

综述 Reviews

植物富含脯氨酸蛋白的研究进展

韩青, 陈瑞, 杨野, 崔秀明, 葛锋, 刘迪秋*

昆明理工大学生命科学与技术学院, 昆明650500

摘要: 植物富含脯氨酸蛋白(proline-rich proteins, PRPs)是一类富含脯氨酸和羟脯氨酸的蛋白质, 主要定位于细胞壁中。PRPs基因具有明显的组织表达特异性, 并受发育阶段和多种外界因素的诱导, 在植物细胞的生长发育以及防卫反应中起重要作用。文章综述了近年来国内外对植物富含脯氨酸蛋白及其基因的研究进展, 系统地介绍了PRPs的结构特点、分类、亚细胞定位、PRPs基因表达特性及功能, 旨在为今后的相关研究提供参考。

关键词: 植物; 富含脯氨酸蛋白; 基因表达; 亚细胞定位; 功能

Progress on Plant Proline-Rich Protein

HAN Qing, CHEN Rui, YANG Ye, CUI Xiu-Ming, GE Feng, LIU Di-Qiu*

Faculty of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, China

Abstract: The plant proline-rich proteins (PRPs) belong to a class of proline and hydroxyproline-rich proteins, mainly localized in the cell wall. PRPs exist in many plants with important biological functions, and the gene expression of PRPs is tissue-specific and induced by developmental stages and various external factors. This review gave a summary of domestic and overseas research progress of PRPs in the recent years, including the structure, classification, subcellular localization, expression patterns, and functions of PRPs, so as to offer a reference for the further studies.

Key words: plant; proline-rich proteins; gene expression; subcellular localization; function

植物富含脯氨酸蛋白(proline-rich proteins, PRPs)是一类富含脯氨酸和羟脯氨酸的蛋白质, 在植物中分布广泛。1985年Chen等人首次在胡萝卜(*Daucus carota*)贮藏根中分离了一个33 kDa的富含脯氨酸蛋白, 被认为是外界伤害的诱导产物(Chen和Varner 1985)。而后的30年里, 人们发现这类蛋白质在双子叶植物如大豆(*Glycine max*) (Hong等1990)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*) (Györgyey等1997)和棉花(*Gossypium hirsutum*) (Huang等2011)及单子叶植物如小麦(*Triticum aestivum*) (Raines等1991)和玉米(*Zea mays*) (Vignols等1999)等植物中广泛存在。这类蛋白质最普遍的特点就是脯氨酸(Pro)残基含量高, 至少有2个连续的Pro排列在氨基酸链中。

PRPs具有发育调节和器官特异性表达特性(Fowler等1999; Menke等2000; Bernhardt和Tierney 2000), 其表达受激素、低温、干旱、伤害及盐胁迫等影响, 而且真菌诱导物及机械损伤可以引起细胞外PRPs分子间快速氧化交联, 并与木质素和

糖类等物质交联形成保护层(Bradley等1992; Brisson等1994)。因而PRPs在维持细胞结构以及细胞的防卫反应中起作用。本文主要介绍PRPs结构特征、分类、表达特性和亚细胞定位及功能。

1 PRPs的结构特征及分类

大部分的PRPs基因中内含子较少或者没有内含子。PRPs的分子量一般由122~761 aa组成, 具有重复的Pro-Pro-X-Y-Lys五肽序列, X、Y代表缬氨酸、酪氨酸、组氨酸或谷氨酸(Hong等1987, 1990; Datta等1989; Wilson等1994)。这个五肽重复序列的第二个脯氨酸常常被羟基化, 形成羟脯氨酸, 形成一个Pro-Hyp-X-Y-Lys的五肽重复结构(Lindstrom和Vodkin 1991)。此外, 也存在一些六肽的重复序列, 如Pro-Hyp-Hyp-Val-Tyr-Lys和Pro-Pro-

