

植物主要乳胶蛋白生物学功能研究进展*

喻丹, 王艳[†]

(新疆大学 生命科学与技术学院, 新疆 乌鲁木齐 830017)

摘要: 主要乳胶蛋白(Major Latex Proteins, MLPs)是一类植物特有蛋白质,主要存在于双子叶和部分单子叶植物中,在植物生长发育、抵御生物和非生物胁迫方面发挥重要作用.就MLPs蛋白的空间结构、生物学功能及作用机制进行了阐述,为进一步了解MLP家族成员及其在作物改良方面的应用提供参考.

关键词: 主要乳胶蛋白;生长发育;生物胁迫;非生物胁迫;功能机制

DOI: 10.13568/j.cnki.651094.651316.2023.10.23.0001

中图分类号: Q71 **文献标识码:** A **文章编号:** 2096-7675(2025)01-0073-09

引文格式: 喻丹,王艳.植物主要乳胶蛋白生物学功能研究进展[J].新疆大学学报(自然科学版中英文),2025,42(1):73-81.

英文引文格式: YU Dan, WANG Yan. Advances on the biological function of major latex proteins(MLPs) in plants[J]. Journal of Xinjiang University(Natural Science Edition in Chinese and English), 2025, 42(1): 73-81.

Advances on the Biological Function of Major Latex Proteins(MLPs) in Plants

YU Dan, WANG Yan

(School of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi Xinjiang 830017, China)

Abstract: Major latex proteins(MLPs) are a type of plant-specific proteins that primarily exist in dicotyledonous and some monocotyledonous plants. They play important roles in plant growth and development, as well as in defense against biotic and abiotic stresses. This article discusses the spatial structure, biological functions, and mechanisms of action of MLPs, providing references for further understanding of MLP family members and their applications in crop improvement.

Key words: major latex proteins; growth and development; biotic stress; abiotic stress; functional mechanism

0 引言

MLPs最早在罂粟(*Papaver somniferum*)中被鉴定,由于其在罂粟乳胶中为一类丰富的特异肽,故此得名^[1].迄今为止,已在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[2]、本式烟(*Nicotiana benthamiana*)^[3]、苹果(*Malus pumila*)^[4]、油菜(*Brassica rapa*)^[5]、葡萄(*Vitis vinifera*)^[6]等许多双子叶和部分单子叶植物中发现了编码MLPs的基因,但双子叶植物往往比单子叶植物含有更多的MLP基因^[7].MLP同源基因编码的蛋白则称为类乳胶蛋白(MLP-like),不同或同一物种中的多个MLP成员,共同构成了MLP蛋白家族.

根据序列比对和蛋白结构分析,MLP家族属于Bet v1超家族(图1).该超家族蛋白通常呈酸性,分子量约为15~18 kDa. Bet v1超家族成员较多,分为11个亚家族,包括病程相关蛋白PR10(Pathogenesis Related 10, PR10)、细胞分裂素特异结合蛋白(Cytokinin-Specific Binding Proteins, CSBP)、MLP、聚酮环化酶家族、(S)-去甲乌龙碱合成酶家族等^[8].尽管这些亚家族成员之间的序列同源性较低,但不同家族成员具有十分相似的三维结构^[9],它们均具有典型的Bet v1结构,并形成Y型疏水腔,该疏水腔可以与不同配体结合发挥不同的功能,已研究的配体包括细胞分裂素、油菜素内酯和次生代谢物等^[8].这11个亚家族中,蛋白成员最多的是PR10蛋白家族,它们不仅在植物发育过程中表达,且往往受病原体感染、损伤和非生物胁迫的诱导^[10].CSBP家族的成员

* 收稿日期: 2023-10-23

基金项目: 国家自然科学基金“金属硫蛋白HcMT参与盐生植物盐穗木钠、镉的响应及其机制研究”(32260072);新疆维吾尔自治区面上自然科学基金“促产量基因对新疆主栽大豆的遗传转化”(2022D01C402).

作者简介: 喻丹(1996—),女,硕士生,从事植物学的研究, E-mail: 985606632@qq.com.

[†] 通讯作者: 王艳(1978—),女,博士,教授,主要从事植物抗逆生理生化和分子机制的研究, E-mail: wangyanxju@126.com.

在豆科植物中被发现,并且能特异结合细胞分裂素^[11]. MLPs是Bet v1超家族中的第二大家族,该家族大多数成员在果实发育和成熟过程中积累. 目前已有12个Bet v1蛋白的结构被解析,其中包括3个MLP成员. 大量研究显示,MLP参与了植物的生长发育及对干旱、盐、激素和病原体的响应(表1). 本文就MLPs的结构、相关生物学功能及机制进行阐述.

1 MLPs结构特征

蛋白质结构决定其功能. MLPs的三维结构首次在2009年被鉴定, Lytle等利用核磁共振和X射线晶体衍射对拟南芥中AtMLP28和At1g24000.1进行了结构解析(图2)^[12]. AtMLP28由3个 α 螺旋和6个 β 折叠构成,而At1g24000.1却仅有5个 β 折叠,表明不同MLP结构之间存在差异. Choi等利用X射线晶体衍射解析了人参(*Panax ginseng*) MLP151 (GLP) 的结构,发现它由3个 α 螺旋和7个 β 折叠组成^[13]. 尽管MLP家族成员间的序列相似性较低(26.7%~44.8%)^[14],但它们却有着极为相似的三维结构,具有典型的由3个 α 螺旋和5~7个 β 折叠形成的Bet v1结构.

