

## 植物病程相关蛋白PR-10的研究进展

杨涛, 王艳\*

新疆大学生命科学与技术学院, 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐830046

**摘要:** PR-10蛋白是植物在受到各种生物和非生物胁迫后产生的一类病程相关蛋白, 在植物生长发育阶段和应激外界逆境环境时发挥重要作用。本文通过对近年来PR-10研究结果进行概括及总结, 对PR-10蛋白家族的序列和结构特征、系统发生、表达调控及生物学功能进行了综述, 并提出了PR-10蛋白研究中存在的问题及对未来研究的展望。

**关键词:** PR-10; 系统发生; 表达调控; 生物学功能

营固着生活的植物可通过体内复杂的信号转导应对各种生物和非生物胁迫以适应外界环境的变化(Fujita等2006)。其中, 植物对非生物胁迫的适应主要受ABA-依赖和ABA-非依赖的两种信号转导途径调控, 而植物激素水杨酸(salicylic acid, SA)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)和乙烯(ethylene, ET)在抵御生物胁迫中发挥重要功能, 同时这些激素间往往形成一个具有协同和拮抗作用的交叉通路网络, 最终诱导并激活一系列防御相关基因的表达(Agarwal和Agarwal 2014)。病程相关蛋白(pathogenesis-related proteins, PRP或PRs)是指植物在病理或病理相关环境下诱导产生的一类蛋白(Lcvan和Eavan 1999)。病原体的感染、非生物胁迫及相关信号分子、过敏反应(hypersensitive response, HR)以及系统获得性抗性(systemic acquired resistance, SAR)均可激发PR蛋白的积累(Liu和Ekramoddoullah 2006), 因而该蛋白的产生和累积在植物抵御生物和非生物胁迫时发挥着重要作用(温韵洁等2008)。自1970年首次在烟草花叶病毒侵染的烟草叶片中发现PR蛋白至今(Van Loon和Van Kammen 1970), PR蛋白得到了广泛研究并取得了一定成果。根据其结构特征、亲缘关系和生物活性, PR蛋白主要分为17个家族, 它们广泛地存在于开花植物中, 是植物防卫系统的重要组成部分(Liu和Ekramoddoullah 2006)。PR蛋白家族具有广泛且重要的生物学功能, 如PR-2的 $\beta$ -1,3-葡聚糖酶活性、PR-6的蛋白酶抑制剂活性、PR-9的过氧化物酶活性、PR-10的核酸酶活性和PR-15的草酸氧化酶活性等(Agarwal和Agarwal 2014)。

PR-10是一类研究报道日渐增多、结构保守且发挥多种功能的蛋白质, 其种类、理化性质及生物学功能等方面的研究十分活跃, 尤其是它们

与植物抗逆性的关系引起了人们的广泛关注。1988年Somssich等(1988)最先在欧芹中分离鉴定了PR-10基因之后, 之后PR-10蛋白家族其它成员相继被发现。它们广泛地存在于不同单、双子叶植物中(Liu和Ekramoddoullah 2006), 主要参与植物病原体入侵的防御反应, 同时在植物的正常发育过程以及非生物胁迫抗性中均发挥举足轻重的作用。本文就PR-10蛋白的序列及结构特点、系统发育、表达调控模式及生物学功能等方面进行综述。

### 1 PR-10的序列和结构特点

对已报道部分PR-10基因序列和氨基酸结构分析(表1)显示, 大多数PR-10是一类典型的小分子量、呈酸性、无信号肽且与核酸酶同源的胞内蛋白(Liu和Ekramoddoullah 2006)。其开放阅读框一般由两个外显子和一个内含子组成, 长度为456~489 bp, 编码多肽氨基酸为151~162个, 分子量大小为15~18 kDa, pI的范围通常在4.75~6.65之间(Hoffmann-Sommergruber等1997)。绝大多数PR-10具内含子, 但已报道的苹果、丹参和大豆的PR-10均无内含子序列(Gao等2005; 生华等2011; Xu等2014)。根据其氨基酸序列的相似性、亚细胞定位以及蛋白质功能预测, 它们被分为不同的两个类型: 具有核糖核酸酶同源性胞内病程相关蛋白(intracellular pathogenesis-related proteins, IPR)和乌药碱合酶(norcoclaurine synthases, NCS) (Liu和Ekramoddoullah 2006)。NCS类PR-10蛋白与IPR类PR-10蛋白间仅有28%~38%的同源性。NCS类PR-10蛋白的开放

收稿 2017-07-03 修定 2017-11-12

资助 国家青年自然科学基金(31400729)。

\* 通讯作者(E-mail: wangyanxju@126.com)。

表1 不同植物的PR-10序列和结构特点

Table 1 Sequence and structural properties of PR-10 protein family

物种	基因名	开放阅读框/bp	等电点	内含子	信号肽	保守序列	功能活性	参考文献
欧洲白桦 ( <i>Betula pendula</i> )	<i>BpPR10</i>	452	—	有	有	Bet v 1, P-Loop	RNase活性	Utriainen等1998; Schenk等2009
辣椒 ( <i>Capsicum annuum</i> )	<i>CaPR10</i>	477	5.20	有	—	Bet v 1, P-Loop	抗菌活性, RNase活性	Park等2004; Arcosortega等2010
大豆 ( <i>Glycine max</i> )	<i>GmPR10</i>	474	5.22	无	无	P-Loop	RNase活性	Xu等2014
人参 ( <i>Panax ginseng</i> )	<i>PgPR10</i>	465	—	有	—	P-Loop	RNase活性	Lee等2012; Pulla等2010
麻风树 ( <i>Jatropha curcas</i> )	<i>JcPR10</i>	483	—	有	—	P-Loop	抗真菌活性, RNase活性, DNase活性	Agarwal等2013
核桃 ( <i>Juglans sigillata</i> )	<i>JsPR10</i>	483	5.51	有	无	P-Loop	抗菌活性	何华等2014
苹果 ( <i>Malus domestica</i> )	<i>MdPR10</i>	465~489	5.51~6.2	亚型I-III含内 含子, 亚型IV 无内含子	无	Bet v 1, P-Loop	RNase活性	Gao等2005; Velasc等2010
紫苜蓿 ( <i>Medicago sativa</i> )	<i>MsPR10</i>	471	5.09	有	—	—	增强非生物 胁迫耐受性	Bahramnejad等2010; Zhang等2011
水稻 ( <i>Oryza sativa</i> )	<i>RPR10</i>	474	—	有	—	—	抗病原菌感染	Mcgee等2001
罂粟 ( <i>Papaver somniferum</i> )	<i>PsNCSI</i>	696	4.96	有	有	Bet v 1, P-Loop	催化合成苯基异 喹啉类生物碱	Liscombe等2005; Lee和Facchini 2010
山白松 ( <i>Pinus monticola</i> )	<i>PmPR10</i>	—	5.74	有	—	Bet v 1, P-Loop	RNase活性	Liu等2013
丹参 ( <i>Salvia miltiorrhiza</i> )	<i>SmPR10</i>	477	5.3	无	无	Bet v 1, P-Loop	响应植物防御	Zhao等2015
黄唐松草 ( <i>Thalictrum flavum</i> )	<i>TfNCS</i>	630	—	—	有	Bet v 1, P-Loop	催化合成苯基异 喹啉类生物碱	Samanani等2004
葡萄 ( <i>Vitis pseudoreticulata</i> )	<i>VpPR10</i>	477	6.22	有	无	P-Loop	DNase活性	He等2013
葡萄 ( <i>Vitis vinifera</i> )	<i>VvPR10</i>	456~489	—	有	—	Bet v 1, P-Loop	抗菌活性	Lebel等2010
小麦 ( <i>Triticum aestivum</i> )	<i>TaPR10</i>	483	5.19	有	无	Bet v 1	抗条锈病防御 反应	张岗等2010
西部白松 ( <i>Pinus monticola</i> )	<i>WpPR10</i>	486	5.5	有	—	P-Loop	抗真菌感染和 冷胁迫	Abul 2004
玉米 ( <i>Zea mays</i> )	<i>ZmPR10</i>	483	5.36	有	—	Bet v 1, P-Loop	RNase活性	Xie等2010; Niloofer等2017