收稿 2015-02-27 修定 2015-06-18

资助 国家自然科学基金(81360617)。

* 通讯作者(E-mail: diqiuliu@126.com; Tel: 0871-65920621)。

Hyp-Val-Val-Lys, 六肽重复序列的第二、三位脯氨酸残基常常被羟基化(武彦枫 2009)。

根据脯氨酸的排列方式将PRPs分成三类: (1) 整个蛋白质富含Pro的重复序列, 且不含Cys; (2) Hybrid PRPs (HyPRPs), 这类PRPs包含一个富含Pro的重复区域和一个没有Pro且富含Cys的重复区域; (3) 不具有富含Pro重复序列、只含有小的Pro基序(Josè和Puigdomènech 1993)。此外, 根据N端信号肽的有无及结构域的差异也可以对植物PRPs进行分类(图1): (I) 具有2个结构域的PRPs: 含有N端信号肽和富含Pro重复区域; (II) 具有3个结构域的PRPs: 含有N端信号肽、富含Pro重复区域和C端富含半胱氨酸区; (III) N端不具有信号肽、C端含有若干个类似的PPVYK重复序列的PRPs(贾毛毛 2014)。其中的II类PRPs根据半胱氨酸的数量及其特异分布, 又可分为两个亚类, C端有4个或6个半胱氨酸残基以一种固定的模式存在(...C...C...C...C...C...C...C...), 或有8个特定排列的半胱氨酸(...C...C...CC...CXC...C...C...) (Josè-Estanyol和Puigdomènech 2000)。

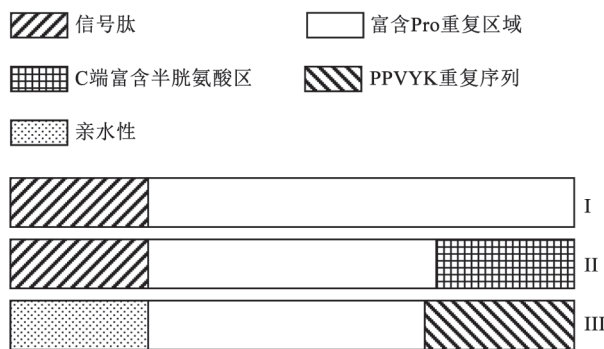


图1 三种类型的PRPs结构示意图

Fig.1 The structural diagram of three types of PRPs
根据N端信号肽的有无及结构域的差异将植物PRPs分为三类(I类、II类和III类)。

2 PRPs基因的表达特性

PRPs的表达主要受植物的生长发育调节, 并具有组织器官特异性。此外, PRPs基因的表达也受一些信号分子、非生物胁迫及病原菌等的诱导。

2.1 发育阶段和组织特异性表达

PRPs基因的表达具有明显的组织特异性和发育阶段特异性。从大豆中分离出3个编码PRPs的

基因, 虽然三者核苷酸和氨基酸序列上高度相似, 但它们具有明显的表达差异。*SbPRP1*在成熟种子种皮和下胚轴表皮中大量表达; *SbPRP2*在种子外种皮内层细胞和下胚轴维管束皮层中优势表达; *SbPRP3*在子叶和叶片表皮细胞、下胚轴伸长区内皮层中表达(Wyatt等1992)。实时荧光定量PCR分析表明, *GmPRP*基因的表达量在大豆的根和叶中最高, 在茎和胚中其次, 在花中最低(翟莹等2011)。*GmPRP2*基因的启动子*GmPRP2p-1062*在大豆的毛状根和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的根中优先表达(Chen等2014b)。拟南芥*AtPRP1*和*AtPRP3*在根部表达, *AtPRP2*和*AtPRP4*主要在茎、叶片、花和角果等地上器官表达, 此外, 在根的次生长期, 托叶中也能检测到*AtPRP4*的转录产物(Fowler等1999)。*OsPRP3*转录本主要在水稻(*Oryza sativa*)的花中表达, 并且在花发育晚期富集(Gothandam等2010)。棉花*HyPRPs*基因优先在叶片中表达(Huang等2011); 棉花*GhPRP5*基因的启动子特异地在拟南芥和烟草(*Nicotiana tabacum*)表皮毛细胞中表达(许文亮等2012)。即使在近缘物种之间, PRPs基因的表达也有很大差异。番茄(*Solanum lycopersicum*) *TPRP-F1*基因在成熟果实中特异性表达; 而在土豆(*Solanum tuberosum*)果实中检测不到*StPRP*基因的转录本, 但*StPRP*在根中高水平表达(Fischer等2002)。油菜(*Brassica napus*) *SAC51*仅在角果开裂区特异表达(Coupe等1993)。菜豆(*Phaseolus vulgaris*) *PVR5*在根顶端大量表达, 离顶端越远, 表达量越少(Choi等1996)。*NtProRPI*基因在烟草的花粉粒、花粉管和受精卵中优势表达(Chen等2014a)。

