

扩展蛋白与植物抗逆性关系研究进展

赵美荣¹, 李永春¹, 王玮^{2,*}

¹赤峰学院生命科学学院, 内蒙古赤峰024000; ²山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

摘要: 扩展蛋白是一种细胞壁蛋白, 可调节细胞壁的松弛和伸展。目前研究表明, 扩展蛋白几乎参与调节植物生长发育的整个进程。扩展蛋白还与植物的多种抗性反应有关, 在植物对干旱、高盐以及病虫害等生物胁迫和非生物胁迫响应方面起着重要的调节作用。干旱胁迫下扩展蛋白基因的表达与植物的抗旱性有一定的关系; 植物的耐盐性受到扩展蛋白基因表达的影响; 淹水促进植物的伸长生长与扩展蛋白的表达密切相关; 扩展蛋白调节细胞壁松弛为植物抗病性研究提供了新的思路。

关键词: 扩展蛋白; 细胞壁; 胁迫响应

Research Progress on Relationship between Expansin and Plant Resistance

ZHAO Mei-Rong¹, LI Yong-Chun¹, WANG Wei^{2,*}

¹College of Life Sciences, Chifeng University, Chifeng, Inner Mongolia 024000, China; ²State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: As a cell wall protein, expansin causes cell wall loosening and extension. The advancements of expansins support that expansins play an important role in physiological process of plant growth. Many studies suggested that expansin was involved in plant response to some biotic or abiotic stress, such as drought, salt and diseases. Under drought stress, the expression of expansin gene is related to drought resistance. Salt resistance is affected by expansin gene expression. Submergence induced elongation results from expansin accumulation. Cell wall loosening regulated by expansin provide a new way for plant disease resistance.

Key words: expansin; cell wall; stress response

1992年, 美国宾夕法尼亚大学Daniel J. Cosgrove实验室从黄瓜(*Cucumis sativus*)细胞壁中分离得到了两种细胞壁蛋白, CsEXP1和CsEXP2, 它们可以在酸性条件下诱导离体细胞壁的扩张生长, 这类蛋白被命名为“扩展蛋白”(expansins) (McQueen-Mason等1992)。从此开始了细胞壁扩展蛋白的研究工作。业已证明, 扩展蛋白广泛存在于双子叶和单子叶植物中。扩展蛋白的发现给经典的“酸生长”机制的研究带来了新的生机。目前, 扩展蛋白被认为是体外唯一能使热失活细胞壁恢复伸展的细胞壁松弛酶, 是调节“酸生长”的关键因子。

1 扩展蛋白概述

序列分析表明扩展蛋白有一个庞大的基因家族。人们将与CsEXP1和CsEXP2序列类似的扩展蛋白归为 α -expansin。随后又鉴定出 β -expansin, 包括编码group-I的花粉过敏源。后来 α -和 β -expansins家族分别被重命名为expansin A (EXPA)和expansin B (EXPB)。拟南芥和水稻全基因组的获得又鉴定出另外两个家族的扩展蛋白, 分别命名为

expansin-like A (EXLA)和expansin-like B (EXLB) (Kende等2004)。在植物界以外还发现了其他与扩展蛋白类似的基因序列(Kim等2009; Lee等2010), 现将他们归类于expansin-like X (EXLX)家族。

作为一种细胞壁蛋白, 扩展蛋白不是结构蛋白, 而是一种酶蛋白, 但不具有蛋白水解酶的活性, 其作用机制一般认为是扩展蛋白通过打断细胞壁纤维素与半纤维素之间的非共价键, 促使它们之间相互位移, 从而引起细胞壁伸展。Cosgrove (2000)提出了一种关于扩展蛋白作用模式的假说(图1), 认为扩展蛋白弱化细胞壁多聚糖间的非共价键, 导致一些聚合体滑动。扩展蛋白利用细胞壁上的机械能, 催化细胞壁聚合体发生缓慢滑动。扩展蛋白可能沿着纤维素微纤丝的表面进行侧向扩散运动, 到达微纤丝的表面以后, 使其周围与基质的