“—”为文献中未涉及。

阅读框比IPR类PR-10长, 由633~696 bp所编码, 分子量基本在23~26 kDa之间, 其中N端或C端序列较相应的IPR类PR-10蛋白长, 推测这些序列可能是NCS类蛋白的信号序列(Samanani等2004; Liscombe等2005; Lee和Facchini 2010)。

PR-10蛋白通常具有一个P-Loop (GxGGx-

GxxK)保守结构域, 此保守结构区域与核酸酶活性密切相关, 而马铃薯PR-10蛋白的此保守结构缩短为仅包含GXG序列(Park等2004), 番红花CsPR10蛋白中不含P-Loop结构(Gómez-Gómez等2011)。PR-10蛋白另一个重要特征是能形成一个大的Y型疏水腔, 此疏水空腔负责脂肪酸、多种黄酮类化

合物、细胞分裂素或油菜素内酯等非极性配体的胞内运输(Agarwal和Agarwal 2014)。空腔结构和形状的略微改变可使其与不同配体结合,从而致使PR-10蛋白在植物防御和发育过程中发挥多种功能(Lebel等2010)。在进化过程中,白松PmPR10-3适应性的一个配体结合位点若发生了替代性的改变(Liu和Ekramoddoullah 2004),将使其获得新的功能。

大多数PR-10蛋白缺少核定位信号和一些定位在胞质中的信号肽序列,而VvPR10.2蛋白质在细胞壁和细胞核中均有分布,进一步研究表明,PR-10蛋白通过与其它蛋白互作从而在细胞的不同空间部位发挥不同的功能(Lebel等2010)。据报道,PR-10蛋白不仅能够与一种苹果主要变应原蛋白(mald1-associated-protein, MdAP)结合而且还能与细胞分裂素、黄酮类化合物和脂肪酸等生理配体结合(Seutter等2014)。Bet v 1、Arah8和AhSIPR10这些PR-10蛋白含有聚酮环化酶域,该结构域参与脂类的结合与运输以及参与色素、抗生素和抗肿瘤药物的合成转运(Agarwal和Agarwal 2014)。Bet v 1蛋白的聚酮环化酶/类脱水酶结构域无处不在并可与大型疏水性配体结合(Radauer等2008)。黄羽扇豆PR-10蛋白(LIPR-10.2B)能结合反式玉米素,类似的这种配体也能与植物细胞分裂素特异性结合蛋白(CSBP)结合(Pasternak等2006)。

X晶体衍射和核磁共振光谱技术对部分PR-10蛋白晶体结构进行研究,显示其结构十分类似。PR-10蛋白的三维结构包括25个氨基酸长的C端 $\alpha$ 螺旋,该螺旋被一个6~8股反向平行 $\beta$ 折叠包围,其N端结构域的2个短 $\alpha$ 螺旋处于折叠片层 $\beta$ 1和 $\beta$ 2之间, $\alpha$ 螺旋及 $\beta$ 片层之间则由短环结构连接而成(Liu和Ekramoddoullah 2006),保守的P-Loop基序在 $\beta$ 2和 $\beta$ 3之间。黄羽扇豆PR-10蛋白的晶体结构中,7股 $\beta$ 折叠包裹着一个长的C末端螺旋组件间有一个大型的Y型空腔(Biesiadka等2002),此疏水空腔发挥配体结合的功能(Liu和Ekramoddoullah 2006)。总之,PR-10蛋白上述保守的序列结构和空间结构对其参与植物代谢、生长发育及增强植物抗性的特性密切相关。

## 2 PR-10的分类与系统发生

由于被发现物种、诱因以及功能的不同,PR-10蛋白的命名也大相径庭。如Hyp-1是一种贯叶连翘

PR-10 (Sliwiak等2016); Bet v 1是一种具核糖核酸酶活性的桦树花粉过敏原PR-10蛋白(Swoboda等1996); 块茎酢浆草Ot-Oca是具有抑制多种植物病原菌生长的胞内PR-10蛋白(Flores等2002); NCS也是PR-10家族的一员(Lee和Facchini 2010); 此外,马铃薯的pSTH-2和榛子的主要过敏原变异体Cor-a02也属于PR-10家族(Matton和Brisson 1989; Lüttkopf等2002)。

PR-10是一个多基因家族,在长期的进化过程中,基因的复制往往以染色体簇的形式进行多拷贝(Kleine-Tebbe等2002),从而调节植物的生长发育和对不利环境的适应。在豌豆(Tewari等2002)、水稻(Kim等2008)和白桦(Schenk等2006)中至少有5个以上PR-10基因。

PR-10蛋白在整个植物界中扮演着十分重要的作用。植物为适应各种复杂多变的环境,PR-10通过长期进化已具有多种生物学功能,而PR-10蛋白家族的进化关系分析可为该蛋白的起源和功能提供一定的指导。我们使用邻接法(neighbor-joining, NJ)对来自不同物种的33个PR-10蛋白氨基酸序列构建系统发育树,分析发现此系统发育树由IPR蛋白富集的进化分支I和NCS类PR-10蛋白进化分支II组成,且发散程度较大(图1)。来自于同一科属或同一物种不同亚型的PR-10聚在一起,具有种内低变异和种间高变异特性(Lebel等2010)。高度发散分化的IPR蛋白聚集在第一个较复杂的进化支内部,此分支又被分成5个亚分支,属被子植物门双子叶植物纲不同科属的PR-10蛋白分布在第I、II、III亚分支中,第IV亚分支包含来自被子植物门单子叶植物纲的PR-10蛋白和裸子植物门松科植物的PR-10蛋白,第V亚分支则是由低等苔藓植物门小立碗藓属的PR-10蛋白组成。有趣的是,双子叶植物纲罂粟NCS蛋白归类在进化分支II中。这种拓扑结构表明处于系统发育树基部的第二个进化分支(NCS)起源早于IPR类PR-10蛋白。以上分析结果与Liu等(2006)基本一致,并发现一个新亚分支V。

纵观系统发育树(图1),PR-10作为胁迫应答及调节代谢生长蛋白广泛分布于植物界,从低等苔藓植物到裸子植物再到高等被子植物中均存在。例如在亚分支I中,为了能结合并储存和/或转运一系列的脂质介质, Bet v 1结合口袋的体系结构而被

