



向云, 教授, 博士生导师。2001年和2004年分别获得甘肃农业大学学士和硕士学位; 2007年获得北京师范大学博士学位; 2007年在兰州大学生命科学学院参加工作, 任副教授; 2013年晋升为教授; 2010年至2011年在杜克大学做访问学者。课题组长期从事植物微丝骨架相关的研究工作, 主要开展了挖掘植物特有的微丝结合蛋白、揭示微丝骨架参与植物重要生理活动的分子机理、探索植物抗逆信号转导等方面的课题。目前已发现和报道了多个植物特有的微丝结合蛋白, 并揭示了它们参与植物有性生殖和抵御非生物胁迫的分子机制, 相关原创性研究成果已发表在 *Plant Cell*、*Molecular Plant* 等植物学主流期刊上。2017年获得国家自然科学基金委“优秀青年基金”资助, 同年入选“教育部长江学者奖励计划”青年学者。

http://lifesc.lzu.edu.cn/t/xiangyun_351.html

微丝骨架调控植物特有生理活动的研究进展

钱东 李盼盼 向云*

(细胞活动与逆境适应教育部重点实验室, 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000)

摘要 微丝骨架参与了真核生物诸多重要的生理活动。真核生物的肌动蛋白均演化自同一祖先基因, 在生化特性和调控机制上存在一定的相似性。动物和植物各自特异的生理活动和器官组成, 动物和植物细胞中微丝骨架的存在形式、微丝结合蛋白种类及微丝动态调控机制等方面存在一定的差异。该文基于植物特有的生命活动和生理过程, 重点归纳和概述了植物微丝骨架在部分植物特异生理活动中的作用机理的研究进展。

关键词 植物微丝骨架; 微丝结合蛋白; 微丝动态; 极性生长; 叶绿体和气孔运动; 有性生殖; 下胚轴

Research Advances on Actin Cytoskeleton in the Novel Physiological Process of Plants

Qian Dong, Li Panpan, Xiang Yun*

(MOE Key Laboratory of Cell Activities and Stress Adaptations, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract The actin cytoskeleton is involved in numerous physiological processes of eukaryotes. Actin is evolved from a common protist ancestor, and the biochemical characteristics and the dynamics of actin are similar in eukaryotic cells. However, there are some differences in the existing pattern of actin cytoskeleton, the type of actin binding proteins (ABPs) and the mechanisms underlying the regulation of actin dynamics between animal and plant cells owing to the diverse of cell type and physiological processes. This review will focus on the advances and summarize the function of actin in the several novel physiological processes of plants.

Keywords plant actin cytoskeleton; actin binding proteins (ABPs); actin dynamic; polar growth; chloroplast and stomatal movement; sexual reproduction; hypocotyl

国家自然科学基金(批准号: 31470283)资助的课题

*通讯作者。Tel: 0931-8915895, E-mail: xiangy@lzu.edu.cn

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No.31470283)

*Corresponding author. Tel: +86-931-8915895, E-mail: xiangy@lzu.edu.cn

网络出版时间: 2019-04-01 11:13:55

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/31.2035.Q.20190401.1113.004.html>

微丝骨架是一种广泛存在于真核细胞中的三维网络状结构,其基本组成单元是分子量约42 kDa的肌动蛋白(actin),并且actin在细胞中有两种不同的存在形式,即球状的肌动蛋白(monomeric globular actin, G-actin)和丝状的肌动蛋白(filamentous actin, F-actin)^[1]。G-actin通过成核、延伸等过程转变为F-actin, F-actin也可以通过剪切、解聚等过程转变为G-actin,或者通过成束、交联等过程进一步形成微丝束、微丝索等更加复杂的微丝结构^[1]。在不同的细胞类型或者生理活动中,微丝骨架通常呈现出各自特异的精准结构和动态变化模式。由于G-actin和F-actin自发的相互转换过程非常缓慢,不足以满足真核生物细胞内各种生理活动的需要,因而需要许多具有微丝成核、剪切、解聚、成束、交联等不同蛋白特性的肌动蛋白结合蛋白(actin binding protein, ABP)共同调控微丝骨架的形成和高度动态变化过程^[2]。因此,除了actin的相关研究外,发现和探索各种不同蛋白特性的ABPs及其功能也是揭示真核生物微丝骨架调控机制的重要内容。