收稿 2012-03-23 修定 2012-04-20

资助 国家自然科学基金(30671259)。

* 通讯作者(E-mail: wangw@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8246166)。

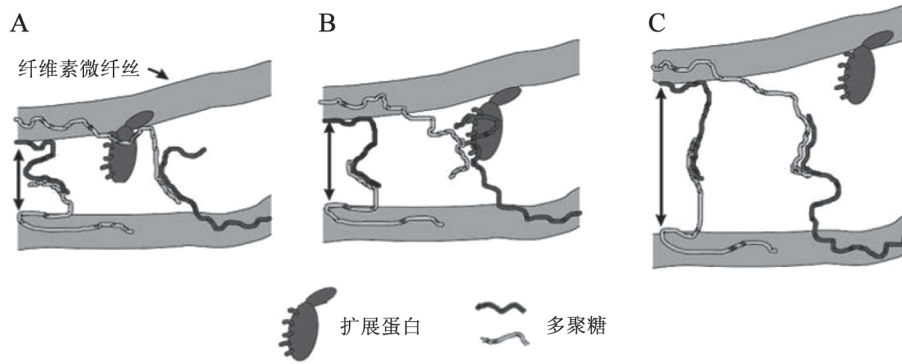


图1 扩展蛋白的细胞壁松弛作用模式

Fig.1 A model of expansin's wall-loosening action

参考Cosgrove (2000)文献并作修改。细胞壁上的纤维素微纤丝与多糖之间以及多糖分子之间相互结合。扩展蛋白可打断多糖与纤维素微纤丝表面的结合(A)或多糖之间的结合(B),在膨压引起的机械压力作用下,扩展蛋白促使细胞壁多聚体位移(C),并使多聚体在结合处相互滑动(B和C比较)。

连接松弛,从而引起链式运动和压力释放。

图2显示了扩展蛋白与细胞壁其他成分之间的相互作用(Cosgrove 1998; 高英和王学臣2005)。细胞壁多糖被分泌到细胞表面与纤维素微纤丝组装成一定的结构。质膜上的 H^+ -ATP酶将 H^+ 泵出细胞,使细胞壁的pH值降低,活化了扩展蛋白和其他一些酸依赖的酶。扩展蛋白被认为能够引起缠绕在纤维素微纤丝表面上的基质多糖释放一些短的多糖片段,从而使纤维素微纤丝与基质多糖之间能够相互滑动。其他细胞壁蛋白如内切葡聚糖酶就把基质多糖切成较小的片段,从而导致了细胞壁的软化,内切木葡聚糖基转移酶又能将

