

膨脹素在植物生长发育中的作用

王多佳, 胡宝忠*

东北农业大学生命科学学院, 哈尔滨150030

摘要: 膨脹素是一类具有非水解活性的细胞壁松弛蛋白, 参与植物生长发育过程中细胞壁的修饰。大多数植物中都发现有膨脹素基因家族成员存在, 其功能涉及植物生长发育的各个方面, 包括营养生长、形态发生、受精授粉、果实成熟等, 并表现出高度的组织、器官和细胞特异性。本文综述膨脹素在种子萌发、叶的发育、根茎生长、花的发育等生长发育过程中的作用。

关键词: 膨脹素; 细胞壁松弛; 生长发育; 生物学功能

The Role of Expansin in Plant Growth and Development

WANG Duo-Jia, HU Bao-Zhong*

School of Life Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

Abstract: Expansins are non-hydrolytic cell wall-loosening proteins that are involved in cell wall modifications. Expansins have been found in most plants, and they are encoded by multiple genes that make up the expansin superfamily. It appears that they are involved in plant growth, including nutrition growth, morphogenesis, pollination, and fruit ripening. And they are often expressed in high specific tissues and cell types. This review summarizes recent studies on the expansin that are important in regulating many aspects of plant growth and development including shoot and root development, leaf and flower morphogenesis.

Key words: expansin; cell wall loosening; growth and development; biological function

1 膨脹素及其家族

膨脹素最初发现于黄瓜下胚轴(McQueen-Mason等1992), 此后这种在酸性条件可以使热失活的细胞壁恢复伸展活性的蛋白质引起了研究者的热切关注。人们陆续从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、豌豆(*Pisum sativum*)、玉米(*Zea mays*)、水稻(*Oryza sativa*)、燕麦(*Avena sativa*)、胡萝卜(*Daucus carota*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)、矮牵牛(*Petunia hybrida*)等许多植物的根、茎、节、花粉管、叶片、果实、花瓣等多种器官中发现了膨脹素。到目前为止, 在拟南芥中已发现了39个膨脹素基因, 水稻中至少含有80个膨脹素或膨脹素类似基因。

通过系统发生树分析, 将膨脹素超级家族分为4个亚家族, 分别命名为: α -膨脹素(EXPA)、 β -膨脹素(EXPB)、膨脹素类似蛋白A (expansin like A, EXLA)和膨脹素类似蛋白B (expansin like B, EXLB)。膨脹素是一个相对比较保守的蛋白家族, 家族之间的氨基酸序列同源性为20%~25%, 同源区分布在整个蛋白骨架结构中(Sampedro和Cosgrove 2005)。

2 膨脹素对植物生长的调节作用

膨脹素家族庞大, 成员众多, 研究表明膨脹素基因在不同的器官、组织或细胞中表达, 参与植物生长发育中的多个过程, 暗示膨脹素松弛细胞壁的活性是调节植物细胞生长发育的一个重要控制点。同时, 膨脹素基因也受多种激素和外界环境的调控(Sampedro和Cosgrove 2005), 如外源施加生长素24~48 h后火炬松(*Pinus taeda*)根部 α -expansin的转录水平增加了50~100倍(Hutchison等1999); 水稻胚芽鞘的伸展在淹水或缺氧状态下的增长率伴随着*OsExp2*和*OsExp4*的转录水平增加(Huang等2000); 淹水或者乙烯处理导致*Rumex palustris*叶柄伸长, 同时伴随着*RpEXPA1*基因表达的增加(Vreeburg等2005)等。本文综述膨脹素在植物生长发育(如种子萌发、叶的发育、茎节伸长、根的生长和发育、花的发育等)中的作用, 并对相关研究方向进行展望。

收稿 2012-10-25 修定 2013-01-04

资助 黑龙江省自然科学基金(230340)和教育部分进与美大地区科研合作与高层次人才培养项目。

* 通讯作者(E-mail: bzhu@neau.edu.cn; Tel: 0451-55190666)。

2.1 幼苗生长(种子萌发)

