (2010). Monoclonal antibodies to rhamnogalacturonan I backbone. *Planta*, 231 (6): 1373–1383
- Ranocha P, Francoz E, Burlat V, et al (2014). Expression of PRX36, PME16 and SBT1.7 is controlled by complex transcription factor regulatory networks for proper seed coat mucilage extrusion. *Plant Signal Behav*, 9 (11): e977734
- Rautengarten C, Usadel B, Neumetzler L, et al (2008). A subtilisin-like serine protease essential for mucilage release from *Arabidopsis* seed coats. *Plant J*, 54 (3): 466–480
- Ren YF, Hansen SF, Ebert B, et al (2014). Site-directed mutagenesis of IRX9, IRX9L and IRX14 proteins involved in xylan biosynthesis: glycosyltransferase activity is not required for IRX9 function in *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 9 (8): e105014
- Rennie EA, Scheller HV (2014). Xylan biosynthesis. *Curr Opin Biotechnol*, 26: 100–107
- Ridley BL, O'Neill MA, Mohnen D (2001). Pectins: structure, biosynthesis, and oligogalacturonide-related signaling. *Phytochemistry*, 57 (6): 929–967
- Romano JM, Dubos C, Prouse MB, et al (2012). AtMYB61, an R2R3-MYB transcription factor, functions as a pleiotropic regulator via a small gene network. *New Phytol*, 195 (4): 774–786
- Saez-Aguayo S, Ralet MC, Berger A, et al (2013). PECTIN METHYLESTERASE INHIBITOR6 promotes *Arabidopsis* mucilage release by limiting methylesterification of homogalacturonan in seed coat epidermal cells. *Plant Cell*, 25: 308–323
- Saez-Aguayo S, Rautengarten C, Temple H, et al (2017). UUAT1 is a Golgi-localized UDP-uronic acid transporter that modulates the polysaccharide composition of *Arabidopsis* seed mucilage. *Plant Cell*, 29 (1): 129–143
- Scheller HV, Ulvskov P (2010). Hemicelluloses. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 263–289
- Schols HA, Voragen AGJ (1996). Complex pectins: structure elucidation using enzymes. *Progr Biotechnol*, 14: 3–19
- Sénéchal F, Graff L, Surcouf O, et al (2014). *Arabidopsis* PECTIN METHYLESTERASE17 is co-expressed with and processed by SBT3.5, a subtilisin-like serine protease. *Ann Bot*, 114 (6): 1161–1175
- Sénéchal F, Mareck A, Marcelo P, et al (2015). *Arabidopsis* PME17 activity can be controlled by Pectin Methylesterase Inhibitor 4. *Plant Signal Behav*, 10 (2): e983351
- Shi DC, Wang J, Hu RB, et al (2017). Boron-bridged RG-II and calcium are required to maintain the pectin network of the *Arabidopsis* seed mucilage ultrastructure. *Plant Mol Biol*, 94 (3): 267–280
- Shi L, Katavic V, Yu Y, et al (2012). *Arabidopsis glabra2* mutant seeds deficient in mucilage biosynthesis produce more oil. *Plant J*, 69 (1): 37–46
- Sullivan S, Ralet MC, Berger A, et al (2011). CESA5 is re-

