

评述与展望

Review and Progress

植物果胶甲酯酶应答病虫抗性与耐铝胁迫的研究进展

贾玉姣 裴雅琨 朱玉涛 胡晓倩 侯玉霞*

中国农业大学理学院, 棉花生物学国家重点实验室, 北京, 100193

* 通信作者, yuxiacau@163.com

摘要 不同程度的果胶脱甲基化赋予了细胞壁不同的功能, 在细胞发育过程中起重要作用。果胶甲基酯酶是一种细胞壁蛋白, 主要催化细胞壁中的果胶的去甲基化反应, 在果胶代谢过程中起关键作用。此外, 果胶甲酯酶与植物抗逆性、生长发育机制以及铝胁迫影响植物生长方面密切相关。随着人们生活水平的日益提高, 从分子层面对植物进行研究, 保障食品安全逐渐成为研究热点。本研究对果胶甲酯酶的两种结构模型、三种作用模式、应答病虫抗性及铝胁迫等方面进行总结, 为进一步提高植物 PME 的表达提供参考。

关键词 果胶甲酯酶, 抗性 铝胁迫, 生长调控

Research Progress on Pectin Methylesterase Response to Disease Resistance and Aluminum Tolerance

Jia Yujiao Pei Yakun Zhu Yutao Hu Xiaoqian Hou Yuxia*

The State Key Laboratory of Cotton Biology, College of Science, China Agricultural University, Beijing, 100193

* Corresponding author, yuxiacau@163.com

DOI: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0021

Abstract Pectin methylesterase (PME), a cell wall protein, is the key enzyme in pectin metabolism and mainly catalyzes the demethylation of pectin. In the process of cell development, PME modified pectin makes the highly methylated pectin in plant cell wall demethyl, thus giving different functions to cell wall. Pectin methylesterase is closely related to plant stress resistance, growth and development mechanism, and aluminum stress affecting plant growth. With the improvement of people's living standards, it has become a research hotspot to study plants from the molecular level and ensure food safety. In this paper, two structural models and three action models that respond to plant disease, insect resistance and aluminum stress of pectin methylesterase were reviewed.

Keywords Pectin methylesterase, Resistance, Aluminum stress, Growth regulation

果胶甲酯酶(Pectin methylesterase)存在植物细胞壁中, 作为抗逆和调控植物生长因子被广泛研究。如拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) PME 不仅可以发挥抗倒伏的功能, 还能促进花粉的形成和花粉管的生长(Pina et al., 2005); 毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.)的 PME35 通过调节气孔开合, 可以对干旱胁迫做出应

答(Yang et al., 2020); 黄柏的 PME 与其种子发芽密切相关; 朝天椒(*Capsicum frutescens*)的 PME 可以促进辣椒的成熟与软化(Arancibia et al., 2020)。近年来, 随着 PME 在植物生长发育、果实成熟软化以及抗胁迫等方面的研究逐渐完善, PME 在植物抗病方面的影响也渐渐被重视起来。探究 PME 的结构及作用机

本文首次发表在《分子与植物育种》上, 现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License, 协议对其进行授权, 再次发表与传播

收稿日期: 2020 年 8 月 4 日; 接受日期: 2020 年 8 月 6 日; 发表日期: 2020 年 8 月 13 日

引用格式: 贾玉姣, 裴雅琨, 朱玉涛, 胡晓倩, 侯玉霞, 2020, 植物果胶甲酯酶应答病虫抗性与耐铝胁迫的研究进展, 分子植物育种(网络版), 18(21): 1-6 (doi: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0021) (Jia Y.J., Pei Y.K., Zhu Y.T., Hu X.Q., and Hou Y.X., 2020, Research progress on pectin methylesterase response to disease resistance and aluminum tolerance, Fengzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding (online)), 18(21): 1-6 (doi: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0021))

制,有助于提高 PME 的表达,保证植物的健康生长。本研究以现有的研究现状为依据,综述了植物 PME 的结构、作用模式及抗胁迫功能的研究成果,以期研究 PME 在植物抗病方面的功能提供参考。