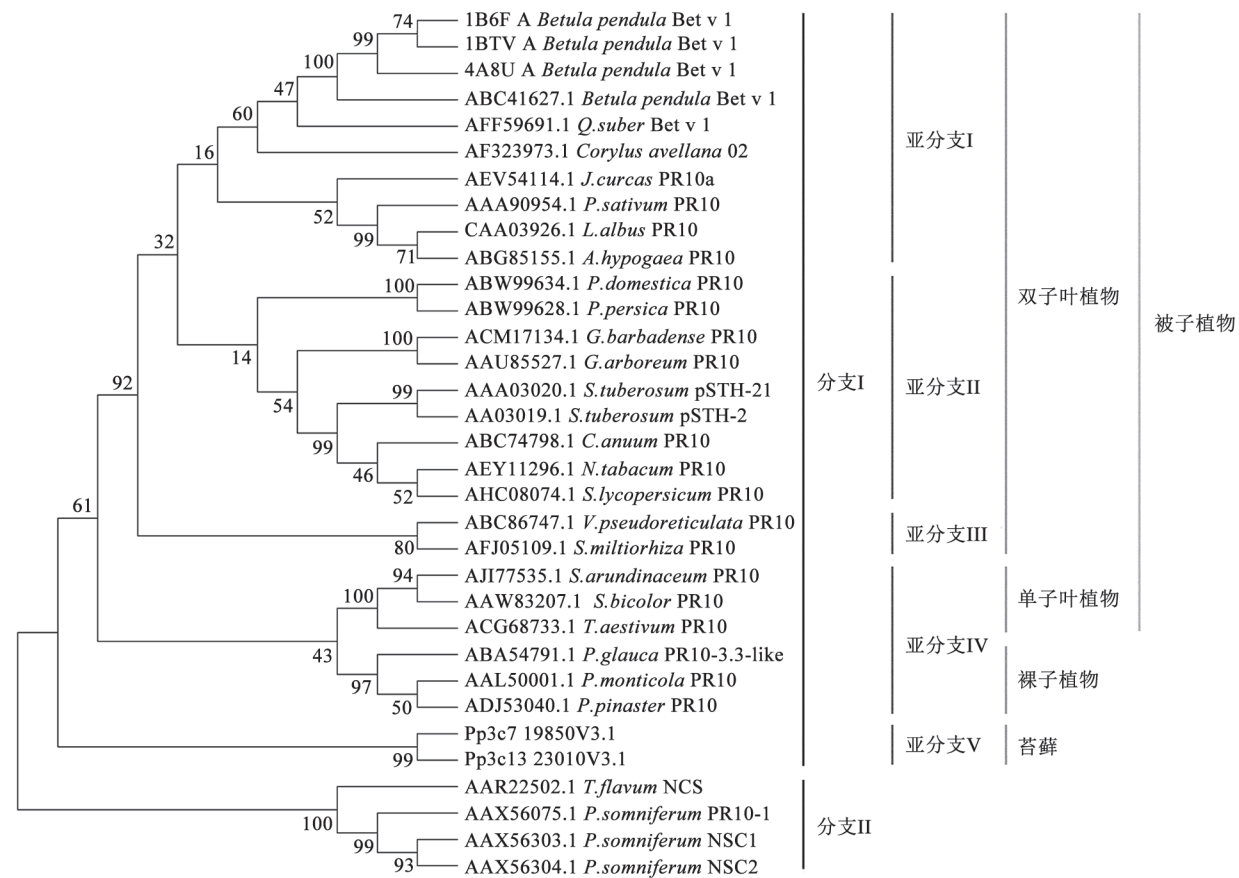


图1 PR-10氨基酸序列的系统发育树

Fig.1 Phylogenetic analysis of PR-10 amino acid sequences

1B6F\_A、1BTV\_A、4A8U\_A和ABC41627.1 (GenBank编号): 欧洲白桦(*Betula pendula*); AFF59691.1: 栓皮栎(*Quercus suber*); AF323973.1: 欧榛(*Corylus avellana*); AEV54114.1: 麻风树(*Jatropha curcas*); AAA90954.1: 豌豆(*Pisum sativum*); CAA03926.1: 羽扇豆(*Lupinus albus*); ABG85155.1: 花生(*Arachis hypogaea*); ABW99634.1: 杏梅(*Prunus domestica*); ABW99628.1: 桃子(*Prunus persica*); ACM17134.1: 海岛棉(*Gossypium barbadense*); AAU85527.1: 木本棉(*Gossypium arboreum*); AAA03020.1和AAA03019.1: 马铃薯(*Solanum tuberosum*); ABC74798.1: 辣椒(*Capsicum annuum*); AEY11296.1: 烟草(*Nicotiana tabacum*); AHC08074.1: 番茄(*Solanum lycopersicum*); ABC86747.1: 葡萄(*Vitis pseudoreticulata*); AFJ05109.1: 丹参(*Salvia miltiorrhiza*); AJI77535.1: 斑茅(*Saccharum arundinaceum*); AAW83207.1: 高粱(*Sorghum bicolor*); ACG68733.1: 小麦(*Triticum aestivum*); AAL50001.1: 西部白松(*Pinus monticola*); ABA54791.1: 白云杉(*Picea glauca*); ADJ53040.1: 松树(*Pinus pinaster*); Pp3c7\_19850V3.1和Pp3c13\_23010V3.1: 小立碗藓(*Physcomitrella patens*); AAR22502.1: 唐松黄属(*Thalictrum flavum*); AAX56075.1、AAX56303.1和AAX56304.1: 罂粟(*Papaver somniferum*)。

优化。这种广泛的结合能力是通过IgE蛋白与Bet v 1不同亚型间特异性互作体现的(Kofler等2012)。亚分支II、III、IV中的PR-10蛋白被广泛的生物和非生物胁迫相关的信号分子所诱导表达,如辣椒CaPR10作为一种核酸酶在抗病毒途径中发挥作用(Park等2004)。葡萄的VpPR10.2蛋白不仅显示出对酵母的RNase活性,同时也显现出对自身基因组的DNase活性(He等2013),以及在冬季的西部白松PR-10表达量在根中最高,并与抗寒性显著相关,这意味着在冷驯化过程中发挥作用(Liu和Ekramodoullah 2003)。第V亚分枝的低等苔藓植物小立碗藓

PpPR10赋予转基因拟南芥对畸雌腐霉的抗性(Castro等2016)。除此之外,罂粟NCS蛋白可催化苜蓿异喹啉类生物碱的生物合成(Samanani等2004; Lee和Facchini 2010)。

在植物演化历程中可能曾发生过PR-10基因的爆炸,由于环境的变迁和植物系统自身的发展,植物基因组的进化导致了PR-10基因的重复或消失以及重组,进而造成许多物种具有不同差异程度的亚型(Schenk等2009; Lebel等2010)。Schenk等(2009)报道了不同桦木属之间出现了拷贝差异的亚型,复制中的轻微改变则产生了基因功能的多

样性。例如,在桦树或黄羽扇豆中,一些PR-10基因为组成型表达,而另一些则是在受到病原菌侵染、非生物胁迫或在植物特定发育过程中被诱导表达(Agarwal和Agarwal 2014)。PR-10可能在进化上来自同一个祖先基因,经历了协同进化、结构变异和功能分化后,PR-10蛋白在植物的生长发育和胁迫耐受方面发挥了多重功能。低等藻类植物蓝细菌的II型分泌途径蛋白(ATPase Pule/Tfp菌毛装配途径蛋白)含有保守的Walker A基序和Walker B基序,此基序为P-Loop NTPase的结构域。据报道,PR-10蛋白具有一个GxGGxGxxK保守结构域,此结构域形成一个带有ATP或GTP结合位点的NT-Pase活性的磷酸环,该结构域是RNase活性的关键(Liu和Ekramoddoullah 2006; Agarwal和Agarwal 2014)。由此猜测,蓝藻II型分泌途径蛋白的保守基序很可能是PR-10蛋白始源的一种,漫长进化中

的突变和积极的合理选择是导致PR-10序列分歧和功能分化的主要原因。具体PR-10蛋白的祖先基因还有待进一步去推理和验证。

### 3 PR-10基因的表达调控

植物PR-10的应激反应是一个复杂的过程,通常由特定信号通路介导,产生次级信号分子,进而诱导其表达以适应逆境胁迫。如图2所示,当植物细胞表面受体感知到生物或非生物胁迫时,受体激活引发信号初级跨膜转导,胞内产生Ca<sup>2+</sup>、ROS、cAMP等第二信使并将信号级联放大,主要通过JA/SA信号通路(生物胁迫)和ABA-依赖及ABA-非依赖的信号通路(非生物胁迫)激活WRKY、bZ1P、DREB、MYB等转录因子,它们能够特异性识别并结合启动子上的ACCTGACC序列、WRKY元件、W-box、DRE元件等保守结构域进而调节PR-10基因表达(Wang等2016)。

