

综述 Reviews

丝氨酸羧肽酶及其类蛋白的研究进展

叶玲飞¹, 罗光宇¹, 向建华^{1,2}, 刘爱玲^{1,3}, 陈信波^{1,3,*}¹湖南农业大学作物基因工程湖南省重点实验室, 长沙410128; ²湖南科技大学生命科学学院, 湖南湘潭411201; ³湖南农业大学生物科学技术学院, 长沙410128

摘要: 丝氨酸羧肽酶(SCP)是一个庞大的蛋白酶家族, 普遍存在于动物、植物和真菌中。本文简要介绍了SCP及丝氨酸羧肽酶类蛋白(SCPLs)的结构特点和分类, 综述了它们的亚细胞定位、基因表达水平、提高植物耐逆性、调控植物生长发育和影响次生代谢产物合成等方面的最新研究进展。

关键词: 丝氨酸羧肽酶; 基因表达调控; 次生代谢产物; 耐逆性

Research Progress of Serine Carboxypeptidases and Serine Carboxypeptidase-Like Proteins

YE Ling-Fei¹, LUO Guang-Yu¹, XIANG Jian-Hua^{1,2}, LIU Ai-Ling^{1,3}, CHEN Xin-Bo^{1,3,*}¹Crop Gene Engineering Key Laboratory of Hunan Province, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China; ²School of Life Sciences, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan, Hunan 411201, China; ³College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

Abstract: Serine carboxypeptidases (SCP) widely exist in animals, plants and fungi and form a large protease family. This review briefly introduces the structural characteristics and classification of SCP and serine carboxypeptidase-like proteins (SCPLs), and summarizes the current research advances of SCP/SCPLs in their subcellular localization, gene expression, the regulatory role in stress tolerance, cellular regulation and synthesis of plant secondary metabolites.

Key words: serine carboxypeptidase; gene expression regulation; secondary metabolites; stress tolerance

丝氨酸羧肽酶(serine carboxypeptidase, SCP)是一个庞大的水解酶家族, 主要存在于植物或真菌的液泡和动物的溶酶体内, 目前已从植物和真菌中分离到大量SCP (王育华等2010)。这些酶在植物、动物和真菌中具体作用方式有所差异 (Breddam 1986)。已有研究发现SCP及丝氨酸羧肽酶类蛋白(serine carboxypeptidase-like proteins, SCPLs)参与了蛋白质的折叠、除草剂共轭、次级代谢产物合成等多个重要生化反应环节。近年来, 对这类蛋白的功能挖掘有了新的突破, 发现SCP/SCPLs在调控细胞大小和心皮数等方面产生影响, 表明SCP/SCPLs在提高作物产量上具有重要意义。另有研究表明, 有些SCP/SCPLs具有酰基转移酶功能, 影响到一些次级代谢产物的合成, 部分次级代谢产物又与逆境胁迫密切相关, 推测其可能在提高植物耐逆性方面发挥重要作用。本文对SCP/SCPLs的亚细胞定位、基因表达水平、提高

植物耐逆性、调控植物生长发育和影响次生代谢产物合成等方面的最新研究进展进行了综述。

1 SCP/SCPLs的分类、亚细胞定位和表达调控

1.1 SCP及其结构特点

SCP是一类属于 α/β 水解酶家族的真核生物蛋白水解酶, 其亚基分子量在30~75 kDa之间, 属于SC族羧肽酶中的S10家族(Mahoney等2001)。S10家族是一个庞大的蛋白水解酶家族, 含有十分保守的 α/β 水解酶三级结构和独特的拓扑结构催化中心(Lehfeldt等2000)。家族成员在结构特性上具有许多相似性, 如存在4个参与底物结合和催化的进化保守结构域, 含有多个N-糖基化位点, 具有用于胞内运输和分泌的信号肽序列等(Agarwal等