1 植物微丝骨架功能的研究进展

自1966年人们首次在燕麦胚芽细胞中发现植物微丝骨架以来^[3],植物微丝骨架领域的研究逐步取得了许多重要的成果。真核生物的actin均演化自同一祖先基因,虽然在生化特性和调控机制上存在一定的相似性,但是动物和植物细胞中actin的组织类型、微丝骨架的存在形式和动态调控机制等方面都存在着不同程度的异同^[2]。例如,植物细胞中绝大多数肌动蛋白以单体形式存在,而动物细胞和酵母中则以丝状肌动蛋白为主,这可能是源于植物自身固着的特性,需要更加高效的微丝骨架动态调控方式以适应外界环境变化^[4]。此外,植物微丝骨架还参与调控花粉管和根毛的顶端极性生长、气孔保卫细胞的运动、叶绿体的运动、下胚轴的伸长、表皮细胞和表皮毛的形态建成等许多植物特有的重要生理活动^[5-12]。研究人员同时也发现了多种植物特有的微丝结合蛋白家族,这些原创性的研究成果为进一步揭示植物微丝骨架特异的调控机制奠定了良好基础^[9,13-14]。

近几十年来,植物微丝骨架的研究主要集中在肌动蛋白及微丝结合蛋白的功能鉴定、特定微丝骨架结构及动态的调控机制、微丝骨架响应和调控重

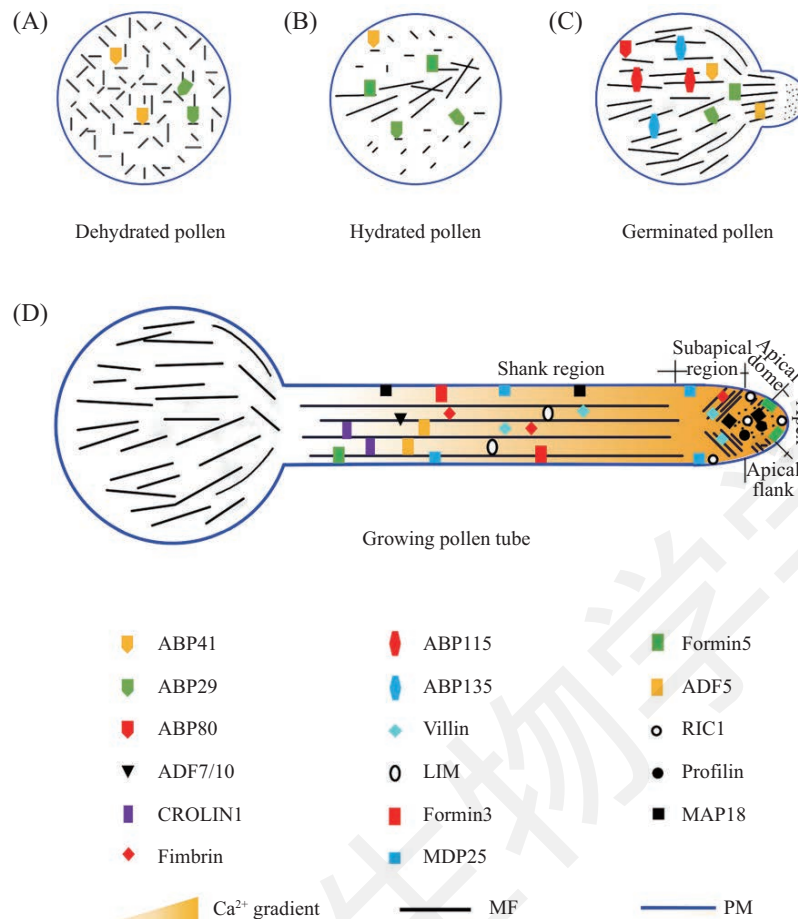
要生命活动的分子机制等方面。限于篇幅,本文仅着重围绕微丝骨架及其结合蛋白参与的部分植物特有生理活动相关研究进行概述。

