

植物富含半胱氨酸蛋白的研究进展 *

赵 昕 李玉花 蓝兴国[△]

(东北林业大学生命科学学院发育生物学研究室 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要 富含半胱氨酸蛋白(cystein-rich proteins, CRPs)是动植物中广泛存在的一类小的分泌性蛋白,具有广泛的生物学功能,如防御、蛋白酶抑制、重金属解毒等。人们在深入研究植物 CRPs 防御功能的同时,发现 CRPs 还参与调节植物的生长、发育、生殖等。本文综述了植物 CRPs 的分类、结构及其在植物生长发育、生殖信号转导等方面的研究进展。

关键词 富含半胱氨酸蛋白;生长发育;生殖信号转导

中图分类号:Q945.6 文献标识码:A 文章编号:1673-6273(2011)06-1170-05

Progress of cysteine-rich proteins in plants*

ZHAO Xin, LI Yu-hua, LAN Xing-guo[△]

(Department of Developmental Biology, College of Life Sciences, Northeast Forestry University, 150040, Harbin, China)

ABSTRACT: Cysteine-rich proteins are a kind of small secretory proteins widely existing in animals and plants, have extensive biological functions, such as defense, proteinase inhibitors, heavy metal detoxification, etc. Research has shown CRPs regulate growth, development and reproduction of plants besides the function of defense. The progress of CRPs in classification, structure, plants growing development and reproduction signal transduction were reviewed.

Key words: Cysteine-rich proteins; Growing development; Reproduction signal transduction

Chinese Library Classification(CLC): Q945.6 **Document code:** A

Article ID: 1673-6273(2011)06-1170-05

前言

植物中富含半胱氨酸蛋白最初是作为抗菌肽被发现的,如硫堇(Thionins)、植物防御素(defensins)、脂质转移蛋白(lipid transfer proteins)、蛻皮素(snakins)、橡胶素(hevein-like peptides)、打结素(knottin-like peptides)等蛋白家族^[1]。当植物受到昆虫或病原体侵害时,会诱导产生具有蛋白酶抑制功能的 CRPs,包括 Bowman-Birk 家族、Kunit 家族和 Kazal 家族蛋白酶抑制剂^[2]。这些 CRPs 对细菌、真菌以及某些昆虫或动植物细胞具有抑制的作用^[3,4]。但近几年来,人们发现许多 CRPs 参与调节植物的生长发育及其生殖信号转导等方面,并且具有重要的功能,本文主要针对 CRPs 在这个方面的研究进展作一综述。

1 CRPs 的分类与结构

CRPs 在植物中普遍存在并且数量和种类都很多。Silverstein 等从 33 个植物表达序列中鉴定出 12824 个不同的植物 CRPs,这些 CRPs 被分成 516 个序列相关的亚组,基于它们半胱氨酸排列的特征性结构进一步聚类成 24 个组(表 1)。而且仅在模式植物拟南芥中就鉴定出 825 个 CRPs,其中有 196 个是未注释的基因^[2]。鉴定的基因包含防御素家族、硫堇家族、脂质转移蛋白和蛻皮素,加上其它蛋白酶抑制剂、蛋白变应原和非特征基因家族等,估计这些基因家族占每个模式生物全部基因的 2-3%。来自不同家族的成员显示出与抗菌素活性、蛋白酶抑

制剂、过敏交叉反应、生殖调节等相近的功能^[2]。

由于 CRPs 氨基酸序列高度多态性,导致 CRPs 的结构和组成复杂多样。但 CRPs 也具有一些共同的特征,如 CRPs 是由几十个氨基酸组成的小分子量的分泌蛋白,而且大部分的 CRPs 含有一个 N 末端信号肽和保守的半胱氨酸残基^[2]。N 末端信号肽能够使蛋白进行分泌途径,而保守的半胱氨酸则通过形成的二硫键来维持蛋白质的三级结构。几乎所有的 CRPs 亚组都有一个 N-末端(只在信号肽下游)、C-末端、或内在的富含脯氨酸多肽(proline-rich peptides, PCPs)或富含氨基乙酸多肽(glycine-rich peptides, GRPs)区,也有的 CRP 与相似的 CRP 融合。嵌合体 PRP-CRP、GRP-CRP 或 CRP-CRP 被推测可能定位到植物的细胞壁,当受到外界入侵时,作为杀菌剂行使功能。