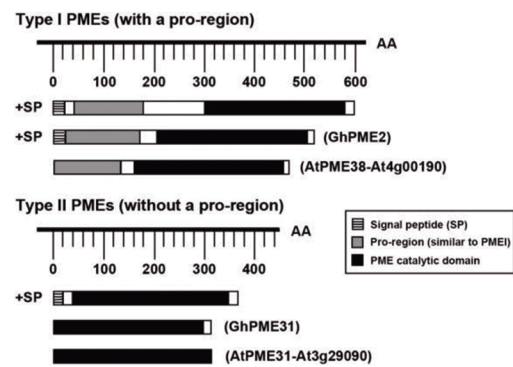
1 植物 PME 的两种结构模型

果胶是一组结构复杂的多糖,是细胞壁的主要组成成分,通常以高度甲酯化的形式存在。PME 是果胶代谢过程中的关键酶,PME 通过催化果胶的去甲基影响细胞壁的组成,对细胞生长中有着重要作用。PME 都具有保守的 PME 结构域(Sénéchal et al., 2015),根据 PME 结构可将其分为两种类型。以棉花(*Gossypium hirsutum*) PME 结构为例,其催化结构域 N 端含有 PRO 区(PRO 结构域与 Pectin methylesterase inhibitor 结构域相似,在分泌过程中被认为从蛋白质成熟的催化部分上裂解下来,并且介导 PME 在高尔基体的滞留以及转录后可影响 PME 的酶促活性)的 PME 被定义为 I 型,大概含有 250~400 个氨基酸残基,分子量为 27~45 kD;而缺乏 PRO 区的 PME 则是 II 型酶,含有 500~900 个氨基酸,分子量为 52~105 kD (Tian et al., 2006; Liu et al., 2018)。以 I 型酶棉花 PME2 (GhPME2)和 II 型酶棉花 PME31 (GhPME31)为例(图 1A),最先获得的是细菌的 PME 三维结构,随后在胡萝卜的根部纯化得到大量成熟的 PME,继而首次得到了植物的 PME 三维立体结构,并找到蛋白表面的裂缝构成活性中心(Markovic et al., 2005)。植物的 PME 活性位点空腔相对较浅,没有明显的立体屏障,而菊欧文氏杆菌(*Erwinia chrysanthemi*)的活性位点空腔则比较深(Jenkins et al., 2001),它们的活性部位含有羧酸水解酶(Johansson et al., 2002)。由于棉花 PME 既不含 / 水解酶折叠物,也不含催化三联体,因此被认为是一种新型水解酶。此外在细胞壁观察到的成熟的 PME 是不具有 PRO 区域的,说明成熟 PME 的 PRO 区域是要从 PME 上裂解掉的(Liu et al., 2018)。

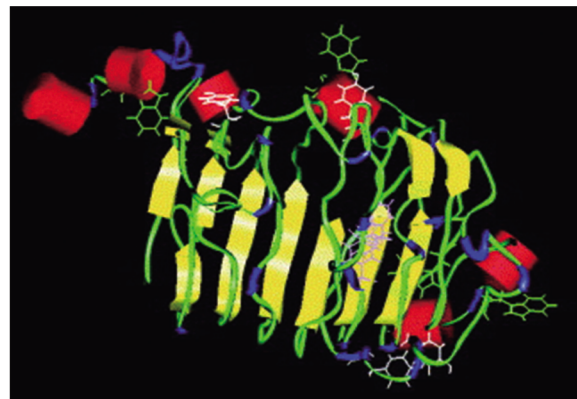
在前人的研究中已经阐明了菊欧文氏杆菌、西红柿、胡萝卜以及棉花的 PME 三维结构(Jenkins et al., 2001; Johansson et al., 2002; Ciardiello et al., 2008)。这些酶在结构上具有很高的相似性,都有 3 个内含疏水结构的折叠的螺旋结构,它们的结构差异主要表现在半胱氨酸(Cys)残基、组氨酸(His)残基和芳香族氨基酸残基上。