1.1 微丝骨架参与花粉萌发和花粉管极性生长

有性生殖是高等植物完成世代更替的一个不可或缺环节。花粉萌发和花粉管极性生长是被子植物有性生殖所必需的,成熟的花粉散落到柱头开始水合萌发、长出花粉管,进而通过花粉管将精细胞运输到雌性生殖器官胚珠完成受精过程^[15]。药理学和遗传学研究证明,微丝骨架在上述过程中起着决定性的作用^[15-6]。例如,拟南芥肌动蛋白单体ACT11的功能缺失降低花粉粒和花粉管中微丝含量,减慢花粉萌发^[16]。此外,微丝骨架在花粉粒和花粉管不同时空呈现出各自特异的形态结构和功能(图1):在未水合的成熟花粉粒中,微丝骨架主要呈现无序的纺锤针状小体形式^[17](图1A);吸水萌发后,花粉粒中的微丝骨架迅速转变为有序的丝束状网络结构^[17](图1B);花粉管主干区(shank)的微丝骨架则主要为平行于花粉管生长轴方向的微丝束形式,并作为胞质环流的轨道从花粉管胞质到亚顶端来运输细胞器或者囊泡等^[18];花粉管亚顶端的微丝束较短、排列紧细,并且结构多样,呈现出圆环状(ring)^[19]、衣领状(collar)^[20]、流苏状 fringe)^[21]等,此类结构参与调控花粉管极性生长的速率和方向^[22-23];花粉管顶端微丝很短且高度动态,其主要负责调控囊泡的锚定和融合^[24-25](图1C和图1D)。

近年来,一系列微丝结合蛋白相继被发现参与调控了花粉萌发和花粉管极性生长过程(图1)。研究表明,有序的微丝束在花粉粒萌发沟附近聚集对于花粉萌发至关重要。例如,研究发现,拟南芥微丝解聚因子(ADF)家族成员调控微丝的蛋白特性发生了分化,其第三亚家族成员丧失了该家族蛋白保守的剪切和解聚微丝功能,并演化为成束微丝的功能^[26],新功能化的ADF5参与了花粉萌发时微丝骨架的极性建立过程,其功能缺失显著影响了花粉萌发沟附近微丝束聚集,并导致花粉萌发速率降低^[27]。最近Liu等^[28]实时观察了拟南芥花粉萌发中微丝骨架的动态变化过程,发现拟南芥微丝成核因子Formin5促进花粉萌发过程中微丝的聚合,并且这些微丝结构为囊泡运输提供动力以保障花粉的正常萌发(图1A~图1C)。

花粉管突破萌发孔后开始顶端极性生长,这一



A: 未水合的成熟花粉粒; B: 水合后的花粉粒; C: 刚萌发的花粉; D: 正在生长的花粉管。

A: the dehydrated pollen; B: the hydrated pollen; C: the germinated pollen; D: the growing pollen tube.

图1 花粉粒和花粉管中微丝骨架排布及各ABPs的功能示意图(根据参考文献[5]修改)

Fig.1 Schematic describing the regulation of actin cytoskeleton elements in the pollen grain and tube (modified from reference [5])

过程同样受到许多微丝结合蛋白的调控^[5-6](图1D)。例如, 拟南芥微丝成核蛋白Formin3、微丝成束和交联蛋白Fimbrin5和CROLIN1以及微丝解聚因子ADF5/7/10可能协同调控花粉管主干区有序的微丝结构, 上述任意一个蛋白功能的缺失均会造成花粉管生长减慢^[5-6,27,29-31], 这些ABPs可能参与维持花粉管主干区正常的胞质环流。花粉管亚顶端致密短微丝束可能参与阻止大的囊泡和细胞器进入花粉管顶端透明区, 目前已发现微丝成核蛋白Formin5、微丝成束蛋白Fimbrin4/5、微丝成束/剪切蛋白Villin2/5、微丝剪切蛋白MAP18和MDP25等共同参与调控花粉管亚顶端致密短微丝束的形成^[5-6,32-36]。例如, 拟南芥*fimbrin4/5*双缺失突变体花粉管中亚顶端刷状缘结构缺失, 花粉管变粗和变短, 极性生长丧失^[36]。此外, 微丝成核蛋白Formin5、微丝剪切蛋白Villin2/5、MAP18和RIC1等被证明参与维持花粉管顶端高度

动态的微丝结构。其中Villin2/5、MAP18和RIC1剪切微丝的活性都受到钙离子的调控, 暗示着它们调控微丝骨架的过程可能与花粉管顶端钙离子的极性分布密切相关^[33-34,37]。然而, 有关这些ABPs如何协同精细调控花粉萌发和花粉管极性生长的机制仍不太清楚。

1.2 微丝骨架调控根毛的形态发生和极性生长

根毛也是一种典型的顶端极性生长细胞, 微丝骨架在这一过程同样也发挥了重要作用。微丝骨架在具有生长活力的根毛主干区主要为平行排列的微丝束结构, 在根毛顶端区域主要是高度动态的短小微丝。在停止生长的根毛细胞中, 微丝骨架则呈现束状且贯穿于整个根毛中^[7]。研究表明, 微丝骨架的错误重排或动态紊乱均会影响根毛的形态发生和极性生长。例如, 下调表达拟南芥的ACT2或ACT8均会导致根毛变短, 并且其双突变体的根毛只形成突