收稿 2012-12-21 修定 2013-01-23

资助 国家自然科学基金(30870206)。

* 通讯作者(E-mail: xinbochen@live.cn; Tel: 0731-84635290)。

2012)。SCP有两个主要结构特点: 一是具有一个活性位点, 它是一个由丝氨酸、天门冬氨酸和组氨酸(Ser-Asp-His)组成的保守三联体, Ser-Asp-His具有相同的空间取向, 其中丝氨酸被一个保守序列G-X-S-X包围, 其结构特点使得在蛋白质一级结构中分散存在的这3种氨基酸在形成蛋白质三级结构时组成了一个能够结合底物的电荷传递系统(Mahoney等2001); 二是具有氧离子洞, 在稳定底物酶复合体的中间过程中发挥重要作用(冯英和俞朝2009)。在酸性pH环境下, SCP同时具备酯酶、C-末端水解酶和脱酰胺酶3种酶活性, 在多肽及蛋白质加工、修饰和降解等多个环节中发挥重要作用。

1.2 SCPLs及其结构特点

SCPLs是与SCP功能类似的蛋白, 两者在氨基酸序列上差异不大, 同属于SC族羧肽酶中的S10家族。但有些SCPLs除具有肽酶活性外, 还具有酰基转移酶活性(Schaller 2004)。在结构上, SCPLs与SCP同样具有4个参与底物结合的位点、多个N-糖基化位点以及催化作用的保守区域等(冯英和俞朝2009)。在高等植物中, SCPLs是一个类型极其丰富的大家族, 但是在细菌、真菌和低等植物的基因组中, 只有极少数编码这类酶的基因。

1.3 SCP/SCPLs分类

若以催化反应的酶对底物的选择为依据来划分, SCP可以分为四大类, 分别是丝氨酸类-D-Ala-D-Ala羧肽酶、溶酶体Pro-X羧肽酶、羧肽酶C和羧肽酶D。在高等植物中, SCP主要为后两类。羧肽酶C对C-末端疏水氨基酸具有高度亲和力, 而羧肽酶D对相同位置(即C-末端)的基本氨基酸残基均具有高效率的水解能力(Agarwal等2012; 王育华等2010)。根据肽链的数目和长度可把SCP分为羧肽酶I、羧肽酶II和羧肽酶III三类。羧肽酶I和羧肽酶II都具有两条多肽链, 如大麦(*Hordeum vulgare*)羧肽酶MI (Breddam 1986)和小麦(*Triticum aestivum*)羧肽酶WII (Breddam等1987; Liao和Remington 1990)等。羧肽酶I和羧肽酶III的肽链长度为420~430个氨基酸, 而羧肽酶II有480个氨基酸左右。羧肽酶III只有单条多肽链, 比如大麦羧肽酶MIII (Sørensen等1989)和啤酒酵母羧肽酶Y。羧肽酶I和羧肽酶II主要存在于动植物中, 而羧肽酶III主要存在于植物、酵母和丝状真菌中。SCPLs多

属于羧肽酶I和羧肽酶II (冯英等2005; Feng和Xue 2006)。冯英和俞朝(2009)利用隐马可夫模型, 在基因组和蛋白质组水平上对水稻(*Oryza sativa*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)这两种模式植物的SCP/SCPLs基因家族进行比较分析, 发现水稻与拟南芥中分别存在71个与54个编码SCPLs的基因, 广泛分布于基因组中各条染色体上, 并且存在多个基因簇聚区。基因结构分析显示, 拟南芥的SCPLs基因存在广泛的交替剪接方式, 而这种现象在水稻SCPLs基因中却不常见。对它们的蛋白结构的分析表明, 所有SCPLs家族成员均具有 α/β 水解酶亚族与S10家族典型的保守结构域与二级结构特征。通过系统进化树分析表明, 水稻SCPLs可归分为羧肽酶I、羧肽酶II和羧肽酶III, 而大多数拟南芥SCPLs (88.9%)可归属于具有两条多肽链的羧肽酶I或羧肽酶II。

1.4 植物SCP/SCPLs的亚细胞定位

已有研究表明, 植物SCP/SCPLs主要定位于细胞质及胞外空间中。Bienert等(2012)从烟草(*Nicotiana tabacum*)中分离了NtSCP1和NtSCP2基因, 并通过观察NtSCP1-GFP融合蛋白在烟草叶片原生质体中的表达, 发现该蛋白定位于细胞质中。Zhou和Li (2005)通过洋葱表皮细胞瞬时表达, 发现拟南芥BRS1定位于胞外空间。