2 PME 的三种作用模式

PME 在细菌、真菌和植物中是普遍存在的,不同



A



B

图 1 I 型和 II 型果胶甲酯酶保守结构域(A)及植物果胶甲酯酶三维结构的同源模型(B)

注: I 型的 PRO 区域用灰色表示;信号肽用条带模式显示;PME 催化结构域部分用黑色显示;AA 代表氨基酸 (Liu et al., 2018);红色:具有 α 螺旋的回折;黄色:平行的 β 折叠卷曲;白色:酪氨酸残基;浅绿色:色氨酸残基;蓝色:苯基丙氨酸残基 (Micheli, 2001)

Figure 1 The conserved domains of type-I and type-II pectin methylesterases (A) and Homology model of the three-dimensional structure of a plant pectin methylesterase (B)

Note: The PRO region of GhPME2 is designated in gray; The signal peptide is designated by a striped pattern; The PME catalytic domain is designated in black; AA: Amino acid (Liu et al., 2018); Red: Reflexes with an alpha helix; Yellow: Parallel β sheets; White: Tyrosine residue; Light green: Tryptophan residue; Blue: Phenylalanine residue (Michel, 2001)

的 PME 结构具有较高的相似性,但在性质及作用模式上会有很大差别。就植物与其他果胶食品而言,果胶甲酯化的程度和模式被认为决定了果胶在植物细胞壁和含果胶食品中的功能特性,PME 从果胶链上催化去除甲酯,不仅影响其重塑其精细结构,并且也对其随后的(非)酶转化反应(如果胶解聚)和凝胶形成的敏感性产生影响(Jolie et al., 2010)。

PME 的作用模式大致分为三种:(1) 多个 PME

同时结合到果胶的作用位点上,去催化连续排列的果胶去甲酯化反应—单链去甲基途径;(2) 每条果胶链每次只和一个 PME 结合只催化一个甲酯键,催化结束后从底物上游离—多链途径;(3)单一的 PME 结合到一条果胶链上,游离底物前催化一定数量的去甲酯化反应—多重反应途径 (Pelloux et al., 2007; 熊兴鹏, 2019)。作用模式决定了去甲基化反应的最终产物,这些最终产物可以抑制 PME 的活性,成为了可以影响 PME 活性物质的一部分。

成熟 PME 的作用模式可以受到多种因素的调节,这些因素不仅解释了酶的复杂性,而且还提出酸碱性和对于随机去甲基化和线性去甲基化 (PME 沿着果胶链随机地或者线性地进行去甲酯化反应)的关系。在植物抗病方面的研究中,可以通过影响 PME 活性的这些因素,对 PME 进行正向或者负调控,以得到研究结果,所以 PME 对于植物生物学家和食品技术人员都是十分重要的。

3 果胶甲酯酶应答病虫抗性

3.1 果胶甲酯酶应答病原菌侵染

据报道,有很多物质可以抑制 PME 活性,包括去甲基化反应的最终产物、单宁、甘油以及果胶甲酯酶抑制剂(Pectin methylesterase inhibitor)等。Pectin methylesterase inhibitor (PMEI)最初是在猕猴桃果实中发现的,后来在拟南芥、西红柿、辣椒、棉花等植物中也有发现 (Raiola et al., 2004; An et al., 2008; Reca et al., 2012)。PMEI 首次被证明控制内源 PME 活性的有效性是通过超表达拟南芥 AtPMEI-1 和 AtPMEI-2 实现的,在转基因拟南芥中,由灰霉菌(*Botrytis cinerea*)和果胶杆菌(*Pectobacterium carotovorum*)引起的病害症状显著减轻(Lionetti et al., 2007)。