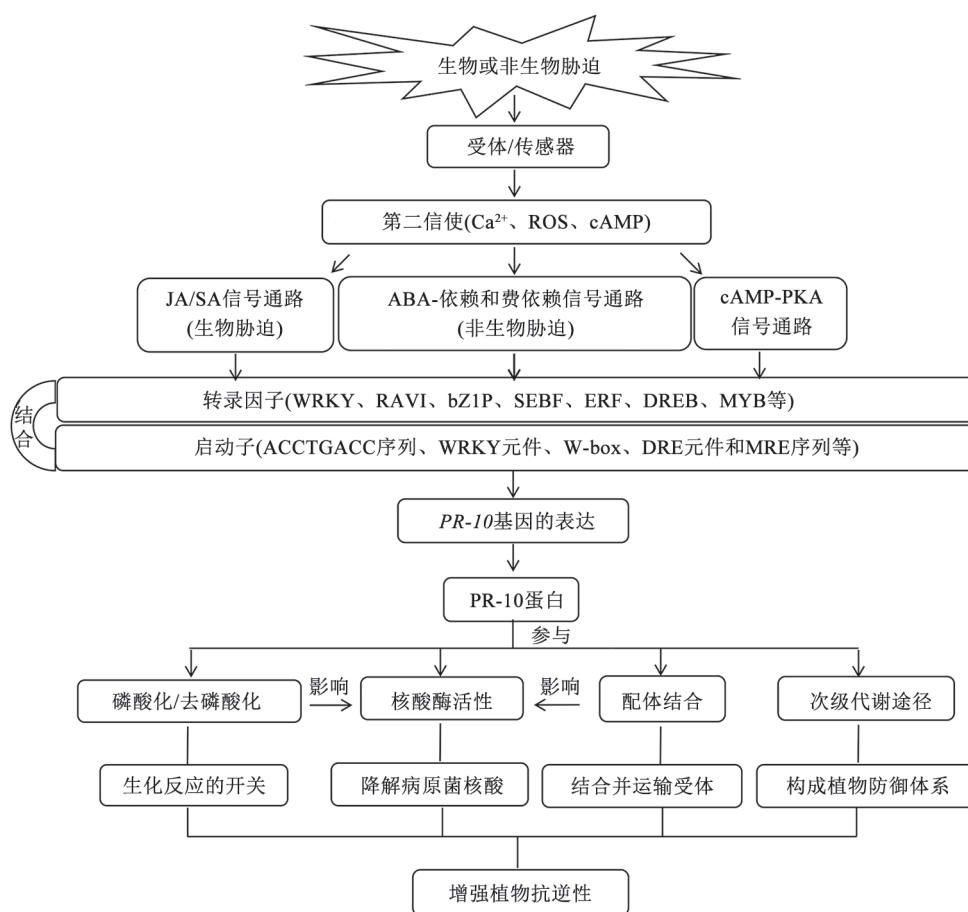


图2 PR-10基因的表达调控网络

Fig.2 Regulation network of PR-10 gene expression

### 3.1 信号通路

RSOsPR10是一种新的水稻PR-10蛋白。盐、干旱胁迫和稻瘟菌感染下,可通过茉莉酸(JA)信号通路被激活,迅速在根中诱导表达(Hashimoto等2004)。进一步研究表明,RSOsPR10在根维管系统周围的皮层细胞中迅速大量累积,而施加SA激素处理可以抑制该蛋白的积累。此外,在NaCl、机械损伤、干旱和外源JA处理下,JA缺失突变体*he-biba*的PR-10被诱导表达上调,表明RSOsPR10也受到JA信号通路的调控(Takeuchi等2016)。藏红花*CsPR10*基因同样受JA诱导(Gómezgómez等2011)。这些结果表明,PR-10可通过JA和SA信号转导通路参与植物的防御响应。

植物主要通过ABA依赖和ABA非依赖的信号转导途径应对非生物胁迫(Yoshida等2014)。苜蓿*PR10.1A*和*PR10.1B*的表达受ABA诱导(Bahramnejad等2010)。正常条件下,柞柳*ThPR10*在根和叶中均有表达,并可通过ABA依赖的信号转导途径积极响应NaCl、PEG、CdCl<sub>2</sub>、ABA和冷等非生物胁迫(Zhang等2010)。最近,与PR-10家族Bet v 1序列结构保守的RCAR1蛋白(拟南芥中ABA受体复合物的组分)介导了ABA非依赖性2C型磷酸酶的失活(Ma等2009)。

激素调节植物应激反应的转导网络十分复杂,PR-10对不同植物激素的应激表明该基因受不同激素信号转导通路的调节,同时这些通路间往往又存在交叉。*AhSIPR10*基因受ABA、SA和MeJA等信号分子的诱导表达升高,且这种表达进一步受到盐和干旱处理的增强(Jain等2012)。Wang等(1999)报道在百合花药中,PR-10基因的诱导表达受ABA和MeJA两种途径的诱导。

### 3.2 启动子活性

转录调控是植物对非生物胁迫和生物胁迫反应的重要组成部分。转录因子与其调节基因启动子的顺式作用元件结合,从而抑制或激活基因活性。现已从众多植物中分离出PR-10基因的启动子。欧芹*PcPRI-1*启动子是最先被鉴定的(Somssich等1988)。研究发现,在激发剂刺激后1~4 h,转录因子WRKY1与*PcPRI-1*启动子结合,诱导基因表达(Turck等2004)。随后,大量被子植物PR-10启动子也得到研究。水稻*OsPR-10a*启动子中的类W-box元件

在SA介导的PR基因表达中起重要作用,WLE-1的突变完全消除了SA对*PR-10a*启动子调节的基因表达。*OsPR-10a*启动子中还含有W-box、RAVIAAT和ASF1元件,这些元件能与WRKY、RAVI和bZ1P蛋白结合,表明这些转录因子对*OsPR-10a*启动子起到一定的调节作用(Hwang等2008)。Takeuchi等(2011)报道了OsERF转录因子参与了JA/ET信号转导途径对*RSOsPR10*的诱导表达。实验证据显示WRKYb转录因子与辣椒*CaPR10*启动子结合从而激活其防御信号通路(Huh等2012)。苜蓿PR-10启动子与葡萄*VST1*(V1顺合酶1)基因构建的嵌合基因使转化植物中的白藜芦醇(一种植物抗毒素)含量积累了5~100倍,因而增强了对灰霉病的抗性(Coutosthéveno等2001)。在部分裸子植物中,如加州山松*PmPR-10-1.13*启动子在转基因拟南芥中的表达受创伤和病原体感染的影响(Liu和Ekramodoullah 2003)。W-box、DRE元件和MRE序列的存在表明WRKY、DREB或MYB等转录因子参与其调节。北美乔松*PsPR10*启动子表现出根系特异性表达,且其活性受到生物和非生物信号分子的作用而增强。与组织特异性表达相关的Dof(TAACAAA)和GATA顺式元件的可能涉及指引其在根中的特异性表达(Xu等2010)。以上结果暗示PR-10启动子调节了植物防御性相关的生物学过程。

## 4 PR-10蛋白参与的生物学进程及功能

PR-10基因几乎在植物所有的器官中都表达,在植物的营养生长阶段和生殖阶段均发挥着一定的作用。此外,PR-10还作为一种缓解或适应逆境的蛋白,由于其保守且特异的空间结构,在不同植物各部位执行各种功能。通过对PR-10蛋白参与翻译后修饰(磷酸化)、核酸酶活性、配体结合和植物次级代谢酶途径等生物学进程的研究为该蛋白在植物中执行功能的机制提供了有力依据。

### 4.1 翻译后修饰: 磷酸化

由于大多数PR-10蛋白都存在磷酸化位点,因而PR-10基因的功能必然涉及翻译后的修饰尤其是磷酸化修饰(Agarwal和Agarwal 2014)。CaPR10蛋白的磷酸化增加了裂解入侵病毒RNA的核糖核酸酶活性。磷酸化的CaPR-10在酵母tRNA降解实验中表现出比非磷酸化形式高12.4倍的核糖核酸酶活性(Park等2004)。非特异性的酶活可能对植物

细胞有害, 因此特异性尤为必要(Agarwal和Agarwal 2014)。SsPR10的RNase活性也归因于特定位点的磷酸化, 磷酸化修饰增强了其RNase活性的特异性(Liu和Akm 2006)。JIOPR10基因在蛋白磷酸酶抑制剂和内皮素处理下的差异表达强烈地暗示磷酸化/去磷酸化修饰参与了JIOPR10蛋白的活化(Jwa等2001)。因此, 蛋白质磷酸化/去磷酸化是防御信号传导过程中PR-10蛋白激活的重要组成部分。该生物学进程不仅作为生化反应的开关, 而且被认为直接或间接的影响PR-10蛋白参与抗真菌作用的核糖核酸酶活性。