起而不会进行伸长生长; ACT7的功能缺失也影响了根毛的密度^[7]。

目前, 已发现多个微丝结合蛋白参与了根毛的形态发生和极性生长。例如, 微丝成核蛋白Formin8和ARP2/3复合体单独或协同调节根毛中微丝含量、根毛的起始和极性生长^[7,38-39]。Dong等^[40]的研究发现, 拟南芥ADF1参与调控根毛主干区微丝束组织排列并影响根毛长度。前纤维蛋白Profilin是一类重要的单体肌动蛋白结合蛋白, 其过表达或缺失均会产生较长的根毛^[7]。但是, 目前对于Profilin如何调控根毛生长的机制还不清楚, 研究人员推测, Profilin可能通过为Formin促进的微丝伸长过程提供单体肌动蛋白^[7]。Zhang等^[41]的研究发现, 拟南芥Villin4通过调节根毛主干区域的微丝束并影响了胞质环流的速率, 从而控制根毛的长度。最近的研究还发现, MAP18通过剪切微丝调控根毛顶端微丝动态, 影响了根毛中细胞核的正确定位, 从而调控根毛的极性生长^[42]。

1.3 微丝骨架影响气孔保卫细胞的运动

气孔是植物特有的细胞类型, 一般具有1对肾形保卫细胞构成的小孔结构, 有的还具有1~2对副卫细胞^[43]。保卫细胞是植物特化的表皮细胞, 可以感受来自叶片周围的环境变化, 并能够通过调节自身膨压的变化来控制气孔的开闭, 进而调控水分利用效率和光合作用的动态平衡^[44]。研究发现, 开放的气孔保卫细胞内微丝骨架主要为横向辐射状的排列方式, 而在闭合的气孔保卫细胞内微丝骨架则沿保卫细胞纵向排列或随机排列, 并且保卫细胞中微丝骨架排布的有序转换过程直接影响了气孔的开闭运动^[8-9]。

Jiang等^[8]报道, 微丝成核蛋白ARP2/3复合体成员ARPC2的突变造成微丝动态紊乱, 形成更稳定的微丝束, 导致保卫细胞内微丝重排速率减慢并最终延迟气孔的关闭。Li等^[45]的研究发现, 该复合物成员ARP2和ARP3的突变造成微丝稳定性增加, 从而减缓液泡的融合, 最终推迟气孔的开放。进一步的研究揭示, 该复合物成员ARPC4和ARPC5的缺失突变体中微丝骨架动态减慢, 从而造成ABA诱发的H₂O₂产生推迟, 进而推迟气孔的关闭^[46]。另外, Zhao等^[9]发现并命名了一个植物特有的微丝结合蛋白——SCAB1, 此蛋白在体内都具有成束和稳定微丝的蛋白活性, 其功能缺失显著降低了突变体

保卫细胞中微丝骨架的稳定性, 并导致保卫细胞对ABA敏感性降低; 在气孔闭合过程中, *scab1*突变体保卫细胞内微丝骨架的排列方向转化速率显著减低, 并且气孔的闭合速率也低于野生型。

最近, Zhao等^[47]和Qian等^[48]分别发现, 拟南芥ADF家族成员ADF4和ADF5通过调控微丝动态排布影响气孔运动。Zhao等^[47]发现, ABA通过拟南芥酪氨酸激酶CKL2调控ADF4的微丝解聚活性进而精准调节微丝动态变化。Qian等^[48]发现, ABA和干旱也可以通过其下游转录因子ABF/AREB家族蛋白在转录水平调节ADF5的表达量, 进而精准调控微丝动态变化。这表明, 微丝骨架可能是ABA和干旱信号通路的下游分子, 可以分别在转录水平和蛋白翻译后修饰水平通过调节微丝结合蛋白活性和表达量来调节微丝动态以控制气孔的运动。

1.4 微丝骨架参与叶绿体的运动

叶绿体是植物进行光合作用的场所, 叶绿体可以通过运动来感受光的变化^[49]。例如, 叶绿体在弱光条件下需要通过聚集运动来吸收更多的光能, 而叶绿体在强光条件下也可以通过躲避运动避免光损伤^[49]。Kadota等^[50]发现, 一类短的微丝特异地集聚在叶绿体包被膜上, 直接参与调控叶绿体的定位和运动, 并将这种结构定义为叶绿体微丝(chloroplast-actin filaments, CP-actin filaments)。研究发现, 叶绿体微丝的维持依赖于微丝结合蛋白——叶绿体特异锚定蛋白1(CHUP1)的精准调节, CHUP1的功能缺失导致叶绿体微丝不能正确形成, 进而影响叶绿体运动。Whippo等^[10]在研究微丝重排影响叶绿体运动过程中发现, 拟南芥THRUMIN1具有质膜和光调控的微丝共定位的蛋白活性, 其在体外可以直接结合和束化微丝, 是一个植物所特有的微丝结合和成束蛋白。