膨胀素早期的研究大都集中在植物苗期的生长,大量结果显示膨胀素基因与幼苗的伸长和分化密切相关。Cosgrove和Li (1993)在对燕麦胚芽鞘的研究中发现胚芽鞘的生长与膨胀素基因的特异表达有关。在番茄种子萌发过程中,*LeEXP4*在胚乳冠区域特异表达,推测其参与胚根的产生;*LeEXP10*存在于整个胚芽中,主要在子叶中表达,种子发育早期应答胚芽的快速膨胀,成熟时下降而萌芽时又增加,表达时间上的变化也表现调控生长组织的细胞壁松弛作用(Chen等2001)。Choi等人(2003)构建了超表达的*OsExp4*正义链和反义链,发现超表达正义链的胚芽鞘都增长显著。最近有研究表明,小麦(*Triticum aestivum*) *TaEXPB23*基因的表达与小麦胚芽鞘的生长密切相关,并受多种植物激素的调控和外界环境如干旱、盐胁迫等的影响(Xing等2009; Li等2011; Han等2012)。这些外界因子对萌芽时膨胀素基因表达的影响证实了膨胀素在种子萌发中具有松弛胞壁和突破种皮的束缚以及打破休眠的作用。

2.2 叶的发育

由于膨胀素是一个超级家族,所以不同的膨胀素在叶片的大小和形状发育中可能扮演了不同的角色。Fleming等(1997)发现局部应用膨胀素可诱导番茄分生组织产生不正常的叶原基,这些叶原基不能长成正常的叶片;研究还发现,它不仅能诱导叶原基的生成,还可重复叶片发育的整个过程,从而形成正常的叶片。玉米叶片中19个基因在叶片伸长区被分离出来并依据不同功能被分成3组,分别与叶片的膨大、细胞分裂以及细胞壁变化有关(Muller等2009)。超表达*AthExp10*的转基因拟南芥中,该基因在子叶、叶轴和梗基部都有高度表达。Cho和Cosgrove (2000)构建了反义RNA抑制*AthExp10*的表达,结果得到了较小并且卷曲的叶片,推测可能是叶片和中脉生长的不协调所致。最近有研究表明,在叶片发育过程中存在一个时间框架,当外界强迫膨胀素作用时,将对叶片的生长形成一个最大的效应(Sloan等2009)。这个时间段与叶片的发育过程保持一致,所以最终决定叶片大小的并非简单的生长持续时间而是在最有效的时间内得到最大的生长。

Goh等(2012)利用microRNA得到了一些膨胀素基因表达下降的拟南芥植株,结果证明膨胀素的确是叶片生长所需要的,同时显示降低膨胀素基因的表达会极大影响叶片发育后期的生长。除此之外,通过组织形态学的分析发现,在叶片生长严重受抑制的植株中,虽然叶片较小,但叶片细胞大小仍然有所增长。这似乎暗示着膨胀素基因表达的结果对器官或者组织形成至关重要,但膨胀素的表达在细胞和器官水平会有所不同。

2.3 茎和节的伸长

多种膨胀素参与了植物茎、节的伸长,并受多种植物激素或外界环境如缺氧等条件的调控。鹰嘴豆(*Cicer arietinum*)在油菜素内酯(BR)和生长素(IAA)共同作用下导致*CaEXP42*的高表达并且伴随茎的伸长(Sánchez等2004);赤霉素诱导水稻节间基部组织生长区的*OsExpB4*、*OsExpB6*和*OsExpB11*转录快速积累与其诱导的水稻节间快速生长现象一致,显示膨胀素的转录表达与茎的延伸密切相关(Lee等2001);9个 α -expansin基因从马铃薯(*Solanum tuberosum*)迅速膨大的块茎和快速生长的地上茎部分分离出来,其中*EXPA1*在块茎和生长旺盛的地上茎部分都有大量的积累,赤霉素处理被切离的地上茎部分,细胞迅速伸长并伴随*EXPA1*、*EXPA3*、*EXPA4*、*EXPA5*的表达大量增加(Jung等2010);2个膨胀素基因*CIEXPA1*和*CIEXPA2*在杉木(*Cunninghamia lanceolata*)形成层有量表达,分别将其转入烟草,发现转基因烟草的茎高和茎粗都较野生型增加,通过电镜扫描发现转基因烟草的髓薄壁细胞显著增大,纤维素含量比野生型增加了30%~50%,表明膨胀素除了诱导细胞伸展,还与细胞壁纤维素代谢有关(Wang等2011)。