- quired for the synthesis of cellulose with a role in structuring the adherent mucilage of *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiol*, 156 (4): 1725–1739
- Tan L, Eberhard S, Pattathil S, et al (2013). An *Arabidopsis* cell wall proteoglycan consists of pectin and arabinoxylan covalently linked to an arabinogalactan protein. *Plant Cell*, 25: 270–287
- Tsai AYL, Kunieda T, Rogalski J, et al (2017). Identification and characterization of *Arabidopsis* seed coat mucilage proteins. *Plant Physiol*, 173 (2): 1059–1074
- Turbant A, Fournet F, Lequart M, et al (2016). PME58 plays a role in pectin distribution during seed coat mucilage extrusion through homogalacturonan modification. *J Exp Bot*, 67 (8): 2177–2190
- Usadel B, Kuschinsky AM, Rosso MG, et al (2004). RHM2 is involved in mucilage pectin synthesis and is required for the development of the seed coat in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 134: 286–295
- Vasilevski A, Giorgi FM, Bertinetti L, et al (2012). LASSO modeling of the *Arabidopsis thaliana* seed/seedling transcriptome: a model case for detection of novel mucilage and pectin metabolism genes. *Mol BioSyst*, 8 (10): 2566–2574
- Voiniciuc C, Dean GH, Griffiths JS, et al (2013). FLYING SAUCER1 is a transmembrane RING E3 ubiquitin ligase that regulates the degree of pectin methylesterification in *Arabidopsis* seed mucilage. *Plant Cell*, 25 (3): 944–959
- Voiniciuc C, Günl M, Schmidt MHW, et al (2015a). Highly branched xylan made by IRREGULAR XYLEM14 and MUCILAGE-RELATED21 links mucilage to *Arabidopsis* seeds. *Plant Physiol*, 169 (4): 2481–2495
- Voiniciuc C, Schmidt MHW, Berger A, et al (2015b). MUCILAGE-RELATED10 produces galactoglucomannan that maintains pectin and cellulose architecture in *Arabidopsis* seed mucilage. *Plant Physiol*, 169: 403–420
- Voiniciuc C, Yang B, Schmidt MHW, et al (2015c). Starting to gel: how *Arabidopsis* seed coat epidermal cells produce specialized secondary cell walls. *Int J Mol Sci*, 16: 3452–3473
- Voiniciuc C, Zimmermann E, Schmidt MHW, et al (2016). Extensive natural variation in *Arabidopsis* seed mucilage structure. *Front Plant Sci*, 7: 803
- Walker M, Tehseen M, Doblin MS, et al (2011). The transcriptional regulator LEUNIG_HOMOLOG regulates mucilage release from the *Arabidopsis* testa. *Plant Physiol*, 156 (1): 46–60
- Wang Z, Chen M, Chen T, et al (2014). *TRANSPARENT TESTA2* regulates embryonic fatty acid biosynthesis by targeting *FUSCA3* during the early developmental stage of *Arabidopsis* seeds. *Plant J*, 77 (5): 757–769
- Western TL, Burn J, Tan WL, et al (2001). Isolation and characterization of mutants defective in seed coat mucilage secretory cell development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 127 (3): 998–1011
- Western TL, Skinner DJ, Haughn GW (2000). Differentiation of mucilage secretory cells of the *Arabidopsis* seed coat. *Plant Physiol*, 122: 345–355
- Western TL, Young DS, Dean GH, et al (2004). *MUCILAGE-MODIFIED4* encodes a putative pectin biosynthetic enzyme developmentally regulated by *APETALA2*, *TRANSPARENT TESTA GLABRA1*, and *GLABRA2* in the *Arabidopsis* seed coat. *Plant Physiol*, 134: 296–306
- Willats WGT, Knox JP, Mikkelsen JD (2006). Pectin: new insights into an old polymer are starting to gel. *Trends Food Sci Technol*, 17 (3): 97–104
- Willats WGT, McCartney L, Knox JP (2001a). In-situ analysis of pectic polysaccharides in seed mucilage and at the root surface of *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 213 (1): 37–44
- Willats WGT, McCartney L, Mackie W, et al (2001b). Pectin: cell biology and prospects for functional analysis. *Plant Mol Biol*, 47 (1): 9–27
- Windsor JB, Symonds VV, Mendenhall J, et al (2000). *Arabidopsis* seed coat development: morphological differentiation of the outer integument. *Plant J*, 22 (6): 483–493
- Worden N, Park E, Drakakaki G (2012). *Trans*-Golgi network—an intersection of trafficking cell wall components. *J Integr Plant Biol*, 54 (11): 875–886
- Yang X, Baskin JM, Baskin CC, et al (2012). More than just a coating: ecological importance, taxonomic occurrence and phylogenetic relationships of seed coat mucilage. *Perspect Plant Ecol*, 14 (6): 434–442
- Yapo BM (2011). Rhamnogalacturonan-I: a structurally puzzling and functionally versatile polysaccharide from plant cell walls and mucilages. *Polym Rev*, 51 (4): 391–413
- Young RE, McFarlane HE, Hahn MG, et al (2008). Analysis of the Golgi apparatus in *Arabidopsis* seed coat cells during polarized secretion of pectin-rich mucilage. *Plant Cell*, 20 (6): 1623–1638
- Yu L, Shi D, Li J, et al (2014). CELLULOSE SYNTHASE-LIKE A2, a glucomannan synthase, is involved in maintaining adherent mucilage structure in *Arabidopsis* seed. *Plant Physiol*, 164 (4): 1842–1856
- Zeng W, Lampugnani ER, Picard KL, et al (2016). Asparagus IRX9, IRX10, and IRX14A are components of an active xylan backbone synthase complex that forms in the Golgi apparatus. *Plant Physiol*, 171 (1): 93–109
- Zhang F, Gonzalez A, Zhao M, et al (2003). A network of redundant bHLH proteins functions in all TTG1-dependent pathways of *Arabidopsis*. *Development*, 130 (20): 4859–4869
- Zou HF, Zhang YQ, Wei W, et al (2013). The transcription factor AtDOF4.2 regulates shoot branching and seed coat formation in *Arabidopsis*. *Biochem J*, 449 (2): 373–388