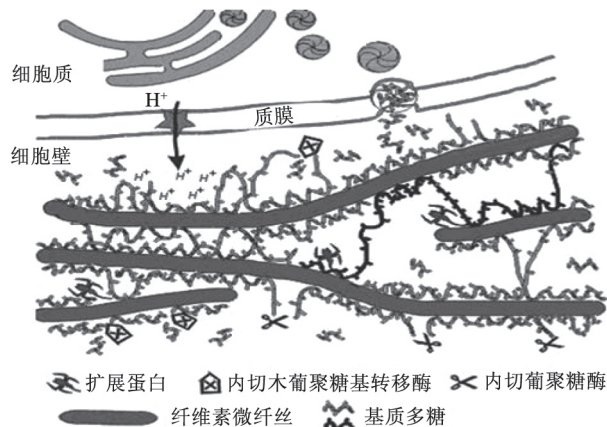


图2 扩展蛋白与细胞壁其他成分的相互作用

Fig.2 A model of interaction between expansin and other wall components

参考Cosgrove (1998)文献并作修改。

短糖片段连接成长的多糖片段。总之,扩展蛋白的作用机理还在进一步的探索之中。

扩展蛋白的功能主要表现在两个方面:一是诱导植物细胞壁长期的、不可逆伸展(塑性伸展);二是提高植物细胞壁的胁迫松弛能力。扩展蛋白促进细胞壁伸展和松弛的作用首先表现在对植物生长发育过程的调节方面。大量研究表明,扩展蛋白的基因转录、蛋白翻译等水平与植株的生长表现出很高的相关性(Vreeburg等2005; Sasidharan等2008)。改变扩展蛋白基因表达可以调控植株生长模式,例如,Choi等(2003)用诱导型启动子构建了*OsEXPA4*基因的正、反义表达载体转化水稻,转基因植株的生长和*OsEXPA4*诱导表达之间表现出密切的相关性。另外,扩展蛋白与叶片发育(Muller等2007; Sloan等2009)、种子萌发与形成(Arana等2006)、根系生长和根毛发育(Kwasniewski和Szarejko 2006)、果实成熟(Xie等2009)、器官脱落(Belfield等2005)、气孔运动(Zhang等2011)等植物的整个生长发育进程密切相关。

2 扩展蛋白与植物抗逆性

近年来的研究发现,扩展蛋白基因的表达与植物许多抗性反应有关,推测扩展蛋白可能在植物对干旱、高盐以及病虫害等生物胁迫和非生物胁迫响应方面起着重要的作用。

2.1 扩展蛋白与植物抗旱性

干旱是植物生长过程中经常遇到的逆境胁迫,近年来,由于气候变化等诸多因素,旱害呈现逐年

加重的趋势。干旱条件下植物最明显的表现是生长抑制,除膨压以外,植物细胞壁可能在调控植物细胞延伸生长对水分亏缺的应答方面具有更重要的作用(李连朝和王学臣1998)。一些扩展蛋白基因的表达受干旱胁迫调节。例如,在严重水分胁迫下,玉米(*Zea mays*)中与生长相关的扩展蛋白基因下调表达,估计水分亏缺抑制的叶片伸展与扩展蛋白基因下调表达有关(Muller等2007)。在低水势下生长的玉米,其根尖特异地积累了至少3种扩展蛋白(Wu等2001)。干旱条件下水稻根尖和侧根的快速生长主要是由于扩展蛋白基因*OsEXP2*的表达,扩展蛋白可维持水稻根尖细胞壁继续伸展(Yang等2004)。复苏植物*C. plantagineum*叶片细胞壁在干旱条件下扩展能力明显增高,其扩展蛋白的活性也相应地提高,这与*CplEXPA1*的表达密切相关。表明在脱水和复水的过程中,扩展蛋白起着调节*C. plantagineum*细胞壁伸展的重要作用。扩展蛋白不仅增大了干旱条件下*C. plantagineum*细胞壁的弹性,而且在细胞壁多聚物氢键的断裂和再生过程中起着塑造细胞壁的作用(Jones和McQueen-Mason 2004)。Sabirzhanova等(2005)通过斑点杂交(dot-blot)分析发现,在聚乙二醇模拟的干旱条件下,玉米叶片中扩展蛋白基因转录水平提高,推测扩展蛋白特异调节细胞壁松弛。这对于快速适应水分胁迫有作用。在小麦中,水分胁迫促进了胚芽鞘扩展蛋白基因的表达,并且在蛋白水平上增加了扩展蛋白丰度(Gao等2008; Zhao等2011)。过量表达小麦扩展蛋白基因*TaEXPB23*的烟草抗旱性提高(Li等2011)。徐筱等(2010a)分析了不同翦股颖草坪草品种在干旱环境下*AsEXPI*基因的表达,发现*AsEXPI*的表达与草坪草品种的抗旱性呈显著正相关关系。

以上研究结果表明,扩展蛋白基因的表达对水分胁迫产生响应,干旱胁迫下植物通过提高扩展蛋白的表达水平,增加细胞壁的韧性,以舒缓水分胁迫对细胞造成的压力,从而对于缺水条件下细胞伸长生长可能起着重要作用。