PMEI 属于一个大的由多基因编码的蛋白质家族,其中还包括转化酶抑制剂 (invertase inhibitor, Inh)。PMEI 的结构主要是含有四个参与二硫键形成的保守的 Cys 残基,还有与 Inh 相似的上下四螺旋束 (Di Matteo et al., 2005; Lionetti et al., 2014; Lionetti et al., 2015)。植物中 PMEI 通常与 PME 按 1:1 化学计量比形成特异复合物,抑制 PME 活性(Hothorn et al., 2010)。在形成复合物之前,PMEI 与 PME 上的表面电势不同,以棉花的 PME31、PME2 和 PMEI3 基因为例,GhPME31 和 GhPME2 与 GhPMEI3 结合形成复合物后,复合物表面电势与单个蛋白质的表面电势也均不相同(Liu et al., 2018) (图 2)。

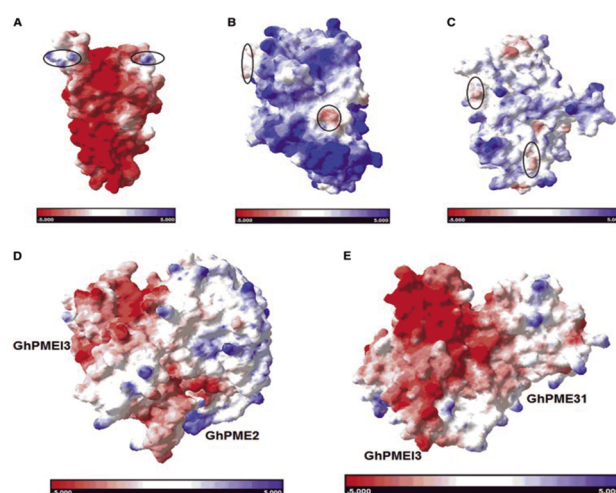


图 2 GhPMEI3 (A), GhPME2 (B), GhPME31 (C) GhPMEI3-GhPME2 复合物(D)和 GhPMEI3-GhPME31 复合物(E)的表面电势注: 表面电位用红色(-5)或蓝色(+5)表示; A 到 C 标记的单个蛋白质区域具有明显不同的表面电势(Liu et al., 2018)

Figure 2 Electrostatic surface potential of GhPMEI3 (A), GhPME2 (B), GhPME31 (C), GhPMEI3-GhPME2 complex (D), and GhPMEI3-GhPME31 complex (E)

Note: The surface potential is designated in red (-5) or blue (+5); The regions of individual proteins marked in A to C possess distinctly different surface electrostatic potentials (Liu et al., 2018)

对 100 多种植物 PME 的氨基酸序列进行了比较,结果表明,所有的 PME 均含有 5 个序列相似性很高的片段,以此来代表 PME 的“特征模式”,包括 6 个严格保守的残基: 3 个甘氨酸(Gly)残基、1 个天冬氨酸(Asp)残基、1 个精氨酸(Arg)残基和 1 个色氨酸(Trp)残基,还有几种高度保守和功能重要的芳香族残基(Jolie et al., 2010)。关于二硫键不同的植物各不相同,像胡萝卜的 PME 组成中就不含有二硫键桥,2003 年曾有研究者报道过番茄的 PME 中含有两个链内二硫键桥,但在 2015 年被驳回了。PMEI 与 PME 结合时,PMEI 覆盖配体所在的酶的大部分结合活性位点,PMEI 的 α -螺旋在位置上垂直于 PME 的 β -螺旋。

PMEI 与 PME 的复合物的三维结构显示 PMEI 覆盖了 PME 与底物结合的作用位点,使果胶无法与 PME 结合,从而达到抑制果胶去甲酯化的反应(Hothorn et al., 2010)。PMEI 的抑制作用的强弱受所处微环境 pH 的影响很大(Bonavita et al., 2016),如随着 pH 的增大,西红柿 PME 和猕猴桃 PMEI 之间的相互作用迅速减弱,在 pH 值为 8.0 时观察不到任何复合物(Hothorn et al., 2010)。