1.5 微丝骨架参与表皮细胞和表皮毛的形态建成

植物叶片表皮主要由三类细胞组成, 即表皮细胞、保卫细胞和表皮毛, 其中表皮细胞占绝大多数^[51]。植物叶片表皮细胞主要感知外界刺激、传递信号、保护植物水分以防丧失和免受病菌侵害^[52]。表皮细胞的特点是多个lobe和neck相互衔接或成镶嵌状紧密排列, 因而也被称为“铺路石样细胞”或“铺路板细胞”^[12]。研究表明, 微丝骨架在表皮细胞发育过程中至关重要。例如, Fu等^[12]的研究发现, ROP-GTP酶通过其下游RIC4和RIC1分别控制微丝和微管的聚

合和解聚来维持表皮细胞lobe和neck的形成和维持。微丝成核蛋白复合体ARP2/3 complex通过调节微丝形成和微丝束在细胞内的空间排布来控制表皮细胞的发育, 其功能缺失突变体出现了表皮细胞lobe减少等表型^[39]。

表皮毛是一种特化的表皮细胞, 一般具有2~4个分叉, 参与植物抵御生物和非生物胁迫^[53]。研究表明, 微管骨架调控表皮毛分支数目, 而微丝骨架主要影响表皮毛的伸长^[53]。例如, 微丝成核因子ARP2/3 complex缺失导致表皮毛长度变短但不会影响其分支^[39,54]。Tian等^[55]的研究发现, 植物特异的马达蛋白KCBP具有结合微丝和微管的双重功能, 其功能缺失突变体的表皮毛表现出长度减短和分支减少两种表型。

1.6 微丝骨架参与下胚轴伸长生长

植物下胚轴是子叶和根之间的胚性部分, 担负着植物地上地下水、养分和各种激素等物质的运输任务, 同时, 下胚轴生长还有利于种子萌发突破种皮和破土推出子叶进行光合作用^[56]。下胚轴细胞一般只进行伸长生长, 并且微丝骨架被证明参与调控该过程。拟南芥下胚轴上中下三个部分的细胞生长速率不同, 其中上部细胞生长最快, 基部细胞速率最慢; 与此相对应的是上部分表皮细胞中微丝骨架动态变化最快, 基部最慢, 这表明, 微丝骨架动态变化调节下胚轴生长速率^[11]。Dong等^[40]跟Zhao等^[57]的研究发现, 拟南芥微丝解聚因子ADF1调控下胚轴细胞中微丝骨架的稳定性, 进而调节下胚轴细胞伸长, 并且该过程受到磷酸酶14-3-3 λ 的调控。此外, Li等^[58]的研究发现, 微丝封端蛋白(capping protein)参与调控微丝重塑速率并控制下胚轴生长, 其蛋白活性受到磷脂酸所抑制, 表明微丝骨架可能通过感受膜的磷脂信号调控下胚轴生长。

2 结语

经过学者们几十年的研究, 植物微丝骨架相关领域的工作取得了长足发展, 特别是在以被子植物花粉管为实验体系的研究中, 植物微丝骨架动态的调节机制和生理学功能已被较深入地揭示和阐明。但是目前对于微丝骨架在植物其他特有生理活动中的功能和分子调控机制仍然不清楚, 尤其是微丝骨架如何参与植物生长发育和响应各种环境变化及信号分子等重要生理活动中的功能还知之甚少。另外,

植物微丝骨架的结构紊乱或动态改变均会影响细胞的形态建成及相关生理活动, 但是目前植物微丝骨架的结构改变及动态变化是如何感知上游信号和影响下游生理活动还有待深入研究。例如, 微丝骨架是如何精确控制囊泡运输和物质运输? 各种信号分子如何特异地调控微丝骨架动态变化? 现阶段植物微丝结合蛋白的研究主要集中在单个ABP的蛋白特性和生理功能上, 而对于多种微丝结合蛋白如何共同调控微丝骨架的结构和动态变化仍不清楚。此外, 目前仅有少数植物特有的微丝结合蛋白被发现, 有待利用药理学、遗传学、生物化学、显微成像等多种研究方法和手段进一步挖掘和鉴定更多植物特有的微丝结合蛋白, 以期更加深入揭示植物微丝骨架特有的调控机制。