1.5 SCP/SCPLs 基因的表达调控

SCP/SCPLs基因在植物中的表达部位很广泛, 并且不同家族成员的表达具有组织特异性。目前已从拟南芥、水稻、大麦、小麦、玉米(*Zea mays*)、豌豆(*Pisum sativum*)、番茄(*Lycopersicon esculentum*)等植物中分离得到SCP/SCPLs基因及其蛋白。NtSCP1和NtSCP2基因在烟草的根、茎、叶和花等组织中特异性表达(Bienert等2012)。Fraser等(2005)发现AtSCPL5在植株的根、茎、叶、花和角果中均有表达, 在根中的表达量最大, 其次是在叶、花和角果中, 在茎中的表达量最低。Weier等(2008)发现在拟南芥的胚乳和种皮中有BnSCT1表达。OsBISCP1基因在水稻的根、茎、叶和鞘中均有表达, 在根、叶、鞘中的表达量较高, 在茎中的表达稍弱(Liu等2008)。CBP3在水稻胚的糊粉层细胞中有很高的表达量, 但是在根和叶中的表达相对较弱(Washio和Ishikawa 1994)。Baulcombe和Buffard (1983)报道了小麦CP111在糊粉层细胞中表

达, Domínguez等(2002)发现*CPIII*在小麦盾片的微管组织、幼芽和根部也有表达。

此外, *SCP/SCPLs*基因的表达还受逆境和激素的调控, 玉米*ZmSCP*基因在生物和非生物胁迫下都呈现出诱导表达趋势(刘丽等2013)。豌豆*PsCP*基因的表达受到赤霉素诱导, 被多效唑抑制, 但这种抑制可被赤霉素恢复。当幼苗处于生长不良的情况下, *PsCP*基因的表达量会降低, 但通过赤霉素处理可使其表达量升高(Cercós等2003)。

2 SCP/SCPLs的功能

虽然SCP/SCPLs家族成员庞大, 但目前仅有部分成员的功能得到鉴定, 大部分家族成员的生物学功能尚不清楚。已有研究表明, SCP/SCPLs所起的作用涉及到多种生理和逆境胁迫过程, 主要包括以下几个方面: 种子发育(Cercós等2003; Li等2011; Wen等2012)、植物次级代谢产物合成中的酰基转移(Mugford等2009; Mugford和Osbourne 2009; Bienert等2012)、油菜素内酯信号转导途径(Baulcombe和Buffard 1983; Liu等2008)、伤害应答(Granat等2003)、细胞程序性死亡中胞内组分自溶(Domínguez等2002)和种子萌发中储存蛋白的水解(Mugford和Milkowski 2012)等。SCPLs不仅可催化蛋白水解反应, 还可催化甲草胺代谢过程中谷胱甘肽分解反应的第一个步骤, 参与植物伤害应答反应, 并在油菜素内酯等的生物合成中发挥重要作用(Wolf等1996)。

2.1 SCP/SCPLs基因在调控植物细胞发育中的作用

近年来, 在SCP/SCPLs基因对细胞调控方面的研究取得了一些进展。在水稻(Li等2011)、拟南芥(Wen等2012)和烟草(Bienert等2012)中相继发现SCP/SCPLs基因在调控细胞伸长和心皮数等方面产生影响。Li等(2011)基于图位克隆确定了水稻中的*GS5*是一个数量性状基因, 位于水稻5号染色体遗传图谱的分子标记的RM593和RM574之间, 编码一个SCP, 通过控制谷粒的宽度、灌浆程度和重量来调节谷粒大小。过表达*GS5*的水稻具有更大的谷粒, 在其缺失或者表达量减少的情况下, 谷粒会相应减小, 表明*GS5*基因在调控谷粒大小方面发挥正调控作用。这一研究成果可能在提高水稻亩产甚至其他作物产量方面具有重要意义。过表达*ECSI*的拟南芥植株的心皮数和每果种子数都高于野生型。大多数的*ECSI*过表达植株都有3个心