2 CRPs 参与调节植物生长发育

2.1 快速碱化因子(Rapid Alkalinization Factors, RALF)

RALF 最早是从烟草叶片中分离出来的一类多肽激素类物质,因其可快速碱化悬浮培养细胞培养基而得名^[5]。RALF 的前体蛋白是由 115 个氨基酸组成的分泌型蛋白,在前体蛋白的 C 末端含有一个高度保守的 17 氨基酸的序列模体,包含两个半胱氨酸^[5]。由于 RALF 定位在细胞壁,推测其可能作为配体与某个细胞膜受体结合而启动一个信号转导通路。后来发现, RALF 的受体是位于细胞膜表面的 25 kD 和 120 kD 两个蛋白^[6]。通过删除和替代的分析方法找到了受体结合的主要部位,是位

* 基金项目 国家自然科学基金资助课题(30900115);中央高校基本科研业务费专项基金(DL09BA08)

作者简介 赵昕(1985-),女,硕士,主要研究方向 植物生殖信号转导

[△]通讯作者 蓝兴国 电话 0451-82191783 E-mail lanxingguo@126.com

(收稿日期 2010-11-05 接受日期 2010-11-28)

于RALF的N末端一个特异的YISY模体^[7]。RALF能迅速激活有丝分裂蛋白激酶,可逆性地调控番茄与拟南芥种子萌发时根生长和根毛形成^[9]。在烟草沉默RALF基因能够促使根生长并且由于改变了根毛细胞外PH值而产生异常的根毛^[8]。此外,RALF参与调节根瘤的形成,抑制花粉管的伸长^[9-11]。由于RALF在植物组织中的广泛表达及其在进化上的保守性,表明它在植物生长发育中起着非常重要的作用,但具体的作用机制尚不清楚。

表 1 植物中鉴定出的 CRPs 分类^[2]
Table 1 The classification of CRPs identified in plants^[2]

Group description	Unigene count (12 824 total)	Subgrp count (516 total)	Approx. sized (aa)	Cysteine arrangemente
LTP/2S Albumin/ ECA 1	4038	128	65-90	CX{6,15}CX{9,31}CCX{8,21}CXCX{13,35}CX{5,18}C
			60-75	CX{5,13}CX{14,20}CCX{8,10}CX{10,32}C
Defensin/DEFL	2320	135	40-70	CX{4,25}CX{2,12}CX{3,4}CX{3,17}CX{4,32}CXCX{1,6}C
			40-60	CX{3,21}CX{2,12}CX{3,4}CX{3,15}CX{4,23}CCC
			25-50	CX{2,14}CX{3,5}CX{3,16}CX{4,28}CXC
			20-30	CX{3,5}CX{8,17}CX{4,6}C
Glutenin/gliadin/ prolamin	1298	26	90-145	CX{6,7}CX{15,25}CX{6}CCX{11}CX{35-80}CX{7}C
			80-105	CX{7}CX{19}CX{6}CCX{40-65}C
			130-155	CX{29}CCX{11}CX{75-100}CX{7}C
Hevein	966	24	30-40	CX{1,8}CX{4,5}CCX{5}CX{6}CX{3,5}CX{3,4}C
Pollen Ole e I	647	25	100-130	CX{2,3}CX{19,23}CX{31,42}CX{8,16}CX{32,54}C
			80-90	CX{2,3}CX{19,22}CX{9,13}CX{31,32}CX{11,14}C
Kunitz type inhibitor	620	20	90-125	CX{42,51}CX{39,58}CX{1,10}CX{1,3}CX{1,6}C
			80-115	CX{40,50}CX{34,61}CX{3,11}C
RALF	568	43	60-90	CX{4,14}CX{22,51}CX{6,12}CX{5,14}CX{5,6}C
			25-40	CX{3,12}CX{5,21}CX{5,6}C
			10	CX{5,6}C
Thionin	506	43	25-55	CX{3}CX{3,4}CX{4,32}CX{2,3}CX{3,4}C = A
			35-40	CCX{10,11}CX{8,10}CX{5}CX{7,10}C = B
			90-100	BX{8,22}A
			60-85	AX{4,10}CX{3}CX{16,24}CX{3}C
			60-85	CX{3}CX{17,20}CX{3}CX{7,9}A
Bowman Birk inhibitor	405	10	50-75	CCX{2}CX{1,2}CX{7,9}CXCX{6,7}CX{3}CX{2}CX{8,29}CX{7,11}CX{2,3}C
			50-65	CCX{2}CX{8,9}CX{6}CX{3}CX{2}CX{11,15}CX{7,15}CX{1,3}C
			50-60	CCX{4}CX{3}CX{2}CX{8,16}CX{10,11}C
			60-70	CX{3}CX{3}CX{7,11}CX{3}CX{2}CCX{2}CX{1,3}CX{11}CX{1,2}CX{11,14}-KCP
Maternally-expressed gene (MEG)/Ae1	231	17	30-55	CX{4,9}CX{4,12}CXCCX{4,10}CX{6,12}CX{3}C
			30-50	CX{2}CXCCX{4,16}CX{3,4}CCX{4}CX{5,10}CX{6}CXCX{2,10}C
Proteinase inhibitorII	119	4	45-60	CX{3}CX{7,9}CX{10,13}CX{1,2}CX{5,11}CX{10,12}C