2.2 对信号分子以及逆境胁迫的响应

PRPs基因能够对一些信号分子作出响应。Northern印迹分析表明, 与对照相比, ABA处理12 h的木豆(*Cajanus cajan*)中*CcHyPRP*转录水平增加(Priyanka等2010)。*GmPRP*基因受信号分子SA (salicylic acid)、ETH (ethylene)、ABA (abscisic acid)、MeJA (methyl jasmonate)的诱导表达上调(翟莹等2011)。将分离的*GmPRP2*启动子*GmPRP2p-1062*与*GUS*报告基因融合后导入烟草中, IAA (indole-3-acetic acid)和JM (jasmonic acid methyl ester)处理可以增强转基因烟草中的GUS活性,

而SA、ABA和GA (gibberellic acid)处理降低了GUS活性(Chen等2014b)。

一些研究表明, *PRPs*基因还能应答多种生物和非生物胁迫。棉花*GhHyPRP4*基因在冷胁迫时表达明显增高(Huang等2011)。PEG、NaCl、高温和低温处理均增加了*CcHyPRP*基因的表达量(Priyanka等2010)。低温诱导油菜*BnPRP*的表达, 而高温、干旱和伤害不影响表达(Goodwin等1996)。在拟南芥18个*PRPs*基因中, 线虫感染诱导*PRP4*、*PRP11*和*PRP16*的表达上调, 假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)侵染诱导*PRP9*和*PRP10*的表达(Showalter等2010)。这些结果表明, *PRPs*在植物应对生物和非生物胁迫的防卫反应中可能起重要作用。

3 *PRPs*的亚细胞定位

运用融合报告基因定位法对拟南芥中*HyPRP*基因进行亚细胞定位研究, 构建*HyPRP*与*eGFP*融合载体转化拟南芥, 在激光共聚焦显微镜下观察发现, 该蛋白定位在拟南芥根细胞的外周; 为了进一步确定*HyPRP*是定位在细胞壁还是细胞膜上, 将根细胞的细胞壁与原生质体分离, 利用*HyPRP*的抗体检测发现, 去除细胞壁的原生质体只能检测到少量的*HyPRP*, 可见该*HyPRP*主要定位在细胞壁上, 但与细胞膜也有一些相互作用(Zhang和Schläppi 2007)。激光共聚焦显微观察发现, *AtEL-HYPRP2-GFP*融合蛋白产生的绿色荧光与碘化丙啶染色后产生的红色荧光能够重合, 表明*AtEL-HYPRP2*蛋白定位于细胞壁上(柴秋霞等2014)。对棉花*GhHyPRP3*基因进行亚细胞定位分析, 结果显示*GhHyPRP3*蛋白主要定位在质膜上(Qin等2013)。Boron等人通过共定位分析发现, *AtPR-PL1-GFP*定位在内质网, 或存在于内质网周围的囊泡或附着在内质网上的囊泡中(Boron等2014)。

4 *PRPs*的功能

对于*PRPs*基因的功能主要是通过*PRPs*的表达调控信息(包括组织表达特异性、发育阶段特异性和受外界因素的影响)、蛋白结构信息、细胞定位信息以及反向遗传学研究得出的。一般认为, *PRPs*在细胞发育过程中维持细胞结构的稳定及响应逆境胁迫中起作用。