皮, 有的甚至出现4个心皮, 而野生型只有2个心皮。另外, *ECSI*过表达植株每果种子的千粒重较野生型增加了大约33% (Wen等2012)。细胞伸长在植物细胞发育和形态变化方面有重要作用, 表现在细胞出现松动和膨胀。细胞壁重塑取决于物理因素、化学因素和酶等多种影响因子的联合作用, 比如会受到油菜素内酯和赤霉素的影响, 也会受到环境的影响。整个过程会涉及到一些受体激酶, 但许多其他蛋白质也同样扮演着重要角色(Seifert和Blaukopf 2010)。Bienert等(2012)报道两个烟草SCP基因*NtSCP1*和*NtSCP2*在控制细胞伸长方面发挥作用。带有组氨酸标签的*NtSCP1*蛋白在体外具有羧肽酶活性。过表达转基因烟草植株由于细胞的形态变小而导致花果实变小, 其黄化苗的胚轴长度也变短。这些结果都表明SCP在控制细胞伸长方面扮演着重要角色。

2.2 SCP/SCPLs基因在植物次生代谢产物合成中的作用

在高等植物中, SCP家族一些成员的功能具有多样性, 如合成天然产物所必须具备的酰基转移酶类的功能, 酰基化实现了天然产物结构和功能上的多样性(Stehle等2008)。迄今为止发现的植物酰基转移酶大部分属于BAHD酰基转移酶家族, 而该家族成员在大量植物天然产物的酰基化反应和利用酰基辅酶A硫酯底物功能上发挥重要作用(D'Auria 2006)。丝氨酸羧肽酶类酰基转移酶(SCPLa)近来已经成为一种新型且独特的植物酰基酶, 利用O型葡萄糖酯酰基底物进行酰基化反应(Stehle等2006)。研究表明, 在双子叶植物中, SCPLa不仅参与番茄中昆虫防御作用所涉及的葡萄糖聚酯的合成(Lehfeldt等2000), 而且参与拟南芥中紫外线防护剂芥子酸胆酯的合成(Fraser等2007)。Mugford等(2009)发现, 燕麦中由*Sad7*基因编码SCPLa是抗菌素酰化反应所需的, 且在其合成过程中起催化作用。另外, 它可以抵御土源性致病菌, 从而更好地保护植物。*Sad7*是第一个在单子叶植物中被发现的SCPLa, 这一发现扩展了SCP家族的功能范围, 同时也表明, SCPLa家族起源于单子叶植物和双子叶植物的分支之前。进化分析表明, 在双子叶植物和单子叶植物物种中可能存在大量的SCPLa, 而且成倍增加的相应基因在两个谱系之间具有独立性和多元性, 这使得SCPLa家族

的进化又达到了一个新的阶段(Mugford和Osborn 2009)。从早期开花植物的蛋白酶进化开始, SCPLa家族随后在高等植物中不断遗传和变异, 伴随不同天然产物的合成途径, 它们的功能也出现了多样性。单子叶植物中SCPLs家族中不断演变, 丰富了植物的代谢多样性, 这些酶在次生代谢产物合成中扮演了不同角色(Shen等2012; Morita等2012)。