Root cap/LEA	115	4	50-60	CX{3,6}CX{3}CX{3}CX{3} CX{2}CX{3,4}CX{1,2} CX{5,7}CX{12-24}C
			50-60	CX{5,9}CX{6}CX{3}CX{12,13}CX{3} CX{2,4}CX{3} CX{6} CX{6} C
Antimicrobial peptide MBP-1	97	10	15-25	CX{3}CX{6,14}CX{3}C
Leginsulin/Albumin-1	97	10	65-90	CX{3,6}CX{5,9}CX{3,5}CXCX{5,14}
			25-30	CX{16,20}C{5}CX{8}CX{10,12}CCX{6} CX{7} CX{4,5}CXCX{9,11}C
Kazal type inhibitor	40	1	45-55	CX{7,12}CX{3,5}CX{6}CX{8} CXCX{4}CX{10}C
Stigl	39	1	75-90	CX{2,7}CX{8,14}CCX{3,4}CX{9}CX{2}CX{3}CX{5,7}CCX{3}CX{9}CX{2}C-X{3} CX{2,5}CX{4}C
Novel CRP 1 (NCRP1)	75	5	30-40	CX{4,6}CX{6}CX{3}CX{3,31}CX{3}CX{2,4}CX{3}
Novel CRP 2 (NCRP2)	42	1	100-110	CX{3}CX{11}CX{8}CX{3}CX{12}CX{33,37}CX{23,27}C
Novel CRP 3 (NCRP3)	22	1	100-110	CX{6,9}CX{22,33}CX{3}CX{9}CX{26,27}C
Novel CRP 4 (NCRP4)	4	1	65-70	CX{12}CX{21}CXCX{8}CX{21}C
Novel CRP 5 (NCRP5)	4	1	30-35	CX{6}CX{7,8}CCX{3}CX{10}C
Novel CRP 6 (NCRP6)	4	1	30-35	CX{12}CCX{5}CX{6}CX{3}C
Novel CRP 7 (NCRP7)	4	1	80-90	CX{6}CX{3}CX{12,14}CX{8}CXCX{19}CX{16,17}CX{2,3}CX{5}C

C 是保守的半胱氨酸残基 ;X 是任意氨基酸 ;括号里的数字是可变残基的范围 ;A 和 B 是相同模体的标记 ;“?” 是可选择的残基

Conserved cysteine residues are shown in bold (C); X denotes any amino acid; numbers in curly braces indicate a range of variable residues; A and B are arbitrary tags used to abbreviate two common thionin motifs appearing alone in some sequences, or fused to other motifs elsewhere;? indicates an optional residue

2.2 碱性 7S 球蛋白(basic 7S globulin, Bg)与豆类胰岛素

Bg 是从大豆种子贮藏蛋白中分离出的一种富含半胱氨酸的球蛋白 ,广泛存在于豆科植物和胡萝卜中^[1]。大豆胰岛素是 Bg 蛋白的配体 ,分子内含有位置高度保守的 6 个半胱氨酸 ,空间结构上形成 3 个二硫键并在维持豆类胰岛素的结构和功能上具有重要的作用^[1,12]。Bg 蛋白和豆类胰岛素在植物体内发挥着类似胰岛素信号通路的生理功能 ,对植物的生长发育起调控作用^[13]。大豆胰岛素可显著影响胡萝卜愈伤组织的形态建成 ,转基因胡萝卜愈伤组织在分化的早期生长迅速 ,这些说明大豆胰岛素与植物生长和分化的调控因子有关^[14]。此外 ,豆类胰岛素能杀死粮食储藏中的害虫 ,表明它可以作为昆虫毒素使用^[15]。