#### 4.2 核酸酶活性

现已报道部分PR-10蛋白具有核糖核酸酶活性, 并且该活性被认为与抗微生物活性有关, 其作用机理主要通过从被感染的宿主细胞释放PR-10并直接作用于病原体, 进而降解其核酸或在植物感染组织部位及其周围的细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD)过程中发挥作用(Agarwal和Agarwal 2014)。对于一些PR-10蛋白, 如水稻JIOsPR10、葡萄VpPR-10.1、丹参SmPR10和岷江百合LrPR10-5等已确定其具有抗病原菌和核酸酶活性(Kim等2008; Xu等2014; Zhao等2015; Chen等2017)。Park等(2004)报道了CaPR10核糖核酸的降解活性和的抗病毒与活性之间的关系。尽管花生突变蛋白AhPR10的RNase活性区域仍能与真菌质膜相互作用(Chadha和Das 2006), 而TcPR10的高温变性导致其RNA酶活性和抗真菌活性的丧失且不能进一步被真菌细胞摄入(Pungartnik等2009)。此外, 煮沸的JcPR10a蛋白也失去了RNase和抗真菌活性(Agarwal等2013)。虽然大多数PR-10蛋白缺乏DNase活性, 但是最近报道的VvPR10.2和JcPR-10a均具有DNase活性(Agarwal等2013; He等2013)。

#### 4.3 配体结合活性

PR-10蛋白表现出普遍的配体结合特性, 由于其构象变化, 从而将配体从细胞质运输至它们的受体(Fernandes等2009)。PR-10的配体结合活性有利于其参与胁迫应激反应信号的转导。研究发现, Bet v 1具有两个配体结合位点(Seutter等2014), 在AhPR10邻近P-Loop的第54位赖氨酸可能与RNA及与真菌质膜受体结合的疏水性配体相互作用(Chadha和Das 2006)。同时, 研究还发现来自桦木的Bet v 1

和PR-10c表现出对包括脂肪酸、类黄酮、细胞分裂素在内的各种生理配体的亲和力(Seutter等2014)。细胞分裂素作为一种重要的植物激素, 在促进细胞分裂、植物生长和发育及生物(Pertry等2009)和非生物胁迫抗性(Choi等2011)中发挥一定的作用。豌豆ABR17在转基因芸苔和拟南芥中细胞分裂素含量的显著(Srivastava等2007)增强了其在盐渍条件下的种子萌发。同时, PR-10蛋白与细胞分裂素的结合能够保护光合装置(Rivero等2009)并促进光合作用。AhSIPR10赋予转基因烟草在胁迫条件下充足的CO<sub>2</sub>同化率(Jain等2012), 因而增强了植株在非生物胁迫下的抗性。由于除细胞分裂素外, PR-10蛋白还具有离子结合特性, 其核糖核酸酶活性也会随着金属离子的存在而变化。ZmPR-10蛋白的活性会随Ag<sup>+</sup>和Cu<sup>2+</sup>金属离子浓度的增加而降低(Xie等2010), 而Cu<sup>2+</sup>促进了TcPR-10的RNase活性(Pungartnik等2009)。

#### 4.4 植物次级代谢途径

次生代谢过程被认为是植物在长期进化中对生态环境适应的结果, 它在植物应激中发挥重要的角色。许多植物在受到病原微生物的侵染后, 产生并积累大量次生代谢产物, 增强自身的免疫力和抵抗力, 并对环境胁迫的适应过程中起着重要作用(郭艳玲等2012)。Hyp-1编码了一个金丝桃素生物合成酶, 与Bet v 1类过敏原具有45%的同源性(Bais等2003), 而AoPRI基因则参与了苯丙素途径(Warner等1994)。此外, NCS类PR-10蛋白具有一定的特异功能, 如罂粟NCS蛋白可催化苜蓿异喹啉类生物碱的次级代谢物合成(Samanani等2004; Lee和Facchini 2010)。

#### 4.5 在生物和非生物胁迫中的作用

PR-10基因几乎表达于植物所有的器官, 且该基因不仅响应病原体的入侵和感染, 而且也受非生物因子如盐、冷、干旱等的诱导, 因而成为多种胁迫耐受的重要基因, 在植物抵御生物和非生物胁迫中发挥重要作用。

水稻根中OsPRI0a基因受盐、干旱和稻瘟病真菌的诱导表达(Hashimoto等2004)。马铃薯PR-10基因的过表达增强了其对于盐和渗透胁迫的耐受性(El-Banna等2010)。在光照条件下, 水稻JIOsPRI0基因诱导表达, 而在黑暗下不表达, 光信号可能参

与了该基因的转录表达(Jwa等2001)。藏红花 *CsPR10* 基因在花药和绒毡层组织中高表达, 在柱头和根中低表达, 在叶中无表达, 花中的较高表达表明其具有保护短寿命花不受环境和感染应激的作用(Gómezgómez等2011)。ZmPR10也参与了冷应激的诱导表达(Xie等2010)。此外, 桑树WAP18的重组蛋白在体外显示了该蛋白具有冷冻不稳定性典型酶(如乳酸脱氢酶, lactate dehydrogenase, LDH)的冷冻保护活性, 表明PR-10蛋白可能在植物冬季的冰冻耐受机制中发挥作用(Ukaji等2004)。植物休眠过程也可诱导具有大量极性残基(约40%)的PR-10蛋白质的产生, 该蛋白与脱水蛋白(50%)的极性残基相当, 表明PR-10蛋白在植物休眠中发挥一定的作用(Pnueli等2002)。研究发现, 过表达花生的 *Ah-SIPR10* 基因可减少转基因植物暴露在盐、重金属或干旱胁迫下的的离子和氧化应激而增强非生物胁迫耐受性(Jain等2012)。

重组VpPR10.2显示对链格孢菌的抗真菌活性, 并且其在易感葡萄中的过表达增加了对葡萄霜霉菌的抗性(He等2013)。玉米 *ZmPR-10* 基因在内胚层发育期间上调表达, 并在玉米抗性强的品种中受黄曲霉感染所诱导, 其具有的核酸酶活性能抑制真菌的生长(Chen等2006)。苹果的PR-10显示出一定的抗真菌活性(Poupard等2003), CaPR10显示出对辣椒疫霉的抗真菌活性(Park等2004), TcPR10显示出对酿酒酵母的抗真菌活性(Pungartnik等2009)。Park等通过Northern印迹分析发现 *CaPR10* 基因的转录物开始积累在叶子中, 在感染烟草花叶病毒P1.2 (TMV) 6 d达到峰值, 而叶中烟草花叶病毒TMV的数量比其它部位约减少几十倍, 表明 *PR-10* 基因也有防御病毒的作用(Park等2004)。然而PR-10蛋白的抗病性不仅依赖于该蛋白的性质、感染的病原体及植物的种类, 因而目前该基因只提高了植物体内有限的抗病性(Agarwal和Agarwal 2014)。

## 5 结语

PR-10蛋白是一类有趣的多功能病程相关蛋白家族成员, 在植物的整个生命周期中起着重要作用。由于其具备特殊的空间结构, 赋予了PR-10众多功能。PR-10蛋白主要参与植物对生物和非生物胁迫的响应, 其具有的RNA酶活性是发挥抗菌活性的关键; 而同一物种中PR-10呈现一定的器

官/组织表达特异性, 表明PR-10在植物的生长和发育中也发挥一定的功能。而尽管PR-10蛋白的调控机制不是很清楚, 但对其启动子(W-box, ERE和其它顺式元件)与不同转录因子的互作研究为揭示其参与的信号通路提供了一定的思路。

随着科学技术的发展以及新的科学问题不断出现, 未来PR-10蛋白的研究趋势可能集中在以下几点: (1)目前PR-10蛋白家族进化的祖先未有报道, 研究该蛋白的始源对解析其生物学功能和亚型蛋白功能的差异性具有潜在价值; (2)在植物的整个生命周期中, PR-10蛋白参与多种生物学过程, 而其复杂的调控网络鲜见报道; (3)绝大多数PR-10具有RNase活性, 但也有少数具DNase活性, 哪些因素导致其间的活性差异; (4) Bet v1保守结构域的PR-10具有致敏性, 通过分子生物技术手段(氨基酸定点突变等), 降低其致敏性并仍保留该蛋白的核酸酶活性研究在转基因食品安全应用中具有十分重要意义。