参考文献 (References)

- 1 Blanchoin L, Boujemaa-Paterski R, Sykes C, Plastino J. Actin dynamics, architecture, and mechanics in cell motility. *Physiol Rev* 2014; 94(1): 235-63.
- 2 Blanchoin L, Boujemaa-Paterski R, Henty JL, Khurana P, Staiger CJ. Actin dynamics in plant cells: a team effort from multiple proteins orchestrates this very fast-paced game. *Curr Opin Plant Biol* 2010; 13(6): 714-23.
- 3 许萍, 张丕方. 微丝骨架的研究进展. *植物学通报*(Xu Ping, Zhang Pifang, *Advances of the studies of microfilament cytoskeleton*) 1995; 12(S1): 37-41.
- 4 Snowman BN, Kovar DR, Shevchenko G, Franklin-Tong VE, Staiger CJ. Signal-mediated depolymerization of actin in pollen during the self-incompatibility response. *Plant Cell* 2002; 14(10): 2613-26.
- 5 Fu Y. The cytoskeleton in the pollen tube. *Curr Opin Plant Biol* 2015; 28: 111-9.
- 6 Qu X, Jiang Y, Chang M, Liu X, Zhang R, Huang S. Organization and regulation of the actin cytoskeleton in the pollen tube. *Front Plant Sci* 2015; 5: 786.
- 7 Pei W, Du F, Zhang Y, He T, Ren H. Control of the actin cytoskeleton in root hair development. *Plant Sci* 2012; 187: 10-8.
- 8 Jiang K, Sorefan K, Deeks MJ, Bevan MW, Hussey PJ, Hetherington AM. The ARP2/3 complex mediates guard cell actin reorganization and stomatal movement in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2012; 24(5): 2031-40.
- 9 Zhao Y, Zhao S, Mao T, Qu X, Cao W, Zhang L, *et al*. The plant-specific actin binding protein SCAB1 stabilizes actin filaments and regulates stomatal movement in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2011; 23(15): 2314-30.
- 10 Whippo CW, Khurana P, Davis PA, DeBlasio SL, DeSloover D, Staiger CJ, *et al*. THRUMIN1 is a light-regulated actin-bundling protein involved in chloroplast motility. *Curr Biol* 2011; 21(1): 59-64.
- 11 Henty JL, Bledsoe SW, Khurana P, Meagher RB, Day B, Blanchoin L, *et al*. *Arabidopsis* actin depolymerizing factor4 modulates the stochastic dynamic behavior of actin filaments