已经证明棉花 PMEI3 通过抑制棉花 PME2 和

PME31 的活性, 调节了果胶去甲酯化 (Liu et al., 2018)。由于真菌病原菌不能利用甲酯化的果胶, 从而增强了植物对病原菌的抗性。棉花 PME1 对棉花 PME 活性的抑制可以解释为 PME 酶的活性如何在细胞壁内协调的, 通过这种协调达到了抵抗部分病原菌侵染的目的。

3.2 果胶甲酯酶应答蚜虫定居和取食行为

蚜虫吸吮植株韧皮部汁液可以作为植物病原病毒的载体, 对世界范围内的作物产量构成严重威胁。果胶被认为是植物在感染植物病原菌时的防御因子。比如绿桃蚜侵染拟南芥的过程中, 它的唾液中存在果胶修饰酶, 如 PME 和 PG 等, 便于其口针穿透细胞间基质 (Silva-Sanzana et al., 2019)。据报道, 在桃蚜摄食过程中, AtPME113 基因表达量会出现明显上调 (De et al., 2007), 继而就有研究者对桃蚜摄食拟南芥, 对于拟南芥 PME 基因表达量的影响进一步研究。将桃蚜初接触拟南芥叶片至相互作用 6 h 成为侵染初期, 取侵染初期叶片进行 PME 总活性鉴定, 发现被侵染叶片果胶去甲基化信号明显增大, 说明在桃蚜摄取拟南芥初期, 拟南芥的 PME 总活性是增强的, 并且还发现甲醇的排放量增大了三倍 (Silva-Sanzana et al., 2019)。

外源抑制剂抑制植物 PME 活性, 可以降低桃蚜摄食拟南芥, 利用外源 PME 增强, 会提高桃蚜摄食的可能性。外源和内源调节 PME 活性可以对桃蚜取向摄食具有一定影响。

4 果胶甲酯酶与油菜素甾醇及耐铝胁迫的相关性

油菜素甾醇是继赤霉素、生长素、脱落酸、细胞分裂素、乙烯之后发现的第六大激素, 主要在植物生长发育中发挥作用 (Belkhadir and Jaillais, 2015; Jaillais et al., 2016)。油菜素甾醇的合成突变体有明显抑制植物根伸长生长的表型 (Kim et al., 2006; Yan et al., 2018)。研究表明, 在野生型拟南芥植株中使果胶甲酯酶基因过表达, 不会引起根长度的改变, 而在油菜素甾醇突变体拟南芥中过表达果胶甲酯酶基因, 能够在一定水平恢复由油菜素甾醇合成缺失引起的根生长抑制的表型 (张清风, 2016)。

果胶甲酯酶除了可以应答植物激素调控和病原菌侵染外, 研究表明还与铝胁迫应答有关。生物和非生物胁迫都严重影响植物的发育 (Yang et al., 2020), 一般植物根系是与铝离子直接接触的部位, 因此植

物的根系根尖也是受铝毒危害最严重的部位 (<https://kns.cnki.net/KCMS/detail/46.1019.s.20200526.1727.002.html>)。玉米根尖 2~3 mm 用一定浓度的铝溶液进行胁迫处理, 引起玉米根生长的抑制。但根部其他部位在铝毒的作用下对根产生的影响远小于根尖。据报道, 根尖在铝毒作用下对植物产生的损伤远超过其他部位所形成的。植物根尖是铝毒对根生长抑制的作用靶位。用铝胁迫处理玉米敏感品种 30 min, 出现根伸长抑制现象, 并且根的伸长抑制较耐感品种更为明显。在对小麦耐性和敏感品种铝胁迫的研究中有同样的发现, 在用铝处理两个品种根部 6 h 后, 两个品种的根的伸长均受到了抑制, 敏感品种根伸长被抑制的更为明显。测定两个品种经铝处理后 PME 活性变化, 发现铝处理后小麦根尖 (0~10 mm) 部分的 PME 的活性受到影响, 其他部分变化两个品种差异不大 (唐剑锋等, 2006)。