2.2 扩展蛋白与植物耐盐性

土壤盐渍化造成了植物生境条件的变化,严重影响了植物的生长过程和干物质积累。有研究表明,扩展蛋白在植物生长对盐胁迫的响应过程

中起作用。玉米是一种盐敏感植物。在高盐条件下,玉米叶片细胞的伸长生长与其扩展蛋白基因*ZmEXPA1*的表达上调相关(Veselov等2008)。Pittann等(2009)分析了两种抗盐性不同的玉米,盐敏感的‘Pioneer 3906’和抗盐性的‘SR03’,在盐胁迫下叶片生物量的变化,结果表明,两种玉米生物量在盐胁迫下降程度不同,与其EXPB蛋白表达量密切相关。在100 mmol·L⁻¹ NaCl胁迫下,盐敏感玉米茎生长抑制与EXPB丰度降低呈正相关,与此同时*ZmExpB2*、*ZmExpB6*和*ZmExpB8*基因表达下调;而抗盐玉米品种的茎在盐胁迫下能够继续生长,作者认为是其EXPB丰度保持稳定以及*ZmExpB2*、*ZmExpB6*和*ZmExpB8*基因表达上调的结果(Geilfus等2010)。然而,对过表达扩展蛋白基因的拟南芥的研究表明,*AtEXP3*和*AtEXP-β1*的过表达增加了拟南芥对盐胁迫的敏感性,转基因株系在含有250 mmol·L⁻¹ NaCl的培养基上只能生存一周。但是2个基因的作用机制不同,*AtEXP3*的过表达导致了植物体内积累较多的活性氧,而*AtEXP-β1*的过表达则是降低了胁迫响应基因*COR15a*和*KIN1*的表达,从而使转基因株系抗盐性下降(Kwon等2008)。王辉等(2010)研究发现,在具有富集重金属作用的植物商陆(*Phytolacca acinosa*)中,扩展蛋白基因*PaEXPI*的表达在高盐胁迫下下调。基因序列分析表明*PaEXPI*的作用与拟南芥*TaEXPA1*类似,与气孔闭合有一定关系(赵萍等2006)。因此推测,在胁迫作用下,为了适应环境的变化,*PaEXPI*的表达量降低,降低了气孔开度,从而降低了呼吸作用和蒸腾作用。

总之,在盐胁迫条件下,某些扩展蛋白基因的表达增加有利于植物对高盐胁迫的适应;然而,也有一些扩展蛋白的上调提高了植物对盐胁迫的敏感性。由于扩展蛋白是一个庞大的基因家族,不同的扩展蛋白作用不同,如何利用扩展蛋白在植物抗盐性中的作用还有待进一步探讨。

2.3 扩展蛋白与淹水条件下植物的生长

淹水条件下,植物根部缺氧往往诱导茎迅速生长,以便快速到达水面之上。有研究表明,与细胞壁伸展有关的扩展蛋白在水淹诱导的植物快速生长过程中起重要作用。Huang等(2000)发现,在水淹条件下,*OsEXP2*和*OsEXP4*响应缺氧环境上调

表达,促使水稻植株快速生长以达到水面以上。Sasayama等(2009)研究表明,水淹条件下,快速伸长的水稻节间一旦暴露在空气中,其伸长速率明显下降,与之伴随的是细胞壁对扩展蛋白的敏感性降低。蕨类植物满江红(*Regnellidium diphyllum*)在水淹诱导下的花轴快速伸长生长与扩展蛋白基因*Rd-EXPI*上调表达相关(Kim等2000)。Vriezen等(2000)研究表明,耐水淹的植物*Rumex palustris*在水淹条件下,叶柄表现为偏下生长,其*RpEXPA1*的表达也相应的增加;然而,在不耐水淹的植物*Rumex acetosa*中没有发现扩展蛋白被诱导表达的现象。因此推测,扩展蛋白以及细胞壁对扩展蛋白的敏感性,在提高细胞壁伸展能力,促进植物伸长生长方面有重要作用。