2.3 根瘤特异性富含半胱氨酸蛋白 (Nodule-specific cysteine-rich proteins ,NCR)

NCR 是一类含有 60-90 个氨基酸的分泌蛋白 ,带有一个保守的信号肽和一个保守的半胱氨酸基序^[16]。NCR 在豌豆、蚕豆、白三叶草和东方山羊豆中发现 ,是一个多于 300 个成员的基因家族 ,并且 NCR-GFP 融合蛋白定位在洋葱细胞的分泌通路中^[16]。NCR 仅在 IRLC(Inverted Repeat-Lacking Clade)型豆类植物中表达^[17]。最新研究发现 ,NCR 靶定位到共生的细菌中导致细菌发生细胞异常伸长及失去繁殖能力 ,能够使固氮的效率提高^[18]。

2.4 类赤霉素刺激转录的基因 (GA-stimulated transcript-like, GAST-like)家族

GAST-like 基因家族成员编码 75-128 个氨基酸的分泌蛋

白 ,C 末端含有一个 59-64 氨基酸的保守区 ,在这个区域内有 12 个半胱氨酸位置高度保守 ;N 末端有一段信号肽序列 ,它引导其成熟产物定位到细胞壁^[19]。许多 GAST-like 基因的表达受植物激素的调节 ,其中大部分都受 GA 的调节^[19]。番茄的 RS11 (Root System Induced1) 是被鉴定参与早期侧根形成的 GAST-like 基因 ,并且番茄的 GAST1(Gibberellic Acid Stimulated Transcript 1)的表达也与茎干的伸长有关^[20,21]。矮牵牛突变分析实验表明 ,GIP1(Gibberellic Acid Induced Petunia 1)涉及茎干和花冠的伸长^[22,23] ,并且矮牵牛 GIP4 和 GIP5 及拟南芥 GASA4 在分生组织的表达显示出细胞分化的作用^[23,24]。此外 ,拟南芥 GASA4 通过影响花序的分支和结实率直接地控制种子的大小^[19]。在单子叶植物玉米中发现了参与早期侧根形成的 ZmGSL (Z. mays Gibberellic Acid Stimulated-Like)^[25]。在大丁草中的类 GAST 的 GEG 基因能够调节花冠和心皮的形态^[26]。水稻中的 OsGASR1 和 OsGASR2 还涉及圆锥花序的分化^[27]。

3 CRPs 参与植物的生殖信号转导

3.1 花粉外被蛋白(Pollen Coat Protein ,PCP)

PCP 是一类配子体表达、富含半胱氨酸的小分子量蛋白 ,具有高度的序列多态性^[28]。PCP-A 类花粉外被蛋白含有 8 个保守的半胱氨酸残基 ,形成分子内二硫键桥^[29]。PCP-A1 特异性地能够与 S 位点的糖蛋白结合(S-locus glycoprotein) ;而 PCP-A2 特异性地能够与 SLR1 结合^[28]。PCP-B 类花粉外被蛋白是花粉外被中另一类小的高度多态的蛋白^[28]。

3.2 柱头/花柱富含半胱氨酸黏附素(Stigma/Style Cysteine-rich Adhesin, SCA)

SCA 是从花柱表皮分泌物中鉴定出的大小为 9 kD 的蛋白,含有 8 个保守的半胱氨酸^[30]。SCA 特异性地在百合柱头和花柱表达^[31]。SCA 有两个异构体,都能够促进花粉管与柱头/花柱的黏附,但黏附的活性存在差异^[32]。SCA 的生物活性可以促使 Chemocyanin 与花粉管的结合,诱导花粉管定向生长^[33]。