## 参考文献

- Abul KME (2004). Physiology and molecular biology of a family of pathogenesis-related PR10 proteins in conifers. *J Crop Improvement*, 10 (1-2): 261–280
- Agarwal P, Agarwal PK (2014). Pathogenesis related-10 proteins are small, structurally similar but with diverse role in stress signaling. *Mol Biol Rep*, 41 (2): 599–611
- Agarwal P, Bhatt V, Singh R, Das M, Sopory SK, Chikara J (2013). Pathogenesis-related gene, *JcPR-10a* from *jatropha curcas*, exhibit RNase and antifungal activity. *Mol Biotechnol*, 54 (2): 412–425
- Arcosortega GF, Chankuuk RA, Gonzálezkantún WA, Souzaperera R, Nakazawaueji YE, Avilésberzunza E, Godoyhernández G, Lawton MA, Aguilar JJZ (2010). *Agrobacterium tumefaciens*-transient genetic transformation of Habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) leaf explants. *Electron J Biotechnol*, 13 (4): 1–9
- Bahramnejad B, Goodwin PH, Zhang J, Atnaseo C, Erickson LR (2010). A comparison of two class 10 pathogenesis-related genes from alfalfa and their activation by multiple stresses and stress-related signaling molecules. *Plant Cell Rep*, 29 (11): 1235–1250
- Bais HP, Vepachedu R, Lawrence CB, Stermitz FR, Vivanco JM (2003). Molecular and biochemical characterization of an enzyme responsible for the formation of hypericin in *St. John's wort* (*Hypericum perforatum* L.). *J Biol Chem*, 278 (34): 32413–32422
- Biesiadka J, Bujacz G, Sikorski MM, Jaskolski M (2002). Crystal structures of two homologous pathogenesis-related proteins from yellow lupine. *J Mol Biol*, 319 (5): 1223–1234



- Castro A, Vidal S, León IPD (2016). Moss pathogenesis-related-10 protein enhances resistance to *Pythium irregulare* in *Physcomitrella patens* and *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 7 (580):1–17
- Chadha P, Das RH (2006). A pathogenesis related protein, AhPR10 from peanut: an insight of its mode of antifungal activity. *Planta*, 225 (1): 213–222
- Chen R, He H, Yang Y, Qu Y, Ge F, Liu D (2017). Functional characterization of a pathogenesis-related protein family 10 gene, *LrPR10-5*, from *Lilium regale*, Wilson. *Australas Plant Path*, 46 (3): 251–259
- Chen ZY, Brown RL, Rajasekaran K, Damann KE, Cleveland TE (2006). Identification of a maize kernel pathogenesis-related protein and evidence for its involvement in resistance to *Aspergillus flavus* infection and aflatoxin production. *Phytopathology*, 96 (1): 87–95
- Choi J, Choi D, Lee S, Ryu CM, Hwang I (2011). Cytokinins and plant immunity: old foes or new friends? *Trends Plant Sci*, 16 (7): 388–394
- Coutosthévenot P, Poinssot B, Bonomelli A, Yean H, Breda C, Buffard D, Esnault R, Hain R, Boulay M (2001). *In vitro* tolerance to *Botrytis cinerea* of grapevine 41B rootstock in transgenic plants expressing the stilbene synthase *Vst1* gene under the control of a pathogen-inducible PR 10 promoter. *J Exp Bot*, 52 (358): 901–910
- El-Banna A, Hajirezaei MR, Wissing J, Ali Z, Vaas L, Heinedobbernack E, Jacobsen HJ, Schumacher HM, Kiesecker H (2010). Over-expression of PR-10a leads to increased salt and osmotic tolerance in potato cell cultures. *J Biotechnol*, 150 (3): 277–287
- Fernandes H, Bujacz A, Bujacz G, Jelen F, Jasinski M, Kachlicki P, Otlewski J, Sikorski MM, Jaskolski M (2009). Cytokinin-induced structural adaptability of a *Lupinus luteus* PR-10 protein. *Febs J*, 276 (6): 1596–1609
- Flores T, Alapegirón A, Floresdiaz M, Flores HE (2002). Ocatin. A novel tuber storage protein from the Andean Tuber Crop Oca with antibacterial and antifungal activities. *Plant Physiol*, 128 (4): 1291–1302
- Fujita M, Fujita Y, Noutoshi Y, Takahashi F, Narusaka Y, Yamaguchi-shinozaki K, Shinozaki K (2006). Crosstalk between abiotic and biotic stress responses: a current view from the points of convergence in the stress signaling networks. *Curr Opin Plant Biol*, 9 (4): 436–442
- Gao ZS, Weg WEVD, Schaart JG, Schouten HJ, Tran DH, Kodde LP, Meer IMVD, Geest AHMVD, Kodde J, Breiteneder H, et al (2005). Genomic cloning and linkage mapping of the *Mal d 1* (*PR-10*) gene family in apple (*Malus domestica*). *Theor Appl Genet*, 111 (1): 171–183
- GómezGómez L, Rubio-Moraga A, Ahrazem O (2011). Molecular cloning and characterisation of a pathogenesis-related protein CsPR10 from *Crocus sativus*. *Plant Biol*, 13 (2): 297–303
- Guo YL, Zhang PY, Guo MR, Chen KS (2012). Secondary metabolites and plant defence against pathogenic disease. *Plant Physiol J*, 48 (5): 429–434 (in Chinese with English Abstract) [郭艳玲, 张鹏英, 郭默然, 陈靠山(2012). 次生代谢产物与植物抗病防御反应. *植物生理学报*, 48 (5): 429–434]
- Hashimoto M, Kisseleva L, Sawa S, Furukawa T, Komatsu S, Koshiba T (2004). A novel rice PR10 protein, RSOsPR10, specifically induced in roots by biotic and abiotic stresses, possibly via the jasmonic acid signaling pathway. *Plant Cell Physiol*, 45 (5): 550–559
- He H, Chen CY, Han Q, Zhang NN, Ge F, Liu DQ (2014). Cloning and expression analysis of a pathogenesis-related protein 10 gene from *Juglans sigillata*. *Plant Sci J*, 32 (6): 612–619 (in Chinese with English Abstract) [何华, 陈朝银, 韩青, 张南南, 葛锋, 刘迪秋(2014). 漾濞大泡核桃病程相关蛋白10基因*JsPR10-1*的克隆与表达分析. *植物科学学报*, 32 (6): 612–619]
- He M, Xu Y, Cao J, Zhu Z, Jiao Y, Wang Y, Guan X, Yang Y, Xu W, Fu Z (2013). Subcellular localization and functional analyses of a PR10 protein gene from *Vitis pseudoreticulata* in response to *Plasmopara viticola* infection. *Protoplasma*, 250 (1): 129–140
- Hoffmann-Sommergruber K, Vanek-Krebitz M, Radauer C, Wen J, Ferreira F, Scheiner O, Breiteneder H (1997). Genomic characterization of members of the Bet v 1 family: genes coding for allergens and pathogenesis-related proteins share intron positions. *Gene*, 197 (1–2): 91–100
- Huh SU, Choi LM, Lee GJ, Kim YJ, Paek KH (2012). *Capsicum annuum*, WRKY transcription factor d (CaWRKYd) regulates hypersensitive response and defense response upon *Tobacco mosaic virus* infection. *Plant Sci*, 197 (4): 50–58
- Hwang SH, Lee IA, Yie SW, Hwang DJ (2008). Identification of an *OsPR10a* promoter region responsive to salicylic acid. *Planta*, 227 (5): 1141–1150
- Jain S, Kumar D, Jain M, Chaudhary P, Deswal R, Sarin NB (2012). Ectopic overexpression of a salt stress-induced *pathogenesis-related class 10 protein (PR10)* gene from peanut (*Arachis hypogaea* L.) affords broad spectrum abiotic stress tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 109 (1): 19–31
- Jwa NS, Agrawal GK, Rakwal R, Park CH, Agrawal VP (2001). Molecular cloning and characterization of a novel Jasmonate inducible pathogenesis-related class 10 protein gene, *JIOsPR10*, from rice (*Oryza sativa* L.) seedling leaves. *Biochem Bioph Res Commun*, 286 (5): 973–983
- Kim ST, Yu S, Kang YH, Kim SG, Kim JY, Kim SH, Kang KY (2008). The rice pathogen-related protein 10 (JIOsPR10) is induced by abiotic and biotic stresses and exhibits ribonuclease activity. *Plant Cell Rep*, 27 (3): 593–603
- Kleine-Tebbe J, Vogel L, Crowell DN, Hausteiner UF, Vieths S (2002). Severe oral allergy syndrome and anaphylactic reactions caused by Bet v 1-related PR-10 protein in soybean, SAM22. *J Allergy Clin Immunol*, 110 (5): 797–804
- Kofler S, Asam C, Eckhard U, Wallner M, Ferreira F, Brandstetter H (2012). Crystallographically mapped ligand binding differs in high and low ige binding isoforms of birch pollen allergen bet v 1. *J Mol Biol*, 422 (1): 109–123
- Lcvan L, Eavan S (1999). The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiol Mol Plant Pathol*, 55 (2): 85–97
- Lebel S, Schellenbaum P, Walter B, Maillot P (2010). Characterisation