1.1 疏水腔

MLPs结构最显著的特征便是它所具有的Y型疏水腔,由最长的 α 3螺旋和周围环绕的几个 β 折叠组成,由于该疏水腔的氨基酸有较强的疏水性,因此MLPs在植物中可能通过结合并运输疏水化合物^[13]发挥作用. 以具有典型Bet v1结构的拟南芥AtMLP423为例,MLP疏水腔有3个入口,一个入口在富含甘氨酸的环与 α 1和 α 2连接处中间,而另两个入口位于 α 3两侧^[15](图2).

不同MLPs疏水腔体积差异较大,这是由于 α 3折叠方向及长环的存在,如含有长环的拟南芥AtMLP28的空腔体积明显大于无长环的人参GLP和猕猴桃(*Actinidia chinensis*)的Actd11^[13]. 其中,特异表达在葫芦科根中的MLPs可与土壤中的疏水性污染物结合形成复合物,通过木质部运输到地表以上,从而解除土壤污染^[16].

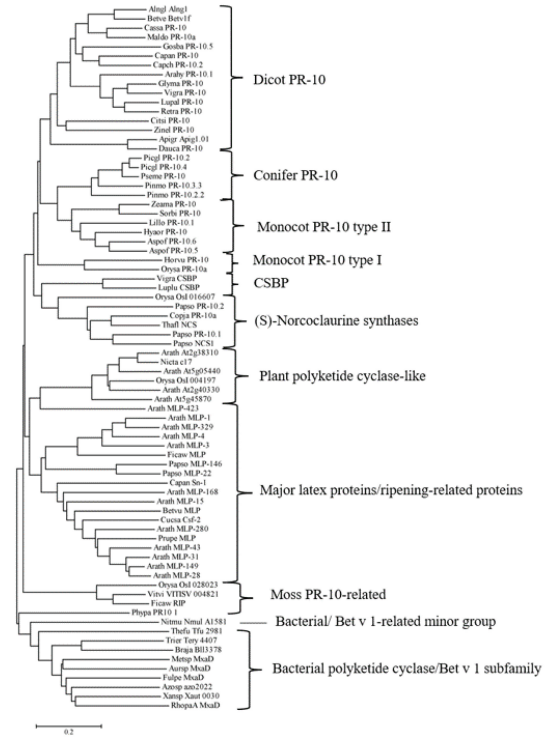


图1 Bet v1蛋白家族的进化分析

表1 MLP家族成员及功能

| 物种 | 基因 | 器官 | 处理 | 功能 |
|-----|---|------|--------------------------------|--|
| 拟南芥 | <i>ZCE1</i> 、 <i>ZCE2</i> ^[21] | 所有部位 | 顺式肉桂醛酸 | 促进拟南芥营养生长,延迟开花 |
| | <i>MLP43</i> ^[2] | 所有部位 | ABA、6-BA、GA ₃ 、NaCl | 在拟南芥中正调控ABA赋予植物耐旱性 |
| | <i>MLP28</i> ^[22] | 无 | 无 | MLP28控制茎尖顶端分生组织中 <i>Clavata 3</i> 和 <i>Wuschel</i> 的表达 |
| 油菜 | <i>MLP328</i> 、 <i>MLP329</i> ^[23] | 根 | 磺胺嘧啶 | <i>MLP329</i> 可能以ABA和GA依赖的方式强制种子休眠 |
| | <i>BrMLP1</i> 、 <i>BrMLP6</i> ^[5] | 所有部位 | NaCl、ABA、甘露醇 | 提高植物抗旱及耐盐性 |
| 甜椒 | <i>Sn</i> ^[24] | 果实 | 损伤、ET | 损伤诱导 <i>Sn</i> 的表达,激活乙烯,促进果实成熟 |
| 甜菜 | <i>BvMLP1</i> 、 <i>BvMLP3</i> ^[25] | 无 | 丝核菌 | 增强植物对丝核菌的抗性 |

续表 1

| 物种 | 基因 | 器官 | 处理 | 功能 |
|-----|--|---------|--|--|
| 葡萄 | <i>VvMLP1-14</i> ^[6] | 所有部位 | 冷、热、ABA、 JA、SA、NaCl | <i>VvMLP</i> 基因受 非生物胁迫诱导 |
| 黄瓜 | <i>MLP328</i> ^[26] | 叶、根、韧皮部 | 24-epibrassinosteroid (EBR) | 外源施加EBR 诱导 <i>MLP</i> 表达, 参与SAR |
| 西葫芦 | <i>MLP-GR3</i> 、 <i>MLP-GR1</i> 、 <i>MLP-PG1</i> ^[7] | 根、木质部 | 高温、低温、 长日照、短日照 | <i>MLP</i> 结合疏水性 污染物POP |
| 陆地棉 | <i>Gh-MLP</i> ^[27] | 根 | NaCl、大丽轮枝菌 | 改变类黄酮 的含量, 提高植物耐盐性 |
| | <i>GhMLP423</i> ^[28] | 无 | 烟粉虱 | 提高棉花抗病性, 可能参与了 JA信号传导 |
| | <i>GhMLP28</i> ^[29] | 根 | JA、SA、 ET、大丽轮枝菌 | 诱导 <i>PR</i> 基因, 增强抗性 |
| 大豆 | <i>GmMLP</i> ^[30] | 子叶 | NaCl | 受盐胁迫诱导 |
| 小麦 | <i>TaSTP</i> ^[31] | 无 | 干旱、盐、ABA | 提高植物耐旱性 |
| 本式烟 | <i>NbMLP28</i> ^[3] 、 <i>NbMLP43</i> ^[32] | 根 | 马铃薯Y病毒 | 提高烟草抗病性, 参与JA信号通路 |
| | | 叶 | 链格孢菌 | 增强烟草 赤星病抗性 |
| | | 叶 | MV、ABA、PEG | 提高ABA水平 调节抗旱性 |
| 人参 | <i>MLP151</i> ^[14] | 所有部位 | 冷、UV、JA、NaCl、 SA、H ₂ O ₂ 、光照、黑暗 | 受损失诱导 |
| 桑树 | <i>MuMLPL329</i> ^[35] | 叶、根、韧皮部 | JA、SA、病原菌 | 增强防御基因的 表达,提高 类黄酮含量 |
| 苹果 | <i>MdMLP423</i> ^[19] | 所有部位 | 斑点落叶病菌、轮纹病菌 冷、早、ABA、NaCl | 负调控苹果对斑点 落叶病的抗性 提高拟南芥 非生物胁迫抗性 |