2.4 扩展蛋白与生物胁迫

扩展蛋白作为细胞壁松弛剂也参与了植物对生物胁迫的响应过程。

菌根真菌和固氮细菌与植物之间发生相互作用,这对于研究植物对生物环境的响应非常重要。研究表明,在菌根菌和固氮菌侵染植物根的过程中,扩展蛋白对根瘤的形成起着重要的作用。Balestrini等(2005)分析了在菌根菌存在以及对照情况下,利用CsEXPA1和CsEXPA2的抗体免疫检测黄瓜扩展蛋白在根中的定位与表达,证明了菌根特异性扩展蛋白的存在,并推测扩展蛋白在真菌侵染细胞,使细胞扩展的过程中起作用。

植物遭受病原菌侵染时,其细胞壁结构发生变化以阻止或限制病原菌侵染及传播(徐筱等2010b)。果实对病原菌的敏感性随着成熟程度而逐渐增加,成熟果实防御病原菌的能力相对于未成熟的果实较弱。在果实成熟过程中,细胞壁多聚糖网络结构的重新排列会影响植物对病原菌的感应。研究番茄果实成熟过程对病原菌的响应发现,多聚半乳糖醛酸酶基因*LePG*和扩展蛋白基因*LeExp1*在易感病的果实中表达或被贵腐菌*Botrytis cinerea*诱导表达(Cantu等2009)。进一步分析推测,这两种基因编码的蛋白对细胞壁多聚糖的修饰,增加了果实对病原菌的敏感性。通过调节扩展蛋白基因的表达,可能会提高植物抵抗病原菌的能力。

水稻白叶枯病菌是水稻的头号杀手,曾令全

球水稻减产70%(徐筱等2010b)。Ding等(2008)研究水稻白叶枯病抗性时,发现了一种生长素响应基因*GH3-8*,它编码一种吲哚乙酸(IAA)氨基合成酶,可防止自由型IAA的积累。转基因研究显示,*GH3-8*过表达的植株对水稻白叶枯病菌的抗性显著增强,与之伴随的是扩展蛋白基因*EXPA1*、*EXPA5*、*EXPA10*、*EXPB7*的相对表达水平比野生型植株分别降低了6.2、2.1、2.4、4.0倍。进一步研究发现,这几个扩展蛋白基因在携带抗病基因的野生株系中的表达量更低。分析原因认为,白叶枯病菌侵染水稻时,引起水稻体内大量生长素(如IAA)的积累,IAA进一步诱导扩展蛋白基因的表达,使细胞壁疏松,为病菌的顺利入侵提供了有利的条件。相反,抑制生长素的合成和积累,阻滞扩展蛋白基因的表达,可增强细胞壁的堡垒作用,因此增加了植物的抗病能力。这一通过调控扩展蛋白基因的表达进行抗病的过程,是不依赖传统的水杨酸和茉莉酸的信号传导途径而起作用的,从而为植物抗病性的研究提供了新的思路。

2.5 扩展蛋白基因表达与其他环境因子

许多植物激素与植物生长发育以及对逆境胁迫的响应密切相关,研究表明,扩展蛋白在这一过程中可能起着一定的作用。例如,乙烯和生长素促进水淹条件下*R. palustris*叶柄的伸长生长,这与它们促进了*RpEXPA1*的表达上调有关(Vreeburg等2005)。经丙烯处理的香蕉抗冻能力提高,研究认为,这是由于处理后香蕉中乙烯合成增加以及乙烯诱导的扩展蛋白基因*MaEXPI*和*MaEXP2*表达增加的结果(Wang等2006)。我们研究表明,干旱胁迫下,小麦胚芽鞘中脱落酸(ABA)积累增加,伴随着扩展蛋白基因表达上调(Zhao等2012)。这说明,ABA、植物抗旱性以及扩展蛋白之间有关联。

另外,其他胁迫因子也调控扩展蛋白基因的表达。缺氧和CO₂可以促进马铃薯(*Sagittaria pygmaea*)茎的伸长,而这些都与*SpEXPA1*、*SpEXPA2*、*SpEXPA3*和*SpEXPA4*的表达上调有关,尽管这4个基因响应不同的信号(Ookawara等2005)。Gao等(2009)研究发现,在缺氧或4℃低温胁迫下,柑橘果实中扩展蛋白基因*CsEXP*的表达增加。进一步分析发现,扩展蛋白可能与柑橘果实中在缺氧或低