铝胁迫下, PME 的表达会上调, 这是因为被分泌到细胞外是甲酯化程度很高的果胶, PME 可以使果胶去甲基化后成为含有大量游离羧基的果胶酸, 铝离子可以和这些果胶酸结合, 从而果胶变硬, 参加细胞壁的构建。但铝离子与果胶酸的结合受很多因素的影响, PME 活性、溶液 pH、溶液中其他离子的浓度等 (Micheli, 2001)。根据相关研究, 植物根尖 PME 的活性与果胶甲基化的程度呈负相关, 同时与铝的积累量呈正相关。因此, PME 活性直接影响植物受铝毒害的程度 (Yang et al., 2013)。

但是, 关于果胶甲酯酶与油菜素甾醇的如何共同调节植物生长机制的研究还鲜有报道, PME 在花粉的形成及花粉管的发育中发挥着极大地作用, 在特殊条件下通过有效的提高 PME 的表达一方面会使植株健康生长, 另一方面或许与植物的抗病特性密切相关。果胶在 PME 的作用下生成果胶酸, 果胶酸与铝离子结合形成果胶酸铝。果胶酸铝具有交联能力, 可以使植物细胞壁变硬, 细胞壁的变硬可以加强细胞与细胞之间的粘附, 也使细胞更不易被多聚半乳糖醛酸酶水解, 进而改变细胞壁的生物特性与功能, 使细胞壁 - 质膜 - 细胞骨架结构改变, 细胞伸长纵向受到抑制, 横向增长得到促进, 最终表现为植物根部伸长受到抑制。细胞壁的变硬可以增强植物细胞抵抗外来病原菌侵染的能力, 从而达到抗病的目的。

5 展望

PME 是在细菌、真菌和植物中普遍存在的一类

酶,在植物生长发育方面主要对细胞壁、恶劣环境中根的发育影响较大,由于 PME 与植物细胞壁联系紧密,细胞壁作为细胞抵抗病原菌侵染的第一道屏障对于植物的抗病性来说至关重要,并且在研究抗病过程中去探索 PME 与信号转导通路的关系,对于调节植物生长发育也有着重要意义。随着越来越多果胶甲酯酶被研究,植物果胶甲酯酶的研究也趋于成熟,尤其是其结构、作用模式、理化性质等,但仍有不少疑问亟待解决:(1)许多植物的 PME 基因功能尚未被挖掘出来,它们对与植物抗病方面的影响还有待进一步探究;(2) PME 基因在植物抗病过程中与信号转导通路的关系;(3)如何通过基因手段提高 PME 的表达量也需待解决。PME 的功能繁多,促进植物生长发育,促使植物更加茁壮,利用它们开发出更有价值的经济产品具有重大意义。

作者贡献

贾玉姣是综述的主要撰写人,完成相关文献资料的收集和分析及论文初稿的写作;裴雅琨、朱玉涛、胡晓倩参与文献资料的分析、整理;侯玉霞是项目的构思者及负责人,指导论文写作。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由国家重点研发计划项目“化肥农药减量增效综合技术与开发”(2017YFD0201900)资助。