4.1 维持细胞结构的稳定性

植物细胞壁是主要由多糖和蛋白质组成的高

度复杂和动态的网状结构, 决定细胞的大小和形状, 在植物的生长和发育中起着非常重要的作用。蛋白质占细胞壁干重的10%左右, 细胞壁蛋白主要由结构蛋白和酶蛋白组成。根据蛋白质的氨基酸组成和含糖量的不同可把细胞壁结构蛋白分为5类: 富含脯氨酸蛋白(*PRPs*)、富含羟脯氨酸糖蛋白(hydroxyprolin-rich glycoproteins, HRGPs)、富含甘氨酸蛋白(glycine-rich proteins, GRPs)、茄科凝集素(Solanaceous lectins)和阿拉伯半乳糖蛋白(arabinogalactan proteins, AGPs)。

与细胞壁中富含羟脯氨酸和甘氨酸的糖蛋白类似, 一般认为*PRPs*在维持细胞结构方面具有重要作用, 尤其在维持细胞稳定的渗透压方面(Ingram和Bartels 1996)。Gothandam等(2010)将超表达*OsPRP3*的转基因水稻和野生型水稻进行冷胁迫后, 显微镜下可以观察到野生型植株叶肉细胞的细胞壁出现了溶质渗漏、细胞溶解现象, 而转基因植株的细胞壁则完好无损。可见*OsPRP3*的超表达提高了转基因植株细胞壁的完整性, 从而提高耐寒性。Chen等(2014a)也认为*PRPs*蛋白有类伸展结构域, 在花粉管生长和早期胚胎发育期间的渗透压反应中起着至关重要的作用。*HyPRP*基因在烟草BY-2细胞系中超表达可以促进细胞伸长, 增加细胞壁分离能力, 推测该基因可能在减少细胞渗透压中起作用(Dvořáková等2012)。

4.2 参与植物对逆境胁迫的防卫反应

在植物的生长过程中, 不可避免的会遭受一些生物及非生物胁迫的影响。为了维持生存和繁殖后代, 植物进化出了许多机制来适应各种各样的生物和非生物胁迫。植物对生物和非生物胁迫应答特征主要表现为生理和形态的变化(Bohnert等1995)。研究发现, 许多*PRPs*都参与植物应对生物及非生物胁迫的防卫反应过程。

4.2.1 对非生物胁迫的应答

非生物胁迫主要包括盐碱、干旱、洪涝和极端温度等, 它们严重危害了农业生产, 是引起全球粮食作物减产的主要原因。非生物胁迫通过诱导植物细胞失水, 破坏水分平衡状态, 从而引起蛋白质等大分子变性和植物细胞内膜结构的损伤, 进而改变植物的生长和发育, 直接或间接影响个体植株的生理状态。

当拟南芥中编码HyPRP的*EARLII*基因被敲除后,与野生型相比,其细胞在冷胁迫下更易受到破坏(Zhang和Schläppi 2007)。在拟南芥中表达木豆*CcHyPRP*基因提高了转基因拟南芥对干旱、高盐和高热的抵抗能力(Priyanka等2010)。与野生型相比,*OsPRP3*超表达植株的耐冷性显著增强,这要归功于冷处理过程中*OsPRP3*蛋白的积累(Gothandam等2010)。*SICKLE (SIC)*是拟南芥中一个编码PRP蛋白的基因,敲除*SIC*基因的突变植株与正常拟南芥相比对冷和盐胁迫更加敏感(Zhan等2012)。在酵母(*Schizosaccharomyces pombe*)中超表达棉花的*GhHyPRP4*基因,显著提高了-20 °C处理60 h后酵母细胞的存活率(Huang等2011)。

4.2.2 对生物胁迫的应答

生物胁迫主要是由病毒、细菌、真菌和昆虫等有机体引起,植物通过复杂的防御机制来应答生物胁迫。植物细胞壁是阻止病原体侵入的第一道屏障。植物在受到病原体胁迫时,细胞壁的结构和组分变化是一种早期的防御反应(兰世超和姜山2013)。*PvSRI*编码富含脯氨酸结构蛋白,在正常生长的菜豆幼苗叶片中表达量很低,人工接种AMV (alfalfa mosaic virus)病毒可激活*PvSRI*基因的表达,*PRP1*的大量表达可能有助于细胞壁的加固和损伤的修复,阻止病毒的进一步侵入和扩展(柴团耀和张玉秀1999)。研究表明,沉积和交联在珍珠粟(*Pennisetum glaucum*)植物细胞壁的PRPs对植物病原菌*Sclerospora graminicola*有抵抗屏障作用(Deepak等2007)。