温胁迫下形成蚀损斑(peel pitting)有关。Xu等(2007)分析草坪草耐热基因时发现, 扩展蛋白基因*AsEXPI*在正常条件下不表达, 而当经受高温胁迫时, *AsEXPI*在耐高温品种中有强势表达, 在温度敏感品种中不表达或有微弱表达, *AsEXPI*的表达水平与草坪草品种的耐热性呈显著正相关。推测扩展蛋白的适时表达增加了细胞壁的柔韧性, 在一定程度上缓解了高温对植物细胞的张力威胁, 增加了植物对高温的耐受能力。

3 展望

扩展蛋白作为一种细胞壁蛋白自发现以来受到了广泛关注, 已经积累了大量的研究资料。然而仍有许多问题亟待解决。扩展蛋白的主要作用方式是疏松植物细胞壁的组分, 增加细胞壁的柔韧性, 对植物细胞的生长发育过程具有显著的调控作用, 如根、茎、叶、花、果实、种子的生长发育等。近些年来, 随着抗逆分子生物学研究的深入, 陆续发现扩展蛋白在抗旱、抗盐、抗病等抵御逆境方面也起着非常重要的作用。当植物受到逆境胁迫时, 通过扩展蛋白的积累, 调节细胞壁的组分, 增加细胞壁的柔韧性, 可以缓解胁迫对细胞造成的压力。植物这种被动式的抵御逆境胁迫的现象不仅赋予扩展蛋白新的功能, 也为植物抗逆的分子生物学研究开辟了新思路, 受到了学术界广泛的关注。但是扩展蛋白的具体作用机制还不清楚。扩展蛋白基因时空表达模式对逆境的响应机制、在植物抗逆性中的作用机制以及大量未发现和新发现的扩展蛋白基因的功能, 仍需要大量深入的研究。