- in the cortical array of epidermal cells. *Plant Cell* 2011; 23(10): 3711-26.
- 12 Fu Y, Gu Y, Zheng Z, Wasteneys G, Yang Z. *Arabidopsis* interdigitating cell growth requires two antagonistic pathways with opposing action on cell morphogenesis. *Cell* 2005; 120(5): 687-700.
- 13 Deeks MJ, Calcutt JR, Ingle EK, Hawkins TJ, Chapman S, Richardson AC, *et al.* A superfamily of actin-binding proteins at the actin-membrane nexus of higher plants. *Curr Biol* 2012; 22(17): 1595-600.
- 14 钱东, 向云. 植物特有微丝结合蛋白研究进展. *中国科学: 生命科学*[Qian Dong, Xiang Yun. Novel actin-binding-proteins in plants. *Scientia Sinica (Vita)*] 2017; 47(8): 829-38.
- 15 Cheung AY, Wu HM. Pollen-tube guidance-right on target. *Science* 2001; 293(5534): 1441-2.
- 16 Chang M, Huang S. *Arabidopsis* ACT11 modifies actin turnover to promote pollen germination and maintain the normal rate of tube growth. *Plant J* 2015; 83(3): 515-27.
- 17 Wang T, Xiang Y, Hou J, Ren HY. ABP41 is involved in the pollen tube development via fragmenting actin filaments. *Mol Plant* 2008; 1(6): 1048-55.
- 18 Hepler PK, Vidali L, Cheung AY. Polarized cell growth in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol* 2001; 17: 159-87.
- 19 Kost B, Spielhofer P, Chua NH. A GFP-mouse talin fusion protein Labels plant actin filaments *in vivo* and visualizes the actin cytoskeleton in growing pollen tubes. *Plant J* 1998; 16(3): 393-401.
- 20 Gibbon BC, Kovar DR, Staiger CJ. Latrunculin B has different effects on pollen germination and tube growth. *Plant Cell* 1999; 11(12): 2349-63.
- 21 Lovy-Wheeler A, Wilsen KL, Baskin TI, Hepler PK. Enhanced fixation reveals the apical cortical fringe of actin filaments as a consistent feature of the pollen tube. *Planta* 2005; 221(1): 95-104.
- 22 Dong HJ, Pei WK, Ren HY. Actin fringe is correlated with tip growth velocity of pollen tubes. *Mol Plant* 2012; 5(5): 1160-2.
- 23 Rounds CM, Hepler PK, Winship LJ. The apical actin fringe contributes to localized cell wall deposition and polarized growth in the lily pollen tube. *Plant Physiol* 2014; 166(1): 139-51.
- 24 Zhang M, Zhang R, Qu X, Huang S. *Arabidopsis* FIM5 decorates apical actin filaments and regulates their organization in the pollen tube. *J Exp Bot* 2016; 67(11): 3407-17.
- 25 Qu X, Zhang R, Zhang M, Diao M, Xue Y, Huang S. Organizational innovation of apical actin filaments drives rapid pollen tube growth and turning. *Mol Plant* 2017; 10(7): 930-47.
- 26 Nan Q, Qian D, Niu Y, He YX, Tong SF, Niu ZM, *et al.* Plant actin depolymerizing factors possess opposing biochemical properties arising from key amino acid changes throughout evolution. *Plant Cell* 2017; 29(2): 395-408.
- 27 Zhu J, Nan Q, Qin T, Qian D, Mao TL, Yuan SJ, *et al.* Higher-ordered actin structures remodeled by *Arabidopsis* ACTIN-DEPOLYMERIZING FACTOR5 are important for pollen germination and pollen tube growth. *Mol Plant* 2017; 10(8): 1065-81.
- 28 Liu C, Zhang Y, Ren H. Actin polymerization mediated by AtFH5 directs the polarity establishment and vesicle trafficking for pollen germination in *Arabidopsis*. *Mol Plant* 2018; 11(11): 1389-99.
- 29 Ye JR, Zheng YY, Yan A, Chen NZ, Wang ZK, Huang SJ, *et al.* *Arabidopsis* Formin3 directs the formation of actin cables and polarized growth in pollen tubes. *Plant Cell* 2009; 21(12): 3868-84.
- 30 Su H, Zhu J, Cai C, Pei WK, Wang JJ, Dong HJ, *et al.* FIMBRIN1 is involved in lily pollen tube growth by stabilizing the actin fringe. *Plant Cell* 2012; 24(11): 4539-54.
- 31 Zheng YY, Xie YR, Jiang YX, Qu XL, Huang SJ. *Arabidopsis* ACTIN-DEPOLYMERIZING FACTOR7 severs actin filaments and regulates actin cable turnover to promote normal pollen tube growth. *Plant Cell* 2013; 25(9): 3405-23.
- 32 Cheung AY, Niroomand S, Zou YJ, Wu HM. A transmembrane formin nucleates subapical actin assembly and controls tip-focused growth in pollen tubes. *Proc Natl Acad Sci USA* 2010; 107(37): 16390-5.
- 33 Qu XL, Zhang H, Xie YR, Wang J, Chen NZ, Huang SJ. *Arabidopsis* villins promote actin turnover at pollen tube tips and facilitate the construction of actin collars. *Plant Cell* 2013; 25(5): 1803-17.
- 34 Zhu L, Zhang Y, Kang E, Xu Q, Wang M, Rui Y, *et al.* MAP18 regulates the direction of pollen tube growth in *Arabidopsis* by modulating F-actin organization. *Plant Cell* 2013; 25(3): 851-67.
- 35 Qin T, Liu XM, Li JJ, Sun JB, Song LN, Mao TL. *Arabidopsis* microtubule-destabilizing protein25 functions in pollen tube growth by severing actin filaments. *Plant Cell* 2014; 26(1): 325-39.
- 36 Su H, Feng H, Chao X, Ding X, Nan Q, Wen CH, *et al.* Fimbrins 4 and 5 act synergistically during polarized pollen tube growth to ensure fertility in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* 2017; 58(11): 2006-16.
- 37 Zhou Z, Shi H, Chen B, Zhang R, Huang S, Fu Y. *Arabidopsis* RIC1 severs actin filaments at the apex to regulate pollen tube growth. *Plant Cell* 2015; 27(4): 1140-61.
- 38 Yi K, Guo C, Chen D, Zhao B, Yang B, Ren HY. Cloning and functional characterization of a formin-like protein (AtFH8) from *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 2005; 138(2): 1071-82.
- 39 Mathur J, Mathur N, Kernebeck B, Hulskamp M. Mutations in actin-related proteins 2 and 3 affect cell shape development in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2003; 15(7): 1632-45.
- 40 Dong CH, Kost B, Xia G, Chua NH. Molecular identification and characterization of the *Arabidopsis* AtADF1, AtADF5 and AtADF6 genes. *Plant Mol Biol* 2001; 45(5): 517-27.
- 41 Zhang Y, Xiao Y, Du F, Cao L, Dong H, Ren H. *Arabidopsis* VILLIN4 is involved in root hair growth through regulating actin organization in a Ca²⁺-dependent manner. *New Phytol* 2011; 190(3): 667-82.
- 42 Kang E, Zheng M, Zhang Y, Yuan M, Yalovsky S, Zhu L, *et al.* The microtubule-associated protein MAP18 affects ROP2 GTPase activity during root hair growth. *Plant Physiol* 2017; 174(1): 202-22.
- 43 Bergmann DC, Sack FD. Stomatal development. *Annu Rev Plant Biol* 2007; 58: 163-81.
- 44 Schroeder JI, Allen GJ, Hugouvieux V, Kwak JM, Waner D. Guard cell signal transduction. *Annu Rev Plant Physiol* 2001; 52: 627-58.