拟南芥*EARLII*基因具有抗真菌的功能。Northern印迹杂交结果显示,灰霉菌(*Botrytis cinerea*)接种处理可以诱导拟南芥*EARLII*基因大量表达。使用台酚蓝染色观察真菌侵染状况,发现灰霉菌对敲除*EARLII*基因突变体植株叶片的侵染程度最为严重,其次是野生型个体,过表达植株叶片被侵染的程度最轻;与转空载体酵母相比,转*EARLII*基因酵母在半乳糖诱导后,生长速度明显下降,因酵母本身也是一种真菌,进一步说明*EARLII*基因具有抗真菌功能(徐丹2010)。平板抑菌实验表明,重组*EARLII*蛋白明显抑制了尖孢镰刀菌(*Fusarium oxysporum*)、灰葡萄孢分生孢子的萌发和菌丝生长(Li等2012)。

此外,徐丹等(2010)通过表型及扫描电镜观察还发现,敲除编码HyPRP的*EARLII*基因突变体叶片更易被昆虫啃食,说明*EARLII*基因还可能具有抗虫功能。

4.2.3 其他功能

PRPs还涉及很多生理过程,如种子萌发、早期结瘤、豆荚形成等。Northern blotting分析结果显示棉花*GhHyPRP3*的mRNA在花瓣和开花后10 d胚珠中大量积累,暗示*GhHyPRP3*基因可能参与花和胚珠发育(Qin等2013)。

5 展望

随着分子生物学的快速发展,已从多种植物中克隆出多个PRP基因,并对PRPs的结构特点、表达特性和亚细胞定位等进行了分析。多数PRPs基因的表达具有明显的组织特异性并受发育阶段和外界因素的诱导,且在植物的生长发育以及应对生物和非生物胁迫的防卫反应中具有重要作用。

虽然PRPs参与多种植物的生理过程,但是对于它们在植物体内如何参与上述过程的分子机制并不清楚,例如它们在细胞中的互作蛋白及调控途径。除了通过生物信息学、亚细胞定位和时空表达谱初步分析PRPs基因的结构、表达特性和功能外,还可从以下3个方面对植物PRPs基因的功能及其分子机理进行深入的研究:(1)采用酵母单杂交和凝胶阻滞实验筛选并验证调控PRPs基因表达的转录因子;(2)利用酵母双杂交技术分离与PRPs相互作用的蛋白质;(3)选择背景清晰的模式植物(如拟南芥和水稻),在个体水平上进行PRPs基因的敲除或过表达,即采用反向遗传学方法深入认识植物PRPs基因的功能。

参考文献

- 柴秋霞,李本昌,徐子勤(2014). 利用转基因烟草确定AtELHYPRP2蛋白对赤霉菌的抗性及其亚细胞定位特征. 生物工程学报, 30 (3): 472-484
- 柴团耀,张玉秀(1999). 菜豆富含脯氨酸蛋白质基因在生物和非生物胁迫下的表达. 植物学报, 41 (1): 111-113
- 贾毛毛(2014). 拟南芥*PtrPRP*抗寒功能分析[学位论文]. 武汉:华中农业大学
- 兰世超,姜山(2013). 病原体胁迫下植物细胞壁的变化. 贵州科学, 31 (3): 17-24
- 武彦枫(2009). 两个棉花*GhPRP*基因的表达及转基因研究[学位论文]. 武汉:华中师范大学
- 徐丹(2010). 拟南芥*EARLII*基因在生物和非生物胁迫中的抗性功