参考文献

- An S.H., Sohn K.H., Choi H.W., Hwang I.S., Lee S.C., and Hwang B.K., 2008, Pepper pectin methylesterase inhibitor protein CaPMEI1 is required for antifungal activity, basal disease resistance and abiotic stress tolerance, *Planta*, 228 (1): 61-78
- Arancibia R.A., and Motsenbocker C.E., 2006, Pectin methylesterase activity *in vivo* differs from activity *in vitro* and enhances polygalacturonase-mediated pectin degradation in tabasco pepper, *Journal of Plant Physiology*, 163(5): 488-496
- Belkhadir Y., and Jaillais Y., 2015, The molecular circuitry of brassinosteroid signaling, *New Phytologist*, 206(2): 522-540
- Bonavita A., Carratore V., Ciardiello M.A., Giovane A., Servillo L., and D'Avino R., 2016, Influence of pH on the structure and function of kiwi pectin methylesterase inhibitor, *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 64(29): 5866-5876
- Ciardiello M.A., D'Avino R., Amoresano A., Tuppo L., Carpentieri A., Carratore V., Tamburrini M., Giovane A., Pucci P., and Camardella L., 2008, The peculiar structural features of kiwi fruit pectin methylesterase: amino acid sequence, oligosaccharides structure, and modeling of the interaction with its natural proteinaceous inhibitor, *Proteins*, 71(1): 195-206
- De Vos M., Van Oosten V.R., Van Poecke R.M., Van Pelt J.A., Pozo M.J., Mueller M.J., Buchala A.J., Métraux J.P., Van Loon L.C., Dicke M., and Pieterse C.M., 2007, Signal signature and transcriptome changes of *Arabidopsis* during pathogen and insect attack, *Mol. Plant Microbe Interact*, 18 (9): 923-937
- Di Matteo A., Giovane A., Raiola A., Camardella L., Bonivento D., De Lorenzo G., Cervone F., Bellincampi D., and Tsernoglou D., 2005, Structural basis for the interaction between pectin methylesterase and a specific inhibitor protein, *Plant Cell*, 17(3): 849-858
- Hothorn M., Van den Ende W., Lammens W., Rybin V., and Scheffzek K., 2010, Structural insights into the pH-controlled targeting of plant cell-wall invertase by a specific inhibitor protein, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107(40): 17427-17432
- Jaillais Y., and Vert G., 2016, Brassinosteroid signaling and BRI1 dynamics went underground, *Current Opinion in Plant Biology*, 33(6): 92-100
- Jenkins J., Mayans O., Smith D., Worboys K., and Pickersgill R. W., 2001, Three-dimensional structure of *Erwinia chrysanthemi* pectin methylesterase reveals a novel esterase active site, *Journal of Molecular Biology*, 305(4): 951-960
- Johansson K., El-Ahmad M., Friemann R., Jönvall H., Markovic O., and Eklund H., 2002, Crystal structure of plant pectin methylesterase, *FEBS Letters*, 514(2-3): 243-249
- Jolie R.P., Duvetter T., and Van Loey A.M., Hendrickx M.E., 2010, Pectin methylesterase and its proteinaceous inhibitor: a review, *Carbohydrate Research*, 345(18): 2583-2595
- Kim H., Park P.J., Hwang H.J., Lee S.Y., Oh M.H., and Kim S.G., 2006, Brassinosteroid signals control expression of the AXR3/IAA17 gene in the cross-talk point with auxin in root development, *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 70(4): 768-773
- Lionetti V., Raiola A., Camardella L., Giovane A., Obel N., Pauly M., Favaron F., Cervone F., and Bellincampi D., 2007, Overexpression of pectin methylesterase inhibitors in *Arabidopsis* restricts fungal infection by *Botrytis cinerea*, *Plant Physiology*, 143(4): 1871-1880
- Lionetti V., Raiola A., Cervone F., and Bellincampi D., 2014, Transgenic expression of pectin methylesterase inhibitors limits tobamovirus spread in tobacco and *Arabidopsis*, *Molecular Plant Pathology*, 15(3): 265-274
- Lionetti V., Raiola A., Mattei B., and Bellincampi D., 2015, The grapevine VvPMEI1 gene encodes a novel functional pectin