3.3 S 位点富含半胱氨酸蛋白(SCR/SP11)

SCR 也叫 SP11,是一个小的碱性分泌蛋白,含有 8 个保守的半胱氨酸^[34,35]。它是花粉外被携带的一种可扩散的信号分子,在自交授粉后 SCR 经过花粉外被与柱头乳突细胞表面形成的附着区转运到柱头表面,通过柱头乳突细胞壁与 SRK(S-locus receptor kinase)胞外域接触,引起柱头乳突细胞内信号级联反应,并最终导致自己花粉生长受到抑制^[36,37]。在芸苔属植物中,花粉自交不亲和和表型是由 SP11 等位基因显隐关系决定的。最近的研究表明,SP11 显性和隐性等位基因分别编码功能的和非功能的蛋白,而决定 SP11 等位基因显隐关系主要的诱导因子为 SP11 甲基化诱导因子 Smi^[38]。Smi 是从 SP11 显性基因侧翼区分离出的一段与隐性基因上目标甲基化序列相似的反向序列,它是一段 24 个核苷酸的 sRNA,反式调节 SP11 隐性基因启动子的重新甲基化导致转录基因的沉默,从而抑制了 SP11 隐性基因的表达,这一发现为进一步揭示植物单基因表达系统的调节机制提供了重要的线索^[38]。

3.4 花粉管定向生长因子(LURE)

LUREs 是从助细胞中分离出的由 70 个氨基酸组成,大小为 9 kD、富含半胱氨酸的分泌蛋白^[39,40]。LUREs 属于防御素类似蛋白亚组,它带有一个信号肽,能够分泌到助细胞的表面。LUREs 的三级结构通过分子内六个半胱氨酸形成的二硫键稳定,二硫键的破坏会降低 LUREs 的活性^[40]。一直以来,显花植物有性生殖中花粉管的引导被认为是由化学引诱剂引导的,但是没有确定的分子被分离出来。目前认为,LUREs 是花粉管向助细胞生长的引诱物^[40,41]。在体外试验中,重组的 LUREs 能够特异性地吸引它们自己物种的花粉管生长,而注射反义的 LUREs 寡核苷酸能够削弱其对花粉管的吸引,这些都说明 LUREs 是源自助细胞的花粉管伸长的引诱物^[40]。

3.5 柱头特异蛋白 1(stigma-specific protein 1, STIG1)

STIG1 最初是从烟草中分离出来的柱头特异基因,它编码含有 13-15 个半胱氨酸的蛋白质^[42]。STIG1 的 mRNA 特异地在柱头分泌区细胞表达,并且随着花的发育表达量增大,但是在成熟的花中检测不到 STIG1^[42]。番茄 LeSTIG1 与柱头特异受体激酶相互作用,且体外的 STIG1 能促进花粉管的生长^[43]。从矮牵牛的柱头分泌物中分离出了 STIG1,并且发现缺失 STIG1 的矮牵牛突变体柱头分泌物迅速积累,这说明 STIG1 的功能是控制柱头分泌物的分泌,而且在授粉方面可能具有重要的作用^[44]。

4 结语

CRPs 在植物中普遍存在,并且行使各种功能。尽管被描述的植物 CRPs 的数量和种类很多,但是有更多的这个超家族的成员等待被发现,它们的作用机制和功能也需要进一步的阐释。

参考文献(References)