- 能[学位论文]. 西安: 西北大学
- 许文亮, 张德静, 秦丽霞, 黄耿青, 武彦枫, 李娟, 李龙, 李学宝 (2012). *GhPRP5*基因在棉花纤维伸长过程中的负调控作用. 中国棉花学会2012年年会暨第八次代表大会论文汇编
- 翟莹, 雷婷婷, 闫帆, 黄开猛, 李晓薇, 张庆林, 张海军, 苏连泰, 孙昕, 王英等(2011). 大豆逆境诱导基因*GmPRP*的克隆与表达. 作物学报, 37 (12): 2152~2157
- Bernhardt C, Tierney ML (2000). Expression of AtPRP3, a proline-rich structural cell wall protein from *Arabidopsis*, is regulated by cell-type-specific developmental pathways involved in root hair formation. *Plant Physiol*, 122: 705~714
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RG (1995). Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell*, 7: 1099~1111
- Boron AK, Van Orden J, Markakis MN, Mouille G, Adriaensen D, Verbelen JP, Höfte H, Vissenberg K (2014). Proline-rich protein-like PRPL1 controls elongation of root hairs in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 65 (18): 5485~5495
- Bradley DJ, Kjellbom P, Lamb CJ (1992). Elicitor- and wound-induced oxidative cross-linking of a proline-rich plant cell wall protein: a novel, rapid defense response. *Cell*, 70: 21~30
- Brisson LF, Tenhaken R, Lamb C (1994). Function of oxidative cross-linking of cell wall structural proteins in plant disease resistance. *Plant Cell*, 6: 1703~1712
- Chen J, Varner JE (1985). Isolation and characterization of cDNA clones for carrot extensin and a proline-rich 33-kDa protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 82: 4399~4403
- Chen J, Zhao J, Ning J, Liu Y, Xu J, Tian S, Zhang L, Sun MX (2014a). NtProRP1, a novel proline-rich protein, is an osmotic stress-responsive factor and specifically functions in pollen tube growth and early embryogenesis in *Nicotiana tabacum*. *Plant Cell Environ*, 37: 499~511
- Chen L, Jiang B, Wu C, Sun S, Hou W, Han T (2014b). *GmPRP2* promoter drives root-preferential expression in transgenic *Arabidopsis* and soybean hairy roots. *BMC Plant Biol*, 14: 245
- Choi DW, Song JY, Kwon YM, Kim SG (1996). Characterization of a cDNA encoding a proline-rich 14 kDa protein in developing cortical cells of the roots of bean (*Phaseolus vulgaris*) seedlings. *Plant Mol Biol*, 30: 973~982
- Coupe SA, Taylor JE, Isaac PG, Roberts JA (1993). Identification and characterization of a proline-rich mRNA that accumulates during pod development in oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Plant Mol Biol*, 23: 1223~1232
- Datta K, Schmidt A, Marcus A (1989). Characterization of two soybean repetitive proline-rich proteins and a cognate cDNA from germinated axes. *Plant Cell*, 1: 945~952
- Deepak S, Shailasree S, Sujeeth N, Kini RK, Shetty SH, Mithöfer A (2007). Purification and characterization of proline/hydroxyproline-rich glycoprotein from pearl millet coleoptiles infected with downy mildew pathogen *Sclerospora graminicola*. *Phytochemistry*, 68: 298~305
- Dvořáková L, Srba M, Opatrný Z, Fischer L (2012). Hybrid proline-rich proteins: novel players in plant cell elongation? *Ann Bot*, 109: 453~462
- Fischer L, Lovas Á, Opatrný Z, Bánfalvi Z (2002). Structure and expression of a hybrid proline-rich protein gene in the solanaceous species, *Solanum brevidens*, *Solanum tuberosum*, and *Lycopersicon esculentum*. *J Plant Physiol*, 159: 1271~1275
- Fowler TJ, Bernhardt C, Tierney ML (1999). Characterization and expression of four proline-rich cell wall protein genes in *Arabidopsis* encoding two distinct subsets of multiple domain proteins. *Plant Physiol*, 121: 1081~1091
- Goodwin W, Pallas JA, Jenkins GI (1996). Transcripts of a gene encoding a putative cell wall-plasma membrane linker protein are specifically cold-induced in *Brassica napus*. *Plant Mol Biol*, 31: 771~781
- Gothandam KM, Nalini E, Karthikeyan S, Shin JS (2010). OsPRP3, a flower specific proline-rich protein of rice, determines extracellular matrix structure of floral organs and its overexpression confers cold-tolerance. *Plant Mol Biol*, 72: 125~135
- Györgyey J, Németh K, Magyar Z, Kelemen Z, Alliotte T, Inzé D, Dudits D (1997). Expression of a novel-type small proline-rich protein gene of alfalfa is induced by 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid in dedifferentiated callus cells. *Plant Mol Biol*, 34: 593~602
- Hong JC, Nagao RT, Key JL (1987). Characterization and sequence analysis of a developmentally regulated putative cell wall protein gene isolated from soybean. *J Biol Chem*, 262 (17): 8367~8376
- Hong JC, Nagao RT, Key JL (1990). Characterization of a proline-rich cell wall protein gene family of soybean. A comparative analysis. *J Biol Chem*, 265 (5): 2470~2475
- Huang G, Gong S, Xu W, Li P, Zhang D, Qin L, Li W, Li, X (2011). *GhHyPRP4*, a cotton gene encoding putative hybrid proline-rich protein, is preferentially expressed in leaves and involved in plant response to cold stress. *Acta Bioch Bioph Sin*, 43: 519~527
- Ingram J, Bartels D (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 47: 377~403
- Josè M, Puigdomènech P (1993). Structure and expression of genes coding for structural proteins of the plant cell wall. *New Phytol*, 125: 259~282
- Josè-Estanyol M, Puigdomènech P (2000). Plant cell wall glycoproteins and their genes. *Plant Physiol Biochem*, 38: 97~108
- Li L, Zhang C, Xu D, Schläppi M, Xu ZQ (2012). Expression of recombinant EARLII, a hybrid proline-rich protein of *Arabidopsis*, in *Escherichia coli* and its inhibition effect to the growth of fungal pathogens and *Saccharomyces cerevisiae*. *Gene*, 506: 50~61
- Lindstrom JT, Vodkin LO (1991). A soybean cell wall protein is affected by seed color genotype. *Plant Cell*, 3: 561~571
- Menke U, Renault N, Mueller-Roerber B (2000). *StGCPRP*, a potato gene strongly expressed in stomatal guard cells, defines a novel type of repetitive proline-rich proteins. *Plant Physiol*, 122: 677~686
- Priyanka B, Sekhar K, Reddy VD, Rao KV (2010). Expression of pigeonpea hybrid-proline-rich protein encoding gene (*CcHyPRP*) in yeast and *Arabidopsis* affords multiple abiotic stress tolerance. *Plant Biotechnol J*, 8: 76~87
- Qin LX, Zhang DJ, Huang GQ, Li L, Li J, Gong SY, Li XB, Xu WL (2013). Cotton *GhHyPRP3* encoding a hybrid proline-rich protein is stress inducible and its overexpression in *Arabidopsis*