注: 激素简称为水杨酸 (Salicylic Acid, SA)、脱落酸 (Abscisic Acid, ABA)、乙烯 (Ethylene, ET)、茉莉酸甲酯 (Methyl Jasmonate, MeJA)、赤霉素 (Gibberellin, GA₃); 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、油菜 (*Brassica rapa*)、甜椒 (*Capsicum annuum*)、甜菜 (*Beta vulgaris*)、葡萄 (*Vitis vinifera*)、黄瓜 (*Cucumis sativus*)、西葫芦 (*Cucurbita pepo*)、陆地棉 (*Gossypium hirsutum*)、大豆 (*Glycine max*)、小麦 (*Triticum aestivum*)、本式烟 (*Nicotiana benthamiana*)、烟草 (*Nicotiana tabacum*)、人参 (*Panax ginseng*)、桑树 (*Morus alba*)、苹果 (*Malus pumila*)

1.2 富含甘氨酸的P环

MLPs第二个结构特征便是连接 $\beta 2$ 和 $\beta 3$ 的富含甘氨酸的环L4, 该环又称磷酸结合环或P环^[17]. P环是一类具有核酸酶活性的结构域, 广泛存在于磷酸化和核酸结合蛋白中^[18], 具有该结构的PR10蛋白往往具有RNase活性, 推测该结构域与其发挥的生物学功能密切相关. 李荣利用定点突变技术, 将苹果MdMLP423中的4个甘氨酸分别突变, 导致苹果的抗逆性下降^[19]. 酢浆草 (*Oxalis corniculata*) 的块茎中, 含量最丰富的可溶性蛋白Ocatin首次被鉴定为MLP同系物, 对细菌 (根瘤农杆菌 (*Agrobacterium tumefaciens*)、放射形土壤杆菌 (*Agrobacterium radiobacter*)、金黄色假单胞菌 (*Pseudomonas adaceae*))、真菌 (尖孢镰刀菌 (*Fusarium oxysporum*)、蜜环菌

(*Armillaria mellea*) 均具抗菌活性,但其抗菌活性与所含P环结构之间的关系尚未可知^[20]. 尽管MLP家族成员在三维结构上与PR10十分相似,但迄今尚未发现该家族成员具有RNase活性. 因而,P环在MLPs中的生物学作用尚不清楚.

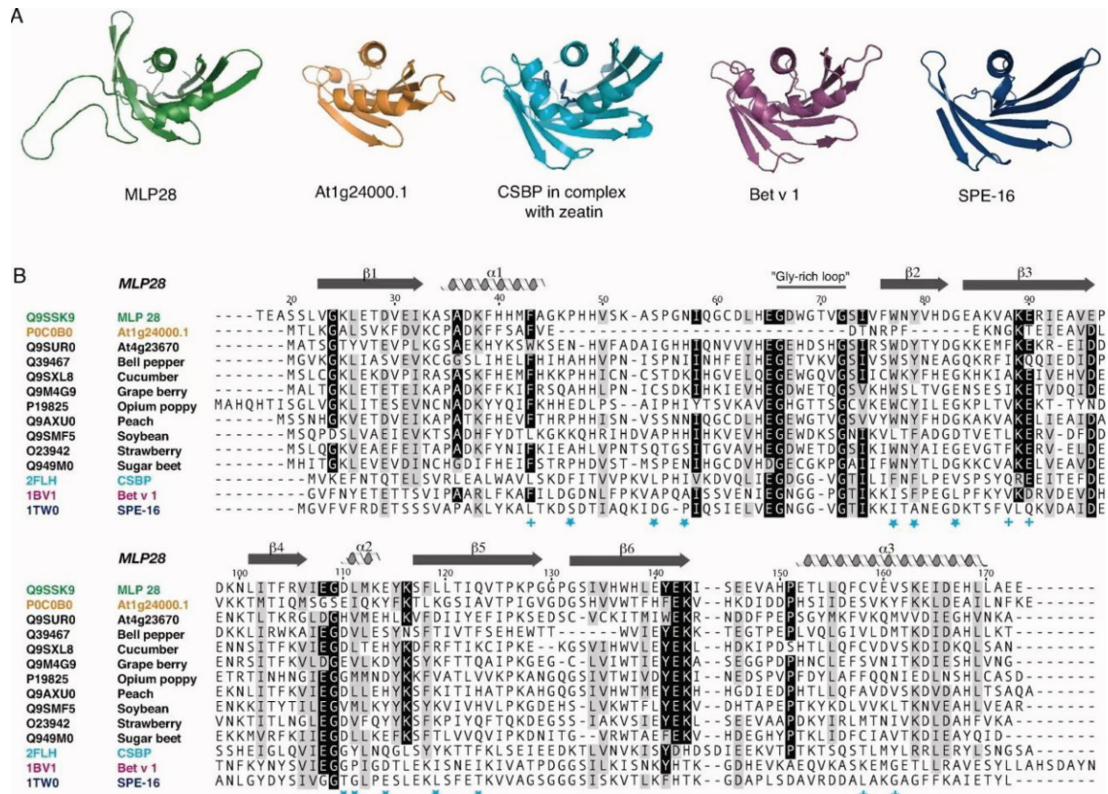


图 2 Bet v1家族成员结构^[12]