参考文献

- 高英, 王学臣(2005). 扩张蛋白(Expansin)研究进展. 中国农学通报, 21 (7): 82~86
- 李连朝, 王学臣(1998). 水分亏缺下细胞延伸生长与细胞膨压和细胞壁特性的关系. 植物生理学通讯, 34 (3): 161~167
- 王辉, 孙涛, 赵会君, 柴团耀(2010). 商陆扩展蛋白基因*PaEXPI*在逆境胁迫下的表达. 中国科学院研究生院学报, 27 (4): 448~455
- 徐筱, 黄炳如, 徐吉臣(2010a). 翦股颖*AsEXPI*基因的抗旱性分析. 北京林业大学学报, 32 (5): 126~131
- 徐筱, 徐倩, 张轶, 徐吉臣(2010b). 植物扩展蛋白基因的研究进展. 北京林业大学学报, 32 (5): 154~162
- 赵萍, 陈苏, 王学臣(2006). 拟南芥扩张蛋白*AtEXPI*参与气孔运动的调控. 作物学报, 3 (4): 562~567
- Arana MV, de Miguel LC, Sanchez RA (2006). A phytochrome-dependent embryonic factor modulates gibberellin responses in the embryo and micropylar endosperm of *Datura ferox* seeds. *Planta*, 223: 847~857
- Balestrini R, Cosgrove DJ, Bonfante P (2005). Differential location of α -expansin proteins during the accommodation of root cells to an arbuscular mycorrhizal fungus. *Planta*, 220: 889~899
- Belfield EJ, Ruperti B, Roberts JA, McQueen-Mason S (2005). Changes in expansin activity and gene expression during ethylene-promoted leaflet abscission in *Sambucus nigra*. *J Exp Bot*, 56: 817~823
- Cantu D, Blanco-Ulate B, Yang L, Labavitch JM, Bennett AB, Powell ALT (2009). Ripening-regulated susceptibility of tomato fruit to *Botrytis cinerea* requires *NOR* but not *RIN* or ethylene. *Plant Physiol*, 150: 1434~1449
- Choi D, Lee Y, Cho HT, Kende H (2003). Regulation of expansin gene expression affects growth and development in transgenic rice plants. *Plant Cell*, 15 (6): 1386~1398
- Cosgrove DJ (1998). Cell wall loosening by expansins. *Plant Physiol*, 118: 333~339
- Cosgrove DJ (2000). Loosening of plant cell walls by expansins. *Nature*, 407: 321~326
- Ding XH, Cao YL, Huang LL, Zhao J, Xu CG, Li XH, Wang SP (2008). Activation of the indole-3-acetic acid-amido synthetase GH3-8 suppresses expansin expression and promotes salicylate- and jasmonate-independent basal immunity in rice. *Plant Cell*, 20: 228~240
- Gao Q, Zhao MR, Li F, Guo QF, Xing SC, Wang W (2008). Expansins and coleoptile elongation in wheat. *Protoplasma*, 233: 73~81
- Gao X, Li ZG, Fan J, Yang YW, Falara V, Kanellis A K (2009). Molecular cloning and expression of an expansin-like gene in 'Navel' orange fruit during postharvest stresses. *Plant Growth Regul*, 59: 13~19
- Geilfus CM, Zörb C, Mühling KH (2010). Salt stress differentially affects growth-mediating β -expansins in resistant and sensitive maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiol Biochem*, 48: 993~998
- Huang J, Takano T, Akita S (2000). Expression of α -expansin genes in young seedlings of rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 211: 467~473
- Jones L, McQueen-Mason S (2004). A role for expansins in dehydration and rehydration of the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *FEBS Lett*, 559: 61~65
- Kende H, Bradford KJ, Brummell DA, Cho HT, Cosgrove DJ, Fleming AJ, Gehring C, Lee Y, McQueen-Mason S, Rose JKC, Voesenek LACJ (2004). Nomenclature for members of the expansin superfamily of genes and proteins. *Plant Mol Biol*, 55: 311~314
- Kim ES, Lee HJ, Bang WG, Choi IG, Kim KH (2009). Functional characterization of a bacterial expansin from *Bacillus subtilis* for enhanced enzymatic hydrolysis of cellulose. *Biotechnol Bioengin*, 102 (5): 1342~1353
- Kim JH, Cho HT, Kende H (2000). α -Expansins in the semiaquatic ferns *Marsilea quadrifolia* and *Regnellidium diphyllum*: evolutionary aspects and physiological role in rachis elongation. *Planta*, 212: 85~92
- Kwasniewski M, Szarejko I (2006). Molecular cloning and characterization of β -expansin gene related to root hair formation in barley. *Plant Physiol*, 141: 1149~1158