- enhances germination under cold temperature and high salinity stress conditions. *Acta Physiol Plant*, 35: 1531~1542
- Raines CA, Lloyd JC, Chao S, John UP, Murphy GJ (1991). A novel proline-rich protein from wheat. *Plant Mol Biol*, 16: 663~670
- Showalter AM, Keppler BD, Lichtenberg J, Gu D, Welch LR (2010). A bioinformatics approach to the identification, classification, and analysis of hydroxyproline-rich glycoproteins. *Plant Physiol*, 485~513
- Vignols F, José-Estanyol M, Caparrós-Ruiz D, Rigau J, Puigdomènech P (1999). Involvement of a maize proline-rich protein in secondary cell wall formation as deduced from its specific mRNA localization. *Plant Mol Biol*, 39: 945~952
- Wilson RC, Long F, Maruoka EM, Cooper JB (1994). A new proline-rich early nodulin from *Medicago truncatula* is highly expressed in nodule meristematic cells. *Plant Cell*, 6: 1265~1275
- Wyatt RE, Nagao RT, Key JL (1992). Patterns of soybean proline-rich protein gene expression. *Plant Cell*, 4: 99~110
- Zhan X, Wang B, Li H, Liu R, Kalia RK, Zhu JK, Chinnusamy V (2012). *Arabidopsis* proline-rich protein important for development and abiotic stress tolerance is involved in microRNA biogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (44): 18198~18203
- Zhang Y, Schläppi M (2007). Cold responsive EARLII type HyPRPs improve freezing survival of yeast cells and form higher order complexes in plants. *Planta*, 227: 233~243