- 45 Li LJ, Ren F, Gao XQ, Wei PC, Wang XC. The reorganization of actin filaments is required for vacuolar fusion of guard cells during stomatal opening in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ* 2013; 36(2): 484-97.
- 46 Li X, Li JH, Wang W, Chen NZ, Ma TS, Xi YN, *et al.* ARP2/3 complex-mediated actin dynamics is required for hydrogen peroxide-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ* 2014; 37(7): 1548-60.
- 47 Zhao S, Jiang Y, Zhao Y, Huang S, Yuan M, Zhao Y, *et al.* Casein KINASE1-LIKE PROTEIN2 regulates actin filament stability and stomatal closure via phosphorylation of actin depolymerizing factor. *Plant Cell* 2016; 28(6): 1422-39.
- 48 Qian D, Zhang Z, He JX, Zhang P, Ou XB, Li T, *et al.* *Arabidopsis* ADF5 promotes stomatal closure by regulating actin cytoskeleton remodeling in response to ABA and drought stress. *J Exp Bot* 2018; doi: 10.1093/jxb/ery385.
- 49 Kasahara M, Kagawa T, Oikawa K, Suetsugu N, Miyao M, Wada M. Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature* 2002; 420(6917): 829-32.
- 50 Kadota A, Yamada N, Suetsugu N, Hirose M, Saito C, Shoda K, *et al.* Short actin-based mechanism for light-directed chloroplast movement in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2009; 106(31): 13106-11.
- 51 Basu D, Le J, Zakharova T, Mallery EL, Szymanski DB. A SPIKE1 signaling complex controls actin-dependent cell morphogenesis through the heteromeric WAVE and ARP2/3 complexes. *Proc Natl Acad Sci USA* 2008; 105(10): 4044-9.
- 52 Guimil S, Dunand C. Cell growth and differentiation in *Arabidopsis* epidermal cells. *J Exp Bot* 2007; 58(14): 3829-40.
- 53 Hülskamp M. Plant trichomes: a model for cell differentiation. *Nature Reviews Mol Cell Biol* 2004; 5(6): 471-80.
- 54 Le J, Mallery EL, Zhang C, Brankle S, Szymanski DB. *Arabidopsis* BRICK1/HSPC300 is an essential WAVE-complex subunit that selectively stabilizes the Arp2/3 activator SCAR2. *Curr Biol* 2006; 16(9): 895-901.
- 55 Tian J, Han L, Feng Z, Wang G, Liu, WW, Ma YP, *et al.* Orchestration of microtubules and the actin cytoskeleton in trichome cell shape determination by a plant-unique kinesin. *eLife* 2015; 4: e09351.
- 56 Von Arnim A, Deng XW. Light control of seedling development. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 1996; 47: 215-43.
- 57 Zhao S, Zhao Y, Guo Y. 14-3-3 lambda protein interacts with ADF1 to regulate actin cytoskeleton dynamics in *Arabidopsis*. *Sci China Life Sci* 2015; 58(11): 1142-50.
- 58 Li J, Henty-Ridilla JL, Huang S, Wang X, Blanchoin L, Staiger CJ. Capping protein modulates the dynamic behavior of actin filaments in response to phosphatidic acid in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 2012; 24(9): 3742-54.