- Kwon YR, Lee HJ, Kim KH, Hong SW, Lee SJ, Lee H (2008). Ecotopic expression of *Expansin3* or *Expansin-β1* causes enhanced hormone and salt stress sensitivity in *Arabidopsis*. *Biotechnol Lett*, 30: 1281~1288
- Lee HJ, Lee S, Ko HJ, Kim KH, Choi IG (2010). An expansin-like protein from *Hahella chejuensis* binds cellulose and enhances cellulase activity. *Mol Cell*, 29: 379~385
- Li F, Xing SC, Guo QF, Zhao MR, Zhang J, Gao Q, Wang GP, Wang W (2011). Drought tolerance through over-expression of expansin gene *TaEXPB23* in transgenic tobacco. *J Plant Physiol*, 168: 960~966
- McQueen-Mason S, Durachko DM, Cosgrove DJ (1992). Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants. *Plant Cell*, 4: 1425~1433
- Muller B, Bourdais G, Reidy B, Bencivenni C, Massonneau A, Condamine P, Rolland G, Conéjéro G, Rogowsky P, Tardieu F (2007). Association of specific expansins with growth in maize leaves is maintained under environmental, genetic, and developmental sources of variation. *Plant Physiol*, 143: 278~290
- Ookawara R, Satoh S, Yoshioka T, Ishizawa K (2005). Expression of α -expansin and xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase genes associated with shoot elongation enhanced by anoxia, ethylene and carbon dioxide in arrowhead (*Sagittaria pygmaea* Miq.) tubers. *Ann Bot*, 96: 693~702
- Pitann B, Zörb C, Mühling KH (2009). Comparative proteome analysis of maize (*Zea mays* L.) expansins under salinity. *J Plant Nutr Soil Sci*, 172: 75~77
- Sabirzhanova IB, Sabirzhanov BE, Chemeris AV, Veselov DS, Kudoyarova GR (2005). Fast changes in expression of expansin gene and leaf extensibility in osmotically stressed maize plants. *Plant Physiol Biochem*, 43: 419~422
- Sasayama D, Azuma T, Itoh K (2009). Changes in expansin activity and cell wall susceptibility to expansin action during cessation of intermodal elongation in floating rice. *Plant Growth Regul*, 57: 79~88
- Sasidharan R, Chinnappa CC, Voeselek LACJ, Pierik R (2008). The regulation of cell wall extensibility during shade avoidance: a study using two contrasting ecotypes of *Stellaria longipes*. *Plant Physiol*, 148: 1557~1569
- Sloan J, Backhaus A, Malinowski R, McQueen-Mason S, Fleming AJ (2009). Phased control of expansin activity during leaf development identifies a sensitivity window for expansin-mediated induction of leaf growth. *Plant Physiol*, 151: 1844~1854
- Veselov DS, Sabirzhanova IB, Sabirzhanov BE, Chemeris AV (2008). Changes in expansin gene expression, IAA content, and extension growth of leaf cells in maize plants subjected to salinity. *Russ J Plant Physiol*, 55: 101~106
- Vreeburg RAM, Benschop JJ, Peeters AJM, Colmer TD, Ammerlaan AHM, Staal M, Elzenga TM, Staals RHJ, Darley CP, McQueen-Mason SJ, Voeselek LACJ (2005). Ethylene regulates fast apoplastic acidification and expansin A transcription during submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris*. *Plant J*, 43: 597~610
- Vriezen WH, Graaf BD, Mariani C, Voeselek LACJ (2000). Submergence induces expansin gene expression in flooding tolerant *Rumex palustris* and not in flooding intolerant *R. acetosa*. *Planta*, 210: 956~963
- Wang Y, Lu WJ, Jiang YM, Luo YB, Jiang WB, Joyce D (2006). Expression of ethylene-related expansin genes in cool-stored ripening banana fruit. *Plant Sci*, 170: 962~967
- Wu YJ, Thorne ET, Sharp RE, Cosgrove DJ (2001). Modification of expansin transcript levels in the maize primary root at low water potentials. *Plant Physiol*, 126: 1471~1479
- Xie H, Chen JY, Yuan RC, Zhong YX, Feng HL, Xu SJ, Li JG, Lu WJ (2009). Differential expression and regulation of expansin gene family members during fruit growth and development of 'Shijia' longan fruit. *Plant Growth Regul*, 58: 225~233
- Xu JC, Tian J, Belanger FC, Huang BR (2007). Identification and characterization of an expansin gene *AsEXPI* associated with heat tolerance in *C₃ Agrostis* grass species. *J Exp Bot*, 58 (13): 3789~3796
- Yang L, Zheng B, Mao C, Qi X, Liu F, Wu P (2004). Analysis of transcripts that are differentially expressed in three sectors of the rice root system under water deficit. *Mol Gen Genomics*, 272: 433~442
- Zhang XQ, Wei PC, Xiong YM, Yang Y, Chen J, Wang XC (2011). Overexpression of the *Arabidopsis* α -expansin gene *AtEXPA1* accelerates stomatal opening by decreasing the volumetric elastic modulus. *Plant Cell Rep*, 30: 27~36
- Zhao MR, Han YY, Feng YN, Li F, Wang W (2012). Expansins are involved in cell growth mediated by abscisic acid and indole-3-acetic acid under drought stress in wheat. *Plant Cell Rep*, 31: 671~685
- Zhao MR, Li F, Fang Y, Gao Q, Wang W (2011). Expansin-regulated cell elongation is involved in the drought tolerance in wheat. *Protoplasma*, 248: 313~323