- methylesterase inhibitor associated to grape berry development, *PLoS One*, 10(7): e0133810
- Liu N., Sun Y., Pei Y., Zhang X., Wang P., Li X., Li F., and Hou Y., 2018, A pectin methylesterase inhibitor enhances resistance to verticillium wilt, *Plant Physiology*, 176(3): 2202-2220
- Markovic O., and Janecek S., 2004, Pectin methylesterases: sequence-structural features and phylogenetic relationships, *Carbohydrate Research*, 339(13): 2281-2295
- Micheli F., 2001, Pectin methylesterases: Cell wall enzymes with important roles in plant physiology, *Trends in Plant Science*, 6(9): 414-419
- Pelloux J., Rustérucci C., and Mellerowicz E.J., 2007, New insights into pectin methylesterase structure and function, *Trends in Plant Science*, 12(6): 267-277
- Pina C., Pinto F., Feijó J.A., and Becker J.D., 2005, Gene family analysis of the Arabidopsis pollen transcriptome reveals biological implications for cell growth, division control and gene expression regulation, *Plant Physiol.*, 138(2): 744-756
- Raiola A., Camardella L., Giovane A., Mattei B., De Lorenzo G., Cervone F., and Bellincampi D., 2004, Two *Arabidopsis thaliana* genes encode functional pectin methylesterase inhibitors, *FEBS Letters*, 557(1-3): 199-203
- Reca I.B., Lionetti V., Camardella L., D'Avino R., Giardina T., Cervone F., and Bellincampi D., 2012, A functional pectin methylesterase inhibitor protein (SolyPMEI) is expressed during tomato fruit ripening and interacts with PME-1, *Plant Molecular Biology*, 79(4-5): 429-442
- Sénéchal F., L'Enfant M., Domon J.M., Rosiau E., Crépeau M.J., Surcouf O., Esquivel-Rodriguez J., Marcelo P., Mareck A., Guérineau F., Kim H.R., Mravec J., Bonnin E., Jamet E., Kihara D., Lerouge P., Ralet M.C., Pelloux J., and Rayon C., 2015, Tuning of pectin methylesterification, *Journal of Biological Chemistry*, 290(38): 23320-23335
- Silva-Sanzana C., Celiz-Balboa J., Garzo E., Marcus E. Susan, Parra-Rojas J.P., Rojas B., and Olmedo P., 2019, Pectin methylesterases modulate plant homogalacturonan status in defenses against the aphid *Myzus persicae*, *The Plant Cell*, 31(19): 1914-1915
- Tang J.F., Luo H.X., Lin X.Y., Zhang Y.S., and Li G., 2006, Aluminum-induced changes in cell-wall pectin methylesterase activity of wheat seedlings in relation to their aluminum tolerance, *Zhejiang Daxue Xuebao (Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Sciences)*, 32(2): 145-151 (唐剑锋, 罗湖旭, 林咸永, 章永松, 李刚, 2006, 铝胁迫下小麦根细胞壁果胶甲酯酶活性的变化及其与耐铝性的关系, *浙江大学学报农业与生命科学版*, 32(2): 145-151)
- Tian G.W., Chen M.H., Zaltsman A., and Citovsky V., 2006, Pollen-specific pectin methylesterase involved in pollen tube growth, *Developmental Biology*, 294(1): 83-91
- Xing X.P., 2019, Analysis of plant PME gene families and functional identification of PME37c in *Brassica campestris*, Dissertation for Ph.D., Zhejiang University, Supervisor: Cao J. S., pp.1-12 (熊兴鹏, 2019, 植物 PME 基因家族的分析及白菜 PME37c 的功能鉴定, 博士毕业论文, 浙江大学, 导师: 曹家树, pp.1-12)
- Yan J.W., He H., Fang L., and Zhang A.Y., 2018, Pectin methylesterase31 positively regulates salt stress tolerance in Arabidopsis, *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 496(2): 497-501
- Yang W., Ruan M., Xiang M., Deng A., Du J., and Xiao C., 2020, Overexpression of a pectin methylesterase gene PtoPME35 from *Populus tomentosa* influences stomatal function and drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 523(2): 416-422
- Yang X.Y., Zeng Z.H., Yan J.Y., Fan W., Bian H.W., Zhu M.Y., Yang J.L., and Zheng S.J., 2013, Association of specific pectin methylesterases with Al-induced root elongation inhibition in rice, *Physiologia Plantarum*, 148(4): 502-511
- Zhang Q.F., 2017, Roles of pectin methylesterase in brassinosteroid regulations of growth and development in *Arabidopsis*, Thesis for M.S., Lanzhou University, Supervisor: Zhao Z.G., pp. 1-9 (张清凤, 2017, 果胶甲酯酶在油菜素内酯调节拟南芥生长发育中的作用, 硕士毕业论文, 兰州大学, 导师: 赵志光, pp.1-9)