2.4 根的生长与根毛发育

植物细胞的生长和形态发生是由于细胞壁的修饰诸如松弛和重组。对玉米根部的研究表明不同的膨胀素基因在顶端区域、下部和非延伸区的表达与根部的生长发育相关。*Exp1*、*Exp5*、*ExpB2*和*ExpB8*在初生根延伸区域特异表达,为了在缺水状态下仍能生长,顶端区膨胀素基因表达迅速增加,通过增加胞壁的伸展延长来维持根的延伸,以最小的消耗来充分利用有限的资源。*ExpB6*主要分布在顶端下部和非延伸区,可能作用

于细胞分化和维管形成, 因而认为膨胀素基因调控可能是根尖生长模式的一部分, 膨胀素在这个根尖生长区域的作用是增强细胞壁的膨胀, 帮助根细胞减少膨压维持伸长(Kam等2005; 赵美荣2011)。另外, 大豆(*Glycine max*)膨胀素基因*GmEXPB2*可促进根细胞的分化、根的伸长及根对磷的吸收(Guo等2011); 水稻膨胀素基因*OsEXPA17*和*OsEXPA20*调节根毛的伸长(Yu等2011)。

拟南芥*AtEXP7*和*AtEXP18*在根毛发育过程中同样保持高度表达(Cho和Cosgrove 2002)。Lin等(2011)通过体内实验证明拟南芥膨胀素EXPA7是根毛发育所必需的。根毛的发育主要由根毛特异性顺式作用元件(RHEs)的启动子所控制。通过RHEs突变体, 发现RHEs是诱导根毛*AtEXP7*和*AtEXP18*能够特异表达的必需且充分条件。进一步的研究发现, 被子植物一系列单独的EXPA基因都有RHEs作为启动子来确保根毛的发育(Kim等2006)。这些结果说明EXPA不仅起根毛细胞的细胞壁松弛作用, 而且顺式作用因子的调节对于膨胀素基因特殊的生物学功能也十分重要(Kim等2006)。

2.5 花的发育

一些膨胀素可能对花和叶原基的形成起作用。早期的研究认为花的形成可能是由分生组织自身引起的, 但被膨胀素调节, 导致分生组织的局部膨胀, 从而激活(催化)随后的基因过程包括花器官形成。番茄EXPA基因*LeEXP18*在花分生组织形成早期高度表达, *LeEXP2*通常与膨胀组织如花蕾相关(Reinhardt等1998)。Zenoni等人(2004)从矮牵牛中发现一个EXPA基因(*PhEXPI*), 其最大的表达量发生在花瓣开始张开时; *PhEXPI*反义植株的花瓣较小, 结果发现是由于细胞变小而不是细胞数目减少所致, 且这些反义植株也表现出较薄的细胞壁。这些结果说明膨胀素对花发育的作用可能不局限于细胞扩张过程, 与细胞壁修饰酶是否可能存在某种协同或者调节作用? Harada等(2011)从盛开的康乃馨(*Dianthus caryophyllus*)花瓣中得到3个*ExpA*基因和4个木糖水解酶(XTH)基因, 通过Real-time PCR以及原位杂交分析, 发现*DcEXPA1*和*DcEXPA2*以及*DcXTH2*和*DcXTH3*共同参与开花阶段花瓣的生长和发育。由此推测, 整个开花过

程可能是由于XTH和膨胀素共同或者分别作用的结果; 如果有这种相互作用, 那么XTH和膨胀素在花瓣生长和形态发生发面的作用还有待进一步的探究。

2.6 膨胀素在特殊器官中的表达

最近发现, 拟南芥膨胀素基因*AtEXPA1*在气孔保卫细胞中表达, 并影响气孔开闭的难易程度。过表达*AtEXPA1*可加速光诱导的气孔张开, 反之则效果相反(Zhang等2011; Wei等2011)。

膨胀素也参与了植物次生生长。杨树中的一些EXPA基因可能参与木质部的形成(赵运军和李来庚2011)。棉花(*Gossypium hirsutum*)纤维的形成过程中也可能有膨胀素参与, 在一个短纤维棉花突变体*Ligon Lintless*中多个膨胀素基因显著下调。Harmer等人从陆地棉基因组文库中筛选出6个 α -expansin基因, 有4个在伸长的纤维细胞中表达, 其中*GhExp1*和*GhExp2*属于纤维特异表达, *GhExp1*大量表达而*GhExp2*表达量很低, 推测*GhExp1*在棉纤维细胞壁的扩展过程中起着重要的作用(南之润等2010)。通过双向电泳研究发现, 膨胀素蛋白在耐低温棉花品种中上调而在低温敏感的品种中下调, 与此同时, 耐低温品种的纤维长度要明显长于低温敏感品种的纤维长度, 由此推断, 膨胀素蛋白在细胞壁中的含量影响棉花纤维对低温的敏感度(Zheng等2012)。