2.3 SCP/SCPLs基因在植物胁迫耐性中的作用

在逆境胁迫下, 植物的生存能力、作物的产量、生长量、发育情况、光合速率和矿质元素吸收速率等都会受到影响(Cramer等2011; Granat等2003; 成丹等2010; Chong-Pérez等2011)。植物在应对生物和非生物逆境时, 自身会具备一定的屏障和防御机制(李灵之等2011; 李保珠等2012; 吴燕等2012)。已有研究表明, SCP/SCPLs在植物的逆境防卫方面具有重要作用。Liu等(2008)在对水稻中的抗病信号分子研究中发现*OsBISCPL1*被水杨酸和茉莉酸诱导表达, 并且在抗病品系和稻瘟菌的非亲和互作中表达量上调。*OsBISCPL1*转基因植株在一定程度上降低了对ABA的敏感性, 并对氧化胁迫表现出一定抗性。另外, 拟南芥*BRS1*基因编码的分泌型SCP II类蛋白BRS1首次被证实油菜素内酯(BR)信号转导通路中发挥重要作用。当它过量表达时, 对BR敏感的*BRI1*基因起到抑制作用, 体现在*BRI1*介导的BR信号转导途径的早期, 但并不是直接加工*BRI1*的受体, 而有可能是参与到甾醇结合蛋白的加工过程中, 使其转化为有活性的BR结合蛋白。BR分子与这种具有活性的BR结合蛋白形成复合体后, 再与*BRI1*的胞外结构域连接, 从而完成BR信号的感知(Zhou和Li 2005)。除此之外, 拟南芥*ECSI*过表达植株表现出对BR敏感(Wen等2012)。而研究表明, BR能改善植物生理代谢, 调节植物生长发育的许多过程, 在植物耐旱性、抗病性、抗寒性等方面发挥作用(王红红等2005)。最近, 刘丽等(2013)发现*ZmSCP*转基因烟草的抗病性、耐盐性、抗氧化性均有不同程度的提高, 并且防卫基因在大多数转基因烟草中的表达量高于野生型, 表明*ZmSCP*基因与植物响应逆境胁迫相关。王育华等(2010)发现一个水稻*OsSCP*基因缺失突变体的耐旱性低于对照, 初步认为这个基因在耐旱方面发挥作用。目前, 我们正在对

*OsSCP*基因的缺失突变体和过表达转基因植株进行深入的抗干旱胁迫鉴定和作用机制研究。

3 结语

近些年来, 随着测序成本下降、分子生物学实验技术和基因工程技术的发展, 各种SCP/SCPLs基因将被陆续分离和鉴定, 对其结构和分类、亚细胞定位、表达调控和各项功能的研究也将日臻完善。国内外研究者们已从不同的植物中鉴定出越来越多的SCP/SCPLs基因, 由于这个家族的成员极其丰富, 功能具有多样性, 在不同的物种中、不同的发育阶段、不同的生长环境中, 其家族中的成员执行不同的功能, 对SCP/SCPLs基因功能的研究尤其是在非生物逆境方面还有待进一步的深入。相信在以后的研究中, 通过对与SCP/SCPLs基因缺陷型突变体密切相关的生化表征进行筛选, 可以发现一些它们未被发掘的功能, 拓宽对此类基因功能范围的研究, 利用不断发展和完善的基因工程技术, 如RNA干扰技术、基因过表达技术等, 逐步阐明它们在抗非生物胁迫过程中的机制, 对作物的抗逆机理有更加全面的认识, 进而实现利用基因工程技术手段提高作物的抗逆能力, 从而在实际生产中产生更大的经济效益及应用价值。

参考文献

- 成丹, 陈军, 谭明谱(2010). 植物胁迫反应中质外体蛋白质组生物信息学分析. 江苏农业科学, 3 (2): 26~29
- 冯英, 刘庆坡, 贾佳, 薛庆中(2005). 拟南芥丝氨酸羧肽酶类蛋白家族的基因组学分析. 遗传学报, 32 (8): 864~873
- 冯英, 俞朝(2009). 水稻与拟南芥全基因组丝氨酸羧肽酶类蛋白家族比较分析. 浙江大学学报, 35 (1): 1~15
- 李保珠, 安国勇, 韩栓(2012). 植物激素ABA在水分胁迫下的功能及信号途径. 植物生理学报, 48 (1): 11~18
- 李灵之, 马杰, 向建华, 陈信波(2011). 植物角质层内外蜡质的差异及其与抗逆性的关系. 植物生理学报, 47 (7): 680~684
- 刘丽, 王静, 张志明, 赵茂俊, 潘光堂(2013). 玉米丝氨酸羧肽酶基因(*ZmSCP*)的克隆及表达分析. 作物学报, 39 (1): 164~171
- 王红红, 李凯荣, 侯华伟(2005). 油菜素内酯提高植物抗逆性的研究进展. 干旱地区农业研究, 23 (3): 213~219
- 王育华, 邹杰, 陈信波(2010). 植物丝氨酸羧肽酶及其类蛋白的研究进展. 生物学杂志, 27 (6): 72~75
- 吴燕, 郭蕴斐, 卢山(2012). 植物的防御性萜类挥发信号分子. 植物生理学报, 48 (4): 311~317
- Agarwal V, Tikhonov A, Metlitskaya A, Severinov K, Nair SK (2012). Structure and function of a serine carboxypeptidase adapted for degradation of the protein synthesis antibiotic microcin C7. Proc Natl Acad Sci USA, 109 (12): 4425~4430
- Baulcombe DC, Buffard D (1983). Gibberellic-acid-regulated expression of α -amylase and six other genes in wheat aleurone layers. Planta, 157 (6): 493~501