注:(A) 拟南芥的MLP28和At1g24000.1、绿豆的2FLH、桦树花粉过敏原Bet v1 (1BV1) 和SPE-16的三维空间结构;(B) 图(A) 中所示蛋白及其它物种Bet v1的氨基酸序列比对,相似性大于70%的保守结构域用黑色标出,被替换的保守域用灰色标出,“*”表示通过氢键与配体相互作用的细胞分裂素特异结合残基,“+”表示通过范德瓦耳斯力相互作用的残基

2 MLPs参与植物生长发育

MLPs在植物的果实和花等生长发育过程中扮演着重要角色. 研究显示,甜椒^[24]、甜瓜(*Cucumis melo*)^[36]、黄瓜^[37]、野草莓(*Fragaria vesca*)^[38]、葡萄^[39]的果实成熟和烟草^[40]花发育过程中MLP基因表达显著上调. Guo等利用LC-MS/MS对外源施加顺式肉桂酸的拟南芥进行差异蛋白质组学研究,发现处理后的类乳球蛋白ZCE1和ZCE2表达上调,且干扰后的*zce1*突变体植株出现提早抽薹的表型. 上述结果表明,ZCE1促进了拟南芥的营养生长,并延迟了花的形成^[21]. 拟南芥叶片卷曲蛋白基因*LCR*受miR394的调控,二者相互作用的改变会引起叶片极性和茎尖分生组织的缺陷. MLP28控制茎尖顶端分生组织中*Clavata 3*和*Wuschel*的表达,利用干扰技术降低MLP28的表达时,拟南芥表现出严重的叶片图案、叶形和茎尖缺陷发育等缺陷,推测MLP28可能是miR394-LCR模块调控的下游靶点,进而控制植物在营养和生殖阶段的生长和细胞发育^[22]. 双分子荧光互补试验也进一步证实了拟南芥中LCR F-Box与AtMLP423之间的互作. 以上结果表明在拟南芥的正常生长发育过程中,MLP基因家族是miR394-LCR调控的靶点,受LCR翻译后调控^[22]. 同时,过表达甜菜*BvMLP1*、*BvMLP2*和*BvMLP3*的转基因拟南芥也表现出更大的莲座叶和更快的生长速度. 此外,研究显示赤霉素信号传导中间体RGA-LIKE2 (RGL2)与DNA结合锌指6 (DOF6)结合形成转录因子复合物调节了下游MLP329基因的表达,进而影响了拟南芥种子的休眠过程^[41]. 因此,MLP基因通过诱导下游基因控制植物营养和生殖阶段的生长和细胞发育.

3 MLPs参与生物胁迫

植物生长过程经常遭受各种生物的伤害,如昆虫啃食和病原微生物攻击等. 植物主要进化出两种抵御生物侵害的方式:一种是改变细胞结构和构建化学屏障以防止病原菌入侵;另一种是依赖先天免疫和获得性免疫机

制抵御生物胁迫. 研究表明MLP家族基因的启动子区含有多种响应生物胁迫的顺式作用元件, 可通过参与多种信号通路响应生物胁迫, 最终通过植物细胞的先天免疫和由局部感染引起的获得性免疫信号抵抗病原菌感染^[33].

3.1 提高生物胁迫抗性

病原体感染植物时通过信号级联转导诱导MLP的表达, 从而增强植物对细菌、真菌和病毒等的抗性^[42]. 桑树*MuMLPL329*基因的异源表达不仅调节了转基因植株中PR-5、 β -1,3-葡聚糖酶和PDF1.2等防御基因的表达, 同时也增强了类黄酮的含量, 显著提高了转基因拟南芥对贵腐霉菌(*Botrytis cinerea*)和丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)的抗性^[35].

棉花*Gh-MLP*基因受大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae*)^[27]和烟粉虱(*Bemisia tabaci*)^[28]的诱导. 通过VIGS干涉棉花*GhMLP423*基因并对于干涉植株酶活力进行了检测, 发现干涉植株叶片内超氧化物歧化酶活力高于对照植株, 而过氧化氢含量显著低于对照植株, 因此抑制棉花*GhMLP423*基因表达能提高棉花超氧化物歧化酶活力^[28]. 此外, 通过功能缺失和功能获得的方法, 发现棉花*GhMLP28*参与了植物对大丽轮枝菌的防御^[29].

张玉通过差异蛋白质组分析发现在链格孢菌(*Alternaria alternata*)诱导下, 烟草*NtMLP423*和本氏烟*NbMLP423*能够快速响应表达, 且*NbMLP423*过表达显著增强了本氏烟对链格孢菌的抗病性^[33]. 对接种植核菌(*Rhizoctonia solani*)的甜菜进行转录组测序分析, 发现*BvMLP1*、*BvMLP2*和*BvMLP3*为可能的抗性基因. 接种丝核菌后, 过表达*BvMLP1*和*BvMLP3*的植株感染率显著降低, 而*atmlp1/atmlp3*双突变体易感程度显著增强^[25]. *CsMLP1*的敲除降低了黄瓜对丝核菌的抗性. 有趣的是, *CsMLP5*的沉默减少了黄瓜疫病引起的叶片损伤面积^[43]. 烟草光响应因子*NbBBX24*与*NbMLP43*相互作用, 通过泛素化和蛋白酶体降解*NbMLP43*, 促进植物对病毒的易感性^[32].