Research progress on biosynthesis and regulation of seed coat mucilage in *Arabidopsis thaliana*

LU Ming-Min^{1,2}, XU Yan¹, WANG Yi-Ping^{1,2}, KONG Ying-Zhen³, HU Rui-Bo^{1,*}, ZHOU Gong-Ke^{1,*}

¹Key Laboratory of Biofuels, Qingdao Engineering Research Center of Biomass Resources and Environment, Institute of Bioenergy and Bioprocess Technology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao, Shandong 266101, China

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

³Key Laboratory of Tobacco Genetic Improvement and Biotechnology, Tobacco Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Qingdao, Shandong 266101, China

Abstract: Plant cell wall is the most abundant renewable resource on the earth. It serves as a major resource for energy, textile fiber, building materials and papermaking raw materials in various aspects of human living and industry. The mechanism of plant cell wall biosynthesis and regulation has been a hotspot in recent years. Elucidation of the mechanisms underlying plant cell wall formation will not only promote the efficient exploration of renewable energy resources (e.g. bioethanol), but also of great significance to the efficient utilization of lignocellulosic biomass in medicine, food and textile industry. Some of the cruciferous (e.g. *Arabidopsis thaliana*) and Plantaginaceae plant species synthesize a large amount of gel-like polysaccharides (mucilage) in the outer layer cells of seed coat during the seed development process. Upon imbibition in water, the mucilage expands, ruptures the outer seed coat and releases, forming a transparent gel-like capsule surrounding the seed surface. The main component of *A. thaliana* seed coat mucilage is pectin (mainly rhamnogalactoside I, RG I), but also contains a small amount of cellulose and hemicellulose components. As a specialized type of cell wall, seed coat mucilage has been considered as an excellent model system for the study of plant cell wall polysaccharide synthesis, regulation and interactions between different cell wall components. The research using seed coat mucilage has the following advantages: easy observation of the phenotype, simplified separation procedure, relatively homogeneous composition, no adverse effects on plant growth and development, etc. This review introduces the recent research progress on the formation and composition of *A. thaliana* seed coat mucilage, and its underlying molecular regulation mechanisms.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; cell wall; seed coat mucilage; pectin

Received 2018-02-02 Accepted 2018-04-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31370328, 31770336 and 31670302).

*Co-corresponding authors: Hu RB (hurb@qibebt.ac.cn), Zhou GK (zhougk@qibebt.ac.cn).