- Bienert MD, Delannoy M, Navarre C, Boutry M (2012). NtSCP1 from tobacco is an extracellular serine carboxypeptidase III that has an impact on cell elongation. *Plant Physiol*, 158 (3): 1220~1229
- Breddam K (1986). Serine carboxypeptidases: a review. *Carlsberg Res Commun*, 51: 83~128
- Breddam K, Sørensen SB, Svendsen IB (1987). Primary structure and enzymatic properties of carboxypeptidase II from wheat bran. *Carlsberg Res Commun*, 52 (4): 297~311
- Cercós M, Urbez C, Carbonell J (2003). A serine carboxypeptidase gene (*PsCP*), expressed in early steps of reproductive and vegetative development in *Pisum sativum*, is induced by gibberellins. *Plant Mol Biol*, 51 (2): 165~174
- Chong-Pérez B, Kosky RG, Reyes M, Rojas L, Ocaña B, Tejada M, Pérez B, Angenon G (2011). Heat shock induced excision of selectable marker genes in transgenic banana by the *Cre-lox* site-specific recombination system. *J Biotechnol*, 159 (4): 265~273
- Cramer GR, Urano K, Delrot S, Pezzotti M, Shinozaki K (2011). Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol*, 11: 163
- D'Auria JC (2006). Acyltransferases in plants: a good time to be BAH. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (3): 331~340
- Dominguez F, González MC, Cejudo FJ (2002). A germination-related gene encoding a serine carboxypeptidase is expressed during the differentiation of the vascular tissue in wheat grains and seedlings. *Planta*, 215 (5): 727~734
- Feng Y, Xue Q (2006). The serine carboxypeptidase like gene family of rice (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). *Funct Integr Genomics*, 6 (1): 14~24
- Fraser CM, Rider LW, Chapple C (2005). An expression and bioinformatics analysis of the *Arabidopsis* serine carboxypeptidase-like gene family. *Plant Physiol*, 138 (2): 1136~1148
- Fraser CM, Thompson MG, Shirley AM, Ralph J, Schoenherr JA, Sinlapadech T, Hall MC, Chapple C (2007). Related *Arabidopsis* serine carboxypeptidase-like sinapoylglucose acyltransferases display distinct but overlapping substrate specificities. *Plant Physiol*, 144 (4): 1986~1999
- Granat SJ, Wilson KA, Tan-Wilson AL (2003). New serine carboxypeptidase in mung bean seedling cotyledons. *J Plant Physiol*, 160 (10): 1263~1266
- Lehfeldt C, Shirley AM, Meyer K, Ruegger MO, Cusumano JC, Viitanen PV, Strack D, Chapple C (2000). Cloning of the *SNG1* gene of *Arabidopsis* reveals a role for a serine carboxypeptidase-like protein as an acyltransferase in secondary metabolism. *Plant Cell*, 12 (8): 1295~1306
- Li Y, Fan C, Xing Y, Jiang Y, Luo L, Sun L, Shao D, Xu C, Li X, Xiao J et al (2011). Natural variation in *GS5* plays an important role in regulating grain size and yield in rice. *Nat Genet*, 43 (12): 1266~1269
- Liao DI, Remington SJ (1990). Structure of wheat serine carboxypeptidase II at 3.5-Å resolution. A new class of serine proteinase. *J Biol Chem*, 265 (12): 6528~6531
- Liu H, Wang X, Zhang H, Yang Y, Ge X, Song F (2008). A rice serine carboxypeptidase-like gene *OsBISCP1* is involved in regulation of defense responses against biotic and oxidative stress. *Gene*, 420 (1): 57~65