3.2 参与生物胁迫相关基因的表达调节

MLPs还可通过诱导病程相关蛋白PR基因的表达间接提高植物的生物胁迫抗性. 过表达*GhMLP28*的转基因烟草和过表达*MuMLPL329*的转基因桑树中, 一些病程相关蛋白基因(如PR-2^[35]和PR-5^[29])表达显著上调. 过表达*NbMLP423*显著增强了本氏烟对链格孢菌的抗性, 并促进了PR10(*NtPR10*)的显著上调^[33]. 然而, 在苹果中过表达*MdMLP423*, 防御和胁迫相关基因及转录因子的表达受到了抑制^[4], 表明不同物种间MLPs的功能有所差异. *GhMLP28*通过与棉花乙烯反应因子6(*GhERF6*)发生互作, 从而增强*GhERF6*与PR基因上游区识别位点GCC盒的结合, 诱导PR基因^[29], 提示MLPs可通过激活细胞核中的转录因子间接调节PR基因的转录. 过表达水稻*JlOsPR10*的转基因烟草植株会诱导PR-2和PR-5的表达^[44], 而OsERF1可诱导水稻的*RSOsPR10*^[45], 由此推测MLPs可能通过与ERF互作, 从而诱导水稻中PR-10s、PR-2和PR-5的表达. 此外, 西葫芦主要乳胶蛋白MLP-PG1也通过诱导PR2、PR5基因的表达, 间接提高转基因烟草对丁香假单胞菌和贵腐霉菌的抗性^[46].

3.3 参与植物激素信号转导

植物激素水杨酸(SA)、脱落酸(ABA)、乙烯(ET)、茉莉酸甲酯(MeJA)等通过介导细胞信号转导参与植物不同生长阶段的生物防御反应.

研究显示, 外源SA显著抑制了人参*MLP151*的表达^[14], 而提高了葡萄MLP成员^[6]和烟草*NbMLP423*的转录水平^[33], 提示MLPs能以不同方式响应SA, 在生物防御过程中发挥重要作用.

ABA作为经典植物激素之一, 在植物生长和逆境响应中具有重要作用. Wang等在拟南芥中筛选了一个对ABA不敏感的突变体*mlp43*, 该突变体对干旱胁迫敏感. 进一步实验显示, MLP43与ABA信号转导途径中的SnRK2.6激酶和ABF1互作, 进而调节了拟南芥的失水率、电解质泄漏、活性氧水平以及ABA相关基因的表达, 在拟南芥ABA和干旱胁迫响应中发挥正调控作用^[2]. 研究显示, MLPs与ABA受体PYR1/RCAR1中均具有一个与胆固醇结合类固醇急性调节蛋白脂质转移结构域, 提示MLPs及同源物可能结合植物类固醇^[47]或ABA^[48].

ET是植物生长发育最重要的调节激素之一, 影响植物生长发育过程, 并在抵御生物胁迫中发挥重要作用. 乙烯可诱导陆地棉根中*GhMLP28*的表达, 从而激活乙烯信号通路, 增强陆地棉对黄萎病的抗性^[29]. 然而, 桃(*Prunus persica*)成熟过程中内源乙烯会下调*PpMLP1*的表达, 提示不同物种MLPs之间存在功能差异.

MeJA不仅参与植物生长发育的调节, 还与植物抗逆性密切相关. 已有研究表明, JA可诱导多个MLP成员的表达, 如陆地棉根中的*GhMLP28*、桑树叶中的*MuMLPL329*和烟草叶中的*NbMLP28*. 外源JA的施加会显著诱导

烟草*NbMLP28*的表达,JA信号通路上游标记基因(*coronatine-insensitive protein 1*)的沉默则会抑制*NbMLP28*的表达,从而使烟草对马铃薯Y病毒敏感^[3].此外,*GhMLP28*和*MuMLPL329*的过表达也会诱发JA信号通路下游标记基因植物防御素1.2(*PDF1.2*)的表达^[29,35].由此可见,一些MLPs作为JA信号通路上下游的重要组分,参与JA信号转导从而提高植物的抗逆性.

4 MLPs参与非生物胁迫

转录因子与基因启动子顺式作用元件的识别和结合对基因的表达调节至关重要.陆地棉*Gh-MLP*的启动子中包含冷响应元件、盐响应元件和创伤响应元件^[27].同时,*MdMLP423*^[19]、*NbMLP28*^[3]、*VvMLP1-14*^[6]基因启动子中也发现与低温、干旱、光照和脱水等非生物胁迫相关的顺式元件.此外,拟南芥*MLP43*^[2]和烟草*NtMLP423*^[34]的过表达均提高了转基因植物的耐旱性.同时,盐胁迫会诱导多个*MLP*基因的表达,过表达陆地棉的*Gh-MLP*^[27]和大豆的*GmMLP*^[30]显著增强了植物的耐盐性.综上所述,MLPs在植物对非生物胁迫响应中发挥重要作用,可能是受到一些转录因子的调控.

4.1 旱胁迫

植物可以通过表型、生理、生化和分子等方面的一系列改变缓解干旱胁迫对自身生长的影响.大豆*GmMLP*和人参*PgMLP151*的表达受到干旱胁迫的显著诱导^[14].*MLP43*作为拟南芥响应干旱胁迫的正调控因子,可通过提高SOD和CAT的活性调控ROS水平,从而增强转基因拟南芥的耐旱性^[2].过表达*MdMLP423*显著提高了转基因拟南芥在干旱胁迫下的根长和萌发率^[19].烟草*NtMLP423*可与ABA信号转导核心调控蛋白*NtABI5*互作,通过ABA途径增强干旱胁迫下的渗透调节能力以及调控干旱胁迫相关基因的表达,由此提高植株对干旱胁迫的抗性^[34].小麦E3泛素连接酶*TaDIS1*受到干旱胁迫的负调控,作为翻译后调节的手段,*TaDIS1*与主要乳蛋白*TaSTP*相互作用,通过26S蛋白酶体途径降解*TaSTP*,因此*TaSTP*可能在耐旱中发挥重要作用^[31].