- [1] Farrokhi N, Whitelegge JP, Brusslan JA. Plant peptides and peptidomics[J]. Plant Biotechnol J, 2008, 6: 105-134
- [2] Silverstein KAT, Jr WAM, Wu HC, et al. Small cysteine-rich peptides resembling antimicrobial peptides have been under-predicted in plants[J]. Plant Journal, 2007, 51: 262-280
- [3] Diamond G, Beckloff N, Weinberg A, et al. The roles of antimicrobial peptides in innate host defense [J]. Curr Pharm Des, 2009, 15(21): 2377-2392
- [4] Benko-Iseppon AM, Galdino SL, Jr. TC, Kido EA, et al. Overview on plant antimicrobial peptides[J]. Science, 2010, 11: 181-188
- [5] Pearce G, Moura DS, Stratmann J, et al. RALF, a 5-kDa ubiquitous polypeptide in plants, arrests root growth and development [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98: 12843-12847
- [6] Scheer JM, Pearce G, Ryan CA. LeRALF, a plant peptide that regulates root growth and development, specifically binds to 25 and 120 kDa cell surface membrane proteins of *Lycopersicon peruvianum* [J]. Planta, 2005, 221: 667-674
- [7] Pearce G, Yamaguchi Y, Munske G, et al. Structure-activity studies of RALF, Rapid Alkalinization Factor, reveal an essential -YISY- motif [J]. Peptides, 2010, 31(11):1973-1977
- [8] Wu J, Kurten EL, Monshausen G, et al. NaRALF, a peptide signal essential for the regulation of root hair tip apoplastic pH in *Nicotiana attenuata*, is required for root hair development and plant growth in native soils[J]. Plant Journal, 2007, 52: 877-890
- [9] Combier JP, Küster H, Journet EP, et al. Evidence for the involvement in nodulation of the two small putative regulatory peptide-encoding genes MtRALFL1 and MtDVL1[J]. MPMI, 2008, 21(8): 1118-1127
- [10] Covey PA, Subbaiah CC, Parsons RL, et al. A pollen-specific RALF from tomato that regulates pollen tube elongation[J]. Plant Physiology, 2010, 153: 703-715
- [11] Mingossi FB, Matos JL, Rizzato AP, et al. SacRALF1, a peptide signal from the grass sugarcane (*Saccharum* spp.), is potentially involved in the regulation of tissue expansion [J]. Plant Mol Biol, 2010, 73: 271-281
- [12] Hanada K, Nishiuchi Y, Hirano H. Amino acid residues on the surface of soybean 4-kD peptide involved in the interaction with its binding protein[J]. European Journal of Biochemistry, 2003, 270: 2583-2592
- [13] Watanabe Y, Barbashov SF, Konatsu S, et al. A peptide that stimulates phosphorylation of the plant insulin-binding protein: Isolation, primary structure and cDNA cloning [J]. European Journal of Biochemistry, 1994, 224: 167-172
- [14] Yamazaki T, Takaoka M, Katoh E, et al. A possible physiological function and the tertiary structure of a 4-kDa peptide in legumes[J]. Eur J Biochem, 2003, 270: 1269-1276
- [15] Gressent F, Rahioui I, Rahbe Y. Characterization of a high-affinity binding site for the pea albumin 1b enterotoxin in the weevil [J]. Sitophilus Eur J Biochem, 2003, 270: 2429-2435
- [16] Mergaert P, Nikovics K, Kelemen Z, et al. A novel family in *Medicago truncatula* consisting of more than 300 nodule-specific genes coding for small, secreted polypeptides with conserved cysteine motifs [J]. Plant Physiol, 2003, 132: 161-173
- [17] Alunni B, Kevei Z, Redondo-Nieto M, et al. Genomic organization