- of the *Vitis vinifera* PR10 multigene family. *BMC Plant Biol*, 10 (1): 184–196
- Lee EJ, Facchini P (2010). Norcochlorine synthase is a member of the pathogenesis-related 10/Bet v1 protein family. *Plant Cell*, 22 (10): 3489–3503
- Lee OR, Kim YJ, Balusamy SRD, Khorolragchaa A, Sathiyaraj G, Kim MK, Yang DC (2012). Expression of the ginseng PgPR10-1 in *Arabidopsis* confers resistance against fungal and bacterial infection. *Gene*, 506 (1): 85–92
- Liscombe DK, Macleod BP, Loukanina N, Nandi OI, Facchini PJ (2005). Evidence for the monophyletic evolution of benzyloisoquinoline alkaloid biosynthesis in angiosperms. *Phytochemistry*, 66 (20): 1374–1393
- Liu JJ, Ekramoddoullah AKM (2003). Root-specific expression of a western white pine PR10 gene is mediated by different promoter regions in transgenic tobacco. *Plant Mol Biol*, 52 (1): 103–120
- Liu JJ, Ekramoddoullah AKM (2004). Characterization, expression and evolution of two novel subfamilies of *Pinus monticola* cDNAs encoding pathogenesis-related (PR)-10 proteins. *Tree Physiol*, 24 (12): 1377–1385
- Liu JJ, Ekramoddoullah AKM (2006). The family 10 of plant pathogenesis-related proteins: their structure, regulation, and function in response to biotic and abiotic stresses. *Physiol Mol Plant P*, 68 (1–3): 3–13
- Liu JJ, Hammett C, Sniezko RA (2013). *Pinus monticola* pathogenesis-related gene *PmPR10-2* alleles as defense candidates for stem quantitative disease resistance against white pine blister rust (*Cronartium ribicola*). *Tree Genet Genomes*, 9 (2): 397–408
- Lüttkopf D, Müller U, Skov PS, Ballmerweber BK, Wüthrich B, Skamstrup HK, Poulsen LK, Kästner M, Hausteiner D, Vieths S (2002). Comparison of four variants of a major allergen in hazelnut (*Corylus avellana*) Cor a 1.04 with the major hazel pollen allergen Cor a 1.01. *Mol Immunol*, 38 (7): 515–525
- Ma W, Qi Z, Smigel A, Walker RK, Verma R, Berkowitz GA, Gerald A, Berkowitz, Jeffery LD (2009). Ca<sup>2+</sup>, cAMP, and transduction of non-self perception during plant immune responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (49): 20995–21000
- Matton DP, Brisson N (1989). Cloning, expression, and sequence conservation of pathogenesis-related gene transcripts of potato. *Mol Plant-Microbe Interact*, 2 (6): 325–331
- McGee JD, Hamer JE, Hodges TK (2001). Characterization of a PR-10 pathogenesis-related gene family induced in rice during infection with *Magnaporthe grisea*. *Mol Plant-microbe Interact*, 14 (7): 877–886
- Niloofer Z, Mohammadreza Z, Mostafa M, Zahra MJ (2017). Cloning, overexpression and *in vitro* antifungal activity of *Zea Mays* PR10 Protein. *Iran J Biotechnol*, 15 (1): e1357
- Park CJ, Kim KJ, Shin R, Park JM, Shin YC, Paek KH (2004). Pathogenesis-related protein 10 isolated from hot pepper functions as a ribonuclease in an antiviral pathway. *Plant J*, 37 (2): 186–198
- Pasternak O, Bujacz GB, Fujimoto Y, Hashimoto Y, Jelen F, Otlewski J, Sikorski MM, Jaskolski M (2006). Crystal structure of *Vigna radiata* cytokinin-specific binding protein in complex with zeatin. *Plant Cell*, 18 (10): 2622–2634
- Pertry I, Václavíková K, Depuydt S, Galuszka P, Spíchal L, Temmerman W, Stes E, Schmülling T, Kakimoto T, Van Montagu MC, et al (2009). Identification of *Rhodococcus fascians* cytokinins and their modus operandi to reshape the plant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (3): 929–934
- Pnueli L, Hallakher E, Rozenberg M, Cohen M, Goloubinoff P, Kaplan A, Mittler R (2002). Molecular and biochemical mechanisms associated with dormancy and drought tolerance in the desert legume *Retama raetam*. *Plant J*, 31 (3): 319–330
- Poupard P, Brunel N, Leduc N, Viémont J D, Strullu D, Simoneau P (2001). Expression of a *Bet v 1* homologue gene encoding a PR10 protein in birch roots: induction by auxin and localization of the transcripts by *in situ* hybridization. *Funct Plant Biol*, 28 (1): 57–63
- Poupard P, Parisi L, Campion C, Ziadi S, Simoneau P (2003). A wound- and ethphon-inducible *PR-10* gene subclass from apple is differentially expressed during infection with a compatible and an incompatible race of *Venturia inaequalis*. *Physiol Mol Plant Pathol*, 62 (1): 3–12
- Poupard P, Strullu D, Simoneau P (1998). Two members of the *Bet v 1* gene family encoding birch pathogenesis-related proteins display different patterns of root expression and wound-inducibility. *Aust J Plant Physiol*, 25 (4): 459–464
- Pulla RK, Okran L, Jungyo I, Yujin K, Senthil K, Yang DC (2010). Expression and functional characterization of pathogenesis-related protein family 10 gene, *PgPR10-2*, from *Panax ginseng* C.A. Meyer. *Physiol Mol Plant Pathol*, 74 (5–6): 323–329
- Pungartnik C, da Silva AC, de Melo SA, Gramacho KP, de Mattos Cascardo JC, Brendel M, Micheli F, da Silva Gesteira A (2009). High-affinity copper transport and Snq2 export permease of *Saccharomyces cerevisiae* modulate cytotoxicity of PR-10 from *Theobroma cacao*. *Mol Plant-Microbe Interact*, 22 (1): 39–51
- Radauer C, Lackner P, Breiteneder H (2008). The Bet v 1 fold: an ancient, versatile scaffold for binding of large, hydrophobic ligands. *BMC Evol Biol*, 8 (1): 286–304
- Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E (2009). Cytokinin-dependent photorespiration and the protection of photosynthesis during water deficit. *Plant Physiol*, 150 (3): 1530–1540
- Samanani N, Liscombe DK, Facchini PJ (2004). Molecular cloning and characterization of norcochlorine synthase, an enzyme catalyzing the first committed step in benzyloisoquinoline alkaloid biosynthesis. *Plant J*, 40 (2): 302–313
- Schenk MF, Cordewener JH, America AH, Van't Westende WP, Smulders MJ, Gilissen LJ (2009). Characterization of PR-10 genes from eight Betula species and detection of Bet v 1 isoforms in birch pollen. *BMC Plant Biol*, 9 (1): 24–66
- Schenk MF, Gilissen LJWJ, Esselink GD, Smulders MJM (2006). Seven different genes encode a diverse mixture of isoforms of Bet v 1, the major birch pollen allergen. *BMC Genomics*, 7 (1): 168–182
- Seutter v LC, Hoffmann T, Hartl MJ, Schweimer K, Schwab W, Rösch P, Hartl-Spiegelhauer O (2014). Secret of the major birch pollen allergen Bet v 1: identification of the physiological ligand. *Biochem J*, 457 (3): 379–390
- Sheng H, Liu M, Hua WP, Wang ZZ (2011). Bioinformatics and expression pathogenesis-related protein 10 gene (*SmPR-10*) from