4.2 盐胁迫

盐胁迫下,大豆*GmMLP*被显著诱导,过表达的同时也增强了大豆的耐盐性^[30].与*MLP*同源的一些基因,如豌豆(*Pisum sativum*)的*PR10*^[49]、旱柳(*Salix matsudana*)的*SmPR10*^[50]和盐穗木(*Halostachys caspica*)的*HcPR10*^[51],它们的表达往往也受盐胁迫的诱导.研究显示,过表达棉花*Gh-MLP*增强了转基因拟南芥在盐胁迫下的萌发和生长^[27],且转基因拟南芥叶片中类黄酮含量显著升高.由于Bet v1家族蛋白具有的典型疏水空腔,往往被认为可作为受体蛋白结合或运输植物激素和类黄酮等分子,推测*Gh-MLP*可通过结合或转运类黄酮等配体改变类黄酮水平,提高植物对盐胁迫的抗性^[27].

4.3 温度与光照

在低温(4℃)胁迫下,葡萄中的*VvMLP1/2/3/4/5/6/7/8/9*被快速诱导,而在高温胁迫(40℃)后的12h和24h,*VvMLP2/3/6/9*和*VvMLP7/8*也表现出较高的表达水平^[6].人参中的*MLP151*在低温(4℃)胁迫下,其表达水平没有显著变化,但受到强光照的诱导及黑暗处理的抑制^[14].烟草中的*NtMLP423*在低温(4℃)胁迫下,其表达水平受到了显著的诱导,进一步研究表明,*NtMLP423*通过增加脯氨酸积累、减少氧化损伤和活性氧积累,提高植物的耐冷性^[52].葫芦科成员中的MLPs在高温(35℃)下培养时,西葫芦根中*MLP*的表达受到诱导,而长日照会抑制*MLP*基因的表达^[7],表明*MLP*基因的表达受到温度与光照的影响.

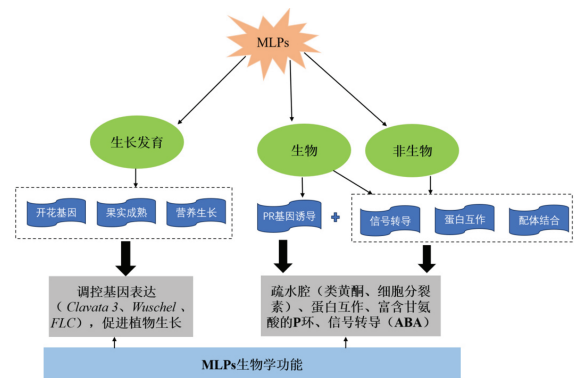


图3 MLPs的功能及机制

5 结语与展望

本文主要综述了MLPs参与植物生长发育及应对生物与非生物胁迫的功能和机制(图3).由于Bet v1家族蛋白具有典型的疏水空腔,推测其主要参与植物激素运输或作为激素的受体,如棉花的*GhMLP*^[27]和桑树的*MuMLPL329*^[35].此外,MLPs主要定位表达于细胞质和细胞核,它们通过与其它蛋白质(如*ABI5*^[34]、*LCR*^[22]、*ERFs*^[29]、*ABF1*和*SnRK2.6*^[2])间的相互作用,参与了植物信号转导和一些抗病基因的表达调节,从而发挥不同

的生物学功能,但其中诸多细节尚不清楚.

尽管MLP与PR10蛋白均具有与核酸酶活性相关的P-loop结构域,但目前仅PR10家族成员表现出一定的RNase活性,且与其发挥的生物胁迫抗性功能密切相关.已报道具有功能的MLP成员,如AtMLP28、GhMLP28、GLP、AtMLP43、AtMLP423和NbMLP28,它们是否具有RNase活性以及P环与功能间的关系尚不清楚.具有疏水空腔的Bet v1和PR10可通过结合不同配体发挥作用^[8].拥有相似三维结构的MLP作为Bet v1超家族的一员,它们能与哪些配体结合,引发何种生物学效应?与此同时,不同MLP成员可与哪些蛋白质相互作用,参与何种信号转导途径都有待进一步研究.后续可以通过X晶体衍射对MLPs的结构进行解析,并通过对其保守结构域进行定点突变,以探究P环对其功能的影响.

参考文献:

- [1] NESSLER C L, KURZ W G, PELCHER L E. Isolation and analysis of the major latex protein genes of opium poppy[J]. *Plant Molecular Biology*, 1990, 15(6): 951-953.
- [2] WANG Y P, YANG L, CHEN X, et al. *Major latex protein-like protein 43 (MLP43)* functions as a positive regulator during abscisic acid responses and confers drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(1): 421-434.
- [3] SONG L Y, WANG J, JIA H Y, et al. Identification and functional characterization of NbMLP28, a novel MLP-like protein 28 enhancing *Potato virus Y* resistance in *Nicotiana benthamiana*[J]. *BMC Microbiology*, 2020, 20(1): 55.
- [4] HE S S, YUAN G P, BIAN S X, et al. Major latex protein MdMLP423 negatively regulates defense against fungal infections in apple[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(5): 1879.
- [5] ZENG J X, RUAN Y X, LIU B Y, et al. Genome-wide identification and abiotic stress-responsive expression of *MLP* family genes in *Brassica rapa*[J]. *Gene Reports*, 2020, 21: 100919.
- [6] ZHANG N B, LI R M, SHEN W, et al. Genome-wide evolutionary characterization and expression analyses of major latex protein (*MLP*) family genes in *Vitis vinifera*[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2018, 293(5): 1061-1075.
- [7] IWABUCHI A, KATTE N, SUWA M, et al. Factors regulating the differential uptake of persistent organic pollutants in cucurbits and non-cucurbits[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, 245: 153094.
- [8] RADAUER C, LACKNER P, BREITENEDER H. The Bet v1 fold: An ancient, versatile scaffold for binding of large, hydrophobic ligands[J]. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, 8: 286.
- [9] GAJHEDE M, OSMARK P, POULSEN F M, et al. X-ray and NMR structure of Bet v1, the origin of birch pollen allergy[J]. *Nature Structural Biology*, 1996, 3(12): 1040-1045.
- [10] 谢纯政, 刘海燕, 李玲, 等. 植物病程相关蛋白PR10研究进展[J]. *分子植物育种*, 2008, 6(5): 949-953.
XIE C Z, LIU H Y, LI L, et al. Advances on class 10 pathogenesis-related proteins[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2008, 6(5): 949-953. (in Chinese)
- [11] PASTERNAK O, BUJACZ G D, FUJIMOTO Y, et al. Crystal structure of *Vigna radiata* cytokinin-specific binding protein in complex with zeatin[J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(10): 2622-2634.
- [12] LYTTLE B L, SONG J K, DE LA CRUZ N B, et al. Structures of two *Arabidopsis thaliana* major latex proteins represent novel helix-grip folds[J]. *Proteins: Structure, Function, and Bioinformatics*, 2009, 76(1): 237-243.
- [13] CHOI S H, HONG M K, KIM H J, et al. Structure of ginseng major latex-like protein 151 and its proposed lysophosphatidic acid-binding mechanism[J]. *Acta Crystallographica. Section D, Structural Biology*, 2015, 71(Pt 5): 1039-1050.
- [14] SUN H, KIM M K, PULLA R K, et al. Isolation and expression analysis of a novel major latex-like protein (*MLP151*) gene from *Panax ginseng*[J]. *Molecular Biology Reports*, 2010, 37(5): 2215-2222.
- [15] MATTILA K, RENKONEN R. Modelling of Bet v1 binding to lipids[J]. *Scandinavian Journal of Immunology*, 2009, 70(2): 116-124.
- [16] GOTO J, IWABUCHI A, YOSHIHARA R, et al. Uptake mechanisms of polychlorinated biphenyls in *Cucurbita pepo* via xylem sap containing major latex-like proteins[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 162: 399-405.
- [17] SARASTE M, SIBBALD P R, WITTINGHOFER A. The P-loop: A common motif in ATP- and GTP-binding proteins[J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 1990, 15(11): 430-434.
- [18] BANTIGNIES B, SÉGUIN J, MUZAC I, et al. Direct evidence for ribonucleolytic activity of a PR-10-like protein from white lupin roots[J]. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42(6): 871-881.