- and evolutionary insights on GRP and NCR genes, two large nucleotide-specific gene families in *Medicago truncatula* [J]. *MPMI*, 2007, 20: 1138-1148
- [18] Van de Velde W, Zehirov G, Szatmari A, et al. Plant peptides govern terminal differentiation of bacteria in symbiosis [J]. *Science*, 2010, 327: 1122-1126
- [19] Roxrud I, Lid SE, Fletcher JC, et al. GASA4, one of the 14-member Arabidopsis GASA family of small polypeptides, regulates flowering and seed development[J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, 48: 471-483
- [20] Shi L, Gast RT, Gopalraj M, et al. Characterization of a shoot-specific, GA3- and ABA-regulated gene from tomato [J]. *Plant J*, 1992, 2: 153-159
- [21] Taylor BH, Scheuring CF. A molecular marker for lateral root initiation: the RSI-1 gene of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) is activated in early lateral root primordia [J]. *Mol Gen Genet*, 1994, 243: 148-157
- [22] Ben-Nissan G, Weiss D. The petunia homologue of tomato *gast1*: transcript accumulation coincides with gibberellin-induced corolla cell elongation[J]. *Plant Mol Biol*, 1996, 32: 1067-1074
- [23] Ben-Nissan G, Lee JY, Borohov A, et al. GIP, a *Petunia hybrida* GA-induced cysteine-rich protein: a possible role in shoot elongation and transition to flowering[J]. *Plant J*, 2004, 37(2): 229-238
- [24] Aubert D, Chevillard M, Dorne AM, et al. Expression patterns of GASA genes in *Arabidopsis thaliana*: the GASA4 gene is up-regulated by gibberellins in meristematic regions [J]. *Plant Mol Biol*, 1998, 36: 871-883
- [25] Zimmermann R, Sakai H, Hochholdinger F. The gibberellic acid stimulated-like gene family in maize and its role in lateral root development[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152: 356-365
- [26] Kotilainen M, Helariutta Y, Mehto M, et al. GEG participates in the regulation of cell and organ shape during corolla and carpel development in *Gerbera hybrida*[J]. *Plant Cell*, 1999, 11: 1093-1104
- [27] Furukawa T, Sakaguchi N, Shimada H. Two OsGASR genes, rice GAST homologue genes that are abundant in proliferating tissues, show different expression patterns in developing panicles [J]. *Genes Genet Syst*, 2006, 81: 171-180
- [28] Doughy J, Wong HY, Dickinson HG. Cysteine-rich pollen coat proteins (PCPs) and their interactions with stigmatic S (incompatibility) and S-related proteins in Brassica: putative roles in SI and pollination [J]. *Ann Bot*, 2000, (Suppl A)85: 161-169
- [29] Naser F, Julian PW, Judy AB. Plant peptides and peptidomics. *Plant Biotech J*, 2008, 6: 105-134
- [30] Jauh GY, Eckard KJ, Nothnagel EA, et al. Adhesion of lily pollen tubes on an artificial matrix[J]. *Sex Plant Reprod*, 1997, 10: 173-180
- [31] Park SY, Jauh GY, Mollet JC, et al. A lipid transfer-like protein is necessary for lily pollen tube adhesion to an in vitro stylar matrix[J]. *Plant Cell*, 2000, 12: 151-163
- [32] Chae K, Zhang K, Zhang L, et al. Two SCA (stigma/style cysteine-rich adhesin) isoforms show structural differences that correlate with their levels of in vitro pollen tube adhesion activity [J]. *J Biol Chem*, 2007, 282: 33845-33858
- [33] Kim S, Mollet JC, Dong J, et al. Chemocyanin, a small basic protein from the lily stigma, induces pollen tube chemotropism [J]. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2003, 100: 16125-16130
- [34] Schopfer CR, Nasrallah ME, Nasrallah JB. The male determinant of self-incompatibility in Brassica[J]. *Science*, 1999, 286: 1697-1700
- [35] Takayama S, Shiba H, Iwano M, et al. The pollen determinant of self-incompatibility in *Brassica campestris* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97: 1920-1925
- [36] 王艳红, 李玉花, 蓝兴国. 芸苔属植物自交不亲和性中的细胞识别 [J]. *植物生理学通讯*, 2009, 45: 1246-1250
- Wang Yan-hong, Li Yu-hua, Lan Xing-guo. Cell Recognition for Self-Incompatibility in Brassica[J]. *Plant physiology communications*, 2009, 45: 1246-1250
- [37] Tantakanjana T, Nasrallah ME, Nasrallah JB. Complex networks of self-incompatibility signaling in the Brassicaceae [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13: 1-7
- [38] Tarutani Y, Shiba H, Iwano M, et al. Trans-acting small RNA determines dominance relationships in Brassica self-incompatibility [J]. *Nature*, 2010, 466: 983-987
- [39] Higashiyama T, Yabe S, Sasaki N, et al. Pollen tube attraction by the synergid cell[J]. *Science*, 2001, 293: 1480-1483
- [40] Okuda S, Tsutsui H, Shiina K, et al. Defensin-like polypeptide LUREs are pollen tube attractants secreted from synergid cells [J]. *Nature*, 2009, 458: 357-362
- [41] Okuda S, Higashiyama T. Pollen tube guidance by attractant molecules: LUREs[J]. *Cell Struct Funct*, 2010, 35: 45-52
- [42] Goldman MH, Goldberg RB, Mariani C. Female sterile tobacco plants are produced by stigma-specific cell ablation [J]. *EMBO J*, 1994, 13: 2976-2984
- [43] Tang W, Kelley D, Ezcurra I, et al. LeSTIG1, an extracellular binding partner for the pollen receptor kinases LePRK1 and LePRK2, promotes pollen tube growth in vivo[J]. *Plant J*, 2004, 39: 343-353
- [44] Verhoeven T, Feron R, Wolters-Arts M, et al. STIG1 controls exudate secretion in the pistil of petunia and tobacco [J]. *Plant Physiology*, 2005, 138: 153-160