- Mahoney JA, Ntolosi B, DaSilva RP, Gordon S, McKnight AJ (2001). Cloning and characterization of CPVL, a novel serine carboxypeptidase, from human macrophages. *Genomics*, 72 (3): 243~251
- Morita H, Tomita S, Maeda H, Okamoto A, Yamagata Y, Kusumoto K, Amano H, Ishida H, Takeuchi M (2012). Serine-type carboxypeptidase KexA of *Aspergillus oryzae* has broader substrate specificity than *Saccharomyces cerevisiae* Kex1 and is required for normal hyphal growth and conidiation. *Appl Environ Microbiol*, 78 (22): 8154~8157
- Mugford ST, Milkowski C (2012). Serine carboxypeptidase-like acyltransferases from plants. *Methods Enzymol*, 516: 279~297
- Mugford ST, Osbourn A (2009). Evolution of serine carboxypeptidase-like acyltransferases in the monocots. *Plant Signal Behav*, 5 (2): 193~195
- Mugford ST, Qi X, Bakht S, Hill L, Wegel E, Hughes RK, Papadopoulou K, Melton R, Philo M, Sainsbury F et al (2009). A serine carboxypeptidase-like acyltransferase is required for synthesis of antimicrobial compounds and disease resistance in oats. *Plant Cell*, 21 (8): 2473~2484
- Schaller A (2004). A cut above the rest: the regulatory function of plant proteases. *Planta*, 220 (2): 183~197
- Seifert GJ, Blaukopf C (2010). Irritable walls: the plant extracellular matrix and signaling. *Plant Physiol*, 153 (2): 467~478
- Shen Y, Jiang Z, Yao X, Zhang Z, Lin H, Zhao M, Liu H, Peng H, Li S, Pan G (2012). Genome expression profile analysis of the immature maize embryo during dedifferentiation. *PLoS One*, 7 (3): e32237
- Sørensen SB, Svendsen I, Breddam K (1989). Primary structure of carboxypeptidase III from malted barley. *Carlsberg Res Commun*, 54 (5): 193~202
- Stehle F, Brandt W, Milkowski C, Strack D (2006). Structure determinants and substrate recognition of serine carboxypeptidase-like acyltransferases from plant secondary metabolism. *FEBS Lett*, 580 (27): 6366~6374
- Stehle F, Stubbs MT, Strack D, Milkowski C (2008). Heterologous expression of a serine carboxypeptidase-like acyltransferase and characterization of the kinetic mechanism. *FEBS J*, 275 (4): 775~787
- Washio K, Ishikawa K (1994). Organ-specific and hormone-dependent expression of genes for serine carboxypeptidases during development and following germination of rice grains. *Plant Physiol*, 105 (4): 1275~1280
- Weier D, Mittasch J, Strack D, Milkowski C (2008). The genes *BnSCT1* and *BnSCT2* from *Brassica napus* encoding the final enzyme of sinapine biosynthesis: molecular characterization and suppression. *Planta*, 227 (2): 375~385
- Wen J, Li J, Walker JC (2012). Overexpression of a serine carboxypeptidase increases carpel number and seed production in *Arabidopsis thaliana*. *Food Energy Secur*, 1 (1): 61~69
- Wolf AE, Dietz KJ, Schröder P (1996). Degradation of glutathione S-conjugates by a carboxypeptidase in the plant vacuole. *FEBS Lett*, 384 (1): 31~34
- Zhou A, Li J (2005). *Arabidopsis* BRS1 is a secreted and active serine carboxypeptidase. *J Biol Chem*, 280 (42): 35554~35561