- [19] 李荣. 苹果乳胶蛋白MdMPL423响应非生物胁迫的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
LI R. Investigation on major latex protein423 (*MdMPL423*) from apple in response to abiotic stress[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [20] FLORES T, ALAPE-GIRÓN A, FLORES-DÍAZ M, et al. Ocatin. A novel tuber storage protein from the Andean tuber crop oca with antibacterial and antifungal activities[J]. *Plant Physiology*, 2002, 128(4): 1291-1302.
- [21] GUO D, WONG W S, XU W Z, et al. *Cis-cinnamic acid-enhanced 1* gene plays a role in regulation of *Arabidopsis* bolting[J]. *Plant Molecular Biology*, 2011, 75(4/5): 481-495.
- [22] LITHOLDO C G, PARKER B L, EAMENS A L, et al. Proteomic identification of putative microRNA394 target genes in *Arabidopsis thaliana* identifies major latex protein family members critical for normal development[J]. *Molecular & Cellular Proteomics*, 2016, 15(6): 2033-2047.
- [23] SHARMA N, ARRIGONI G, EBINEZER L B, et al. A proteomic and biochemical investigation on the effects of sulfadiazine in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2019, 178: 146-158.
- [24] POZUETA-ROMERO J, KLEIN M, HOULNÉ G, et al. Characterization of a family of genes encoding a fruit-specific wound-stimulated protein of bell pepper (*Capsicum annuum*): Identification of a new family of transposable elements[J]. *Plant Molecular Biology*, 1995, 28(6): 1011-1025.
- [25] HOLMQUIST L, DÖLFORS F, FOGELQVIST J, et al. Major latex protein-like encoding genes contribute to *Rhizoctonia solani* defense responses in sugar beet[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2021, 296(1): 155-164.
- [26] LI P F, CHEN L, ZHOU Y H, et al. Brassinosteroids-induced systemic stress tolerance was associated with increased transcripts of several defence-related genes in the phloem in *Cucumis sativus*[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6): e66582.
- [27] CHEN J Y, DAI X F. Cloning and characterization of the *Gossypium hirsutum* major latex protein gene and functional analysis in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Planta*, 2010, 231(4): 861-873.
- [28] 李素丽. 棉花与烟粉虱互作的蛋白组学分析和*GhMPL423*基因功能分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
LI S L. Proteomics analysis of cotton and whitefly interaction and functional analysis of *GhMPL423* gene[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2016. (in Chinese)
- [29] YANG C L, LIANG S, WANG H Y, et al. Cotton major latex protein 28 functions as a positive regulator of the ethylene responsive factor 6 in defense against *Verticillium dahliae*[J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(3): 399-411.
- [30] 丛茹. *GmMMK2*, *GmPP1*, *GmMLP*基因在植物干旱、高盐胁迫下的功能分析[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2017.
CONG R. Functional analysis of *GmMMK2*, *GmPP1*, and *GmMLP* genes in response to drought and salt stress[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2017. (in Chinese)
- [31] LYU Q, ZHANG L, ZAN T, et al. Wheat RING E3 ubiquitin ligase TaDIS1 degrade TaSTP via the 26S proteasome pathway[J]. *Plant Science*, 2020, 296: 110494.
- [32] SONG L Y, JIAO Y B, SONG H P, et al. NbMPL43 ubiquitination and proteasomal degradation via the light responsive factor NbBBX24 to promote viral infection[J]. *Cells*, 2023, 12(4): 590.
- [33] 张玉. 烟草抗赤星病品种蛋白质组分析及*NbMPL423*基因功能研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019.
ZHANG Y. Proteomic analysis of tobacco lines with different resistance to brown spot (*Alternaria alternata*) and functional study of *NbMPL423*[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2019. (in Chinese)
- [34] LIU H, MA X C, LIU S H, et al. The *Nicotiana tabacum* L. major latex protein-like protein 423 (*NtMPL423*) positively regulates drought tolerance by ABA-dependent pathway[J]. *BMC Plant Biology*, 2020, 20(1): 475.
- [35] GAI Y P, YUAN S S, LIU Z Y, et al. Integrated phloem sap mRNA and protein expression analysis reveals phytoplasma-infection responses in mulberry[J]. *Molecular & Cellular Proteomics*, 2018, 17(9): 1702-1719.
- [36] AGGELIS A, JOHN I, KARVOUNI Z, et al. Characterization of two cDNA clones for mRNAs expressed during ripening of melon (*Cucumis melo* L.) fruits[J]. *Plant Molecular Biology*, 1997, 33(2): 313-322.
- [37] SUYAMA T, YAMADA K, MORI H, et al. Cloning cDNAs for genes preferentially expressed during fruit growth in cucumber[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1999, 124(2): 136-139.
- [38] NAM Y W, TICHIT L, LEPELIER M, et al. Isolation and characterization of mRNAs differentially expressed during ripening of wild strawberry (*Fragaria vesca* L.) fruits[J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 39(3): 629-636.
- [39] DAVIES C, ROBINSON S P. Differential screening indicates a dramatic change in mRNA profiles during grape berry ripening. Cloning and characterization of cDNAs encoding putative cell wall and stress response proteins[J]. *Plant Physiology*, 2000,

- 122(3): 803-812.
- [40] NEALE A D, WAHLEITHNER J A, LUND M, et al. Chitinase, β -1,3-glucanase, osmotin, and extensin are expressed in tobacco explants during flower formation[J]. *The Plant Cell*, 1990, 2(7): 673-684.
- [41] CHONG S N, RAVINDRAN P, KUMAR P P. Regulation of primary seed dormancy by MAJOR LATEX PROTEIN-LIKE PROTEIN329 in Arabidopsis is dependent on DNA-BINDING ONE ZINC FINGER6[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(19): 6838-6852.
- [42] FUJITA K, INUI H. Review: Biological functions of major latex-like proteins in plants[J]. *Plant Science*, 2021, 306: 110856.
- [43] KANG Y Y, TONG J L, LIU W, et al. Comprehensive analysis of major latex-like protein family genes in cucumber (*Cucumis sativus* L.) and their potential roles in *Phytophthora* blight resistance[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(1): 784.
- [44] WU J N, KIM S G, KANG K Y, et al. Overexpression of a pathogenesis-related protein 10 enhances biotic and abiotic stress tolerance in rice[J]. *The Plant Pathology Journal*, 2016, 32(6): 552-562.
- [45] TAKEUCHI K, GYOHDA A, TOMINAGA M, et al. RSOsPR10 expression in response to environmental stresses is regulated antagonistically by jasmonate/ethylene and salicylic acid signaling pathways in rice roots[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(9): 1686-1696.
- [46] FUJITA K, ASUKE S, ISONO E, et al. MLP-PG1, a major latex-like protein identified in *Cucurbita pepo*, confers resistance through the induction of pathogenesis-related genes[J]. *Planta*, 2022, 255: 10.
- [47] TSUJISHITA Y, HURLEY J H. Structure and lipid transport mechanism of a StAR-related domain[J]. *Nature Structural Biology*, 2000, 7(5): 408-414.
- [48] FUCHS S, TISCHER S V, WUNSCHER C, et al. Abscisic acid sensor RCAR7/PYL13, specific regulator of protein phosphatase coreceptors[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(15): 5741-5746.
- [49] SRIVASTAVA S, FRISTENSKY B, KAV N N V. Constitutive expression of a PR10 protein enhances the germination of *Brassica napus* under saline conditions[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2004, 45(9): 1320-1324.
- [50] HAN X J, HE X L, QIU W M, et al. Pathogenesis-related protein PR10 from *Salix matsudana* Koidz exhibits resistance to salt stress in transgenic *Arabidopsis thaliana*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 141: 74-82.
- [51] FENG Y D, REN Y P, ZHANG H, et al. *Halostachys caspica* pathogenesis-related protein 10 acts as a cytokinin reservoir to regulate plant growth and development[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1116985.
- [52] 刘恒. 烟草*NtMLP423*基因在干旱和低温胁迫中的功能研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021.
- LIU H. Functional analysis of *NtMLP423* gene in tobacco under drought and chilling stress[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2021. (in Chinese)

责任编辑: 张自强