- Salvia miltiorrhiza* Bunge. Plant Sci J, 29 (3): 340–346 (in Chinese with English Abstract) [生华, 刘梅, 化文平, 王喆之(2011). 丹参病程相关蛋白基因(*SmPR-10*)的生物信息学及表达模式分析. 植物科学学报, 29 (3): 340–346]
- Sliwiak J, Dauter Z, Jaskolski M (2016). Crystal structure of Hyp-1, a *Hypericum perforatum* PR-10 protein, in complex with melatonin. Front Plant Sci, 7 (1): 668–677
- Somssich IE, Schmelzer E, Kawalleck P, Hahlbrock K (1988). Gene structure and in situ transcript localization of pathogenesis-related protein 1 in parsley. Mol Gen Genet, 213 (1): 93–98
- Srivastava S, Emery RJN, Rahman MH, Kav NNV (2007). A crucial role for cytokinins in pea ABR17-mediated enhanced germination and early seedling growth of *Arabidopsis thaliana*, under saline and low-temperature stresses. J Plant Growth Regul, 26 (1): 26–37
- Swoboda I, Hoffmann-Sommergruber K, O'Riordáin G, Scheiner O, Heberle-Bors E, Vicente O (1996). Bet v 1 proteins, the major birch pollen allergens and members of a family of conserved pathogenesis-related proteins, show ribonuclease activity *in vitro*. Physiol Plant, 96 (3): 433–438
- Takeuchi K, Gyohda A, Tominaga M, Kawakatsu M, Hatakeyama A, Ishii N, Shimaya K, Nishimura T, Riemann M, Nick P (2011). RSOsPR10 expression in response to environmental stresses is regulated antagonistically by jasmonate/ethylene and salicylic acid signaling pathways in rice roots. Plant Cell Physiol, 52 (9): 1686–1696
- Takeuchi K, Hasegawa H, Gyohda A, Komatsu S, Okamoto T, Okada K, Teruhiko T, Tomokazu K (2016). Overexpression of *RSOsPR10*, a root-specific rice PR10 gene, confers tolerance against drought stress in rice and drought and salt stresses in bentgrass. Plant Cell Tiss Org Cult, 127 (1): 35–46
- Tewari S, Brown SM, Kenyon P, Balcerzak M, Fristensky B (2012). Plant defense multigene families: II Evolution of coding sequence and differential expression of PR10 genes in *Pisum*. Quant Biol, ar Xiv.org/q-bio.PE/0310038
- Turck F, Zhou A, Somssich IE (2004). Stimulus-dependent, promoter-specific binding of transcription factor WRKY1 to its native promoter and the defense-related gene *PcPRI-1* in parsley. Plant Cell, 16 (10): 2573–2585
- Ukaji N, Kuwabara C, Takezawa D, Arakawa K, Fujikawa S (2004). Accumulation of pathogenesis-related (PR) 10/Bet v 1 protein homologues in mulberry (*Morus bombycis* Koidz.) tree during winter. Plant Cell Environ, 27 (9): 1112–1121
- Utriainen M, Kokko H, Auriola S, Sarrazin O, Kärenlampi S (1998). PR-10 protein is induced by copper stress in roots and leaves of a Cu/Zn tolerant clone of birch, *Betula pendula*. Plant Cell Environ, 21 (8): 821–828
- Van Loon LC, Van Kammen A (1970). Polyacrylamide disc electrophoresis of the soluble leaf proteins from *nicotiana tabacum* var. "samsun" and "samsun nn". ii. changes in protein constitution after infection with tobacco mosaic virus. Virology, 40 (2): 190–211
- Velasc R, Zharkikh A, Affourtit J, Dhingra A, Cestaro A, Kalyanaraman A, Paolo F, Satish KB, Michela T, Dmitry P, et al (2010). The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). Nat Genet, 42 (10): 833–839
- Wang CS, Huang JC, Hu JH (1999). Characterization of two subclasses of PR-10 transcripts in lily anthers and induction of their genes through separate signal transduction pathways. Plant Mol Biol, 40 (5): 807–814
- Wang H, Wang H, Shao H, Tang X (2016). Recent advances in utilizing transcription factors to improve plant abiotic stress tolerance by transgenic technology. Front Plant Sci, 7 (248): 67–79
- Warner SAJ, Gill A, Draper J (1994). The developmental expression of the asparagus intracellular PR protein (*AoPRI*) gene correlates with sites of phenylpropanoid biosynthesis. Plant J, 6 (1): 31–43
- Wen YJ, He HW, Huang QS, Liang S, Bin JH (2008). Roles of pathogenesis-related protein 10 in plant defense response. Plant Physiol Commun, 44 (3): 585–592 (in Chinese with English Abstract) [温韵洁, 何红卫, 黄群声, 梁山, 宾金华(2008). 病程相关蛋白10在植物防御反应中的作用. 植物生理学报, 44 (3): 585–592]
- Xie YR, Chen ZY, Brown RL, Bhatnagar D (2010). Expression and functional characterization of two pathogenesis-related protein 10 genes from *Zea mays*. J Plant Physiol, 167 (2): 121–130
- Xu P, Jiang L, Wu J, Li W, Fan S, Zhang S (2014). Isolation and characterization of a novel pathogenesis-related protein gene (*GmPR10*) with induced expression in soybean (*Glycine max*) during infection with *Phytophthora sojae*. Mol Biol Rep, 41 (8): 4899–4909
- Xu TF, Zhao XC, Jiao YT, Wei JY, Wang L, Xu Y (2014). A pathogenesis related protein, VpPR-10.1, from *Vitis pseudoreticulata*: an insight of its mode of antifungal activity. PLoS One, 9 (4): e95102
- Xu X, Guo S, Chen K, Song H, Liu J, Guo L, Qian Q, Wang HZ (2010). A 796 bp *PsPR10* gene promoter fragment increased root-specific expression of the *GUS* reporter gene under the abiotic stresses and signal molecules in tobacco. Biotechnol Lett, 32 (10): 1533–1539
- Yoshida T, Mogami J, Yamaguchishinozaki K (2014). ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. Curr Opin Plant Biol, 21 (21C): 133–139
- Zhang G, Li YM, Zhang Y, Dong YL, Wang XJ, Wei GR, Hang LL, Kang ZS (2009). Cloning and characterization of a pathogenesis-related protein gene *TaPR10* from wheat induced by stripe rust pathogen. Sci Agric Sin, 42 (1): 110–116 (in Chinese with English Abstract) [张岗, 李依民, 张毅, 董艳玲, 王晓杰, 魏国荣, 黄丽丽, 康振生(2009). 条锈菌诱导的小麦病程相关蛋白*TaPR10*基因的克隆及特征分析. 中国农业科学, 42 (1): 110–116]
- Zhang J, Xiong AS, Erickson LR (2011). Isolation and characterization of a harvest-inducible gene *hii1*, and its promoter from alfalfa. Mol Biol Rep, 38 (1): 23–29
- Zhang RP, Wang YC, Liu GF, Li HY (2010). Cloning and characterization of a pathogenesis-related gene (*ThPR10*) from *Tamarix hispida*. Acta Biol Cracov, 52 (2): 17–25
- Zhao L, Ma LG, Wang ZS, Chen ML, Shen Y, Huang LQ (2015). Molecular cloning and characterization of a pathogenesis-related protein SmPR10-1 from *Salvia miltiorrhiza*. Acta Physiol Plant, 37 (10): 205–212

## Research progress of plant pathogenesis related protein PR-10

YANG Tao, WANG Yan\*

*Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China*

**Abstract:** PR-10, a pathogenesis-related protein induced by various biotic and abiotic stress, plays important roles in plant growth, development and response to environment stresses. The article summarized recent research progresses in terms of protein sequence of PR-10 family, structure characteristics, phylogenesis, expression regulation and biological function. We also proposed some issues and prospectives in PR10 research.

**Key words:** PR-10; phylogenesis; expression regulation; biological function

---

Received 2017-07-03 Accepted 2017-11-12

This work was supported by the National Young Natural Science Foundation of China (Grant No. 31400729).

\*Corresponding author (E-mail: wangyanxju@126.com).