另外, 膨胀素也参与一些特定植物的特定发育过程, 如在豆科植物中固氮瘤的生长, 黄瓜根组织中共生真菌菌根的形成, 马铃薯寄生病的多样性(Geric Stare等2012)以及“复苏植物”的脱水与复水(赵运军和李来庚2011)等。

3 膨胀素作用机制

目前还没有发现膨胀素具有任何酶活性, 但是膨胀素确实能够促进植物细胞壁的松弛, 例如黄瓜的CsEXPA蛋白能使热失活的细胞壁完全恢复伸展性(McQueen-Mason等1992)。膨胀素还可以使通过氢键连接的纯纤维素纸张变软而不降解纤维素。通过尿素处理破坏氢键可以增加膨胀素的作用效果(Cosgrove 2000, 2005)。研究还发现, EXPA和EXPB分别与木葡聚糖和木糖的结合活性最高, 推测在体内EXPA解开木葡聚糖与其他细胞壁多糖相连的非共价键, 而EXPB解开木糖与其他

细胞壁多糖相连的非共价键连接(赵运军和李来庚2011)。

由此, Cosgrove (2005)提出一种作用模式, 认为膨胀素弱化细胞壁多聚糖间的非共价键, 导致一些聚合体在膨压驱动下滑动, 从而引起细胞壁蠕动。膨胀素的运动可能仅限于沿着纤维素微纤维的表面进行侧向扩散, 这些连续的扩散能使膨胀素到达微纤维的表面, 使其周围与基质的连接松弛, 从而引起链式运动和压力释放。然而, 这仅是一种假说, 有很多具体细节仍然不清楚, 还需要有更为翔实的实验结果来完善和验证。总之, 膨胀素的作用机制还需进一步的探索。

4 展望

长久以来, 膨胀素被认为在植物的生长过程中扮演着积极的作用, 然而有些实验结果显示并非都是如此。早在1993年, Cosgrove和Li (1993)就已经认为在某种程度上, 细胞壁对膨胀素的敏感性比膨胀素本身的活性要重要的多。在*Festuca pratensis*叶片中发现, *EXPAs*和*EXPBs*的表达与叶片的增长没有相关性, 但是木糖葡聚糖、内转糖基酶的表达与叶片的生长率关系很大(Choi等2006)。超表达*CsEXPI*转基因番茄, 无论成熟植物或暗生长的植株高度几乎都矮于非转基因的植株, 并且转基因植株的叶片也少于非转基因植株。Choi等(2003)也提供了相似的结果, 即过量表达的膨胀素会导致转基因水稻植株矮小。这些结果说明增加膨胀素的表达并不总是促进植物生长, 或许功能冗余是一个原因, 但也有可能是由于膨胀素通过某种新的机制控制细胞壁修饰酶的积累或者作用, 然而迄今为止, 有关膨胀素与细胞壁酶之间相互作用的资料还很有限, 究竟是何原因还有待深入的研究。

多数膨胀素基因都在不同组织和器官的不同生长和发育阶段中以重叠方式高效表达, 某些基因会呈现一些相似的表达模式, 而另外一些基因却只在特殊的部位高度表达。从全球众多的膨胀素研究中收集数据编纂的微阵列(Genevestigator, <http://www.genevestigator.ethz.ch>)中发现, 膨胀素基因的表达模式重叠或者特殊有可能取决于处理方法或者实验的性质。因此, 选择实验方法和调查手段同样非常重要, 从全球基因库EST中找到相关

信息将是非常有用的手段(Choi等2008)。

有关膨胀素的研究在农业方面具有积极的意义, 例如, 增加产量就是其中一个重要方面。通过特殊蛋白处理绿茶, 使3个*expansin*基因上调, 绿茶的产量也随之提高, 说明这些基因在增加绿茶产量中发挥了重要作用(Wu等2007)。另外, 膨胀素也可用于园艺生产, 通过改变装饰性植物的形状和大小, 将极大地提高园艺植物的经济价值。总而言之, 膨胀素作用机制的研究与完善将有助于我们更深入地了解植物生长发育过程, 从而采用生物工程技术更好地服务于农业生产。

参考文献

- 南之润, 张换祥, 李静, 吴慎杰, 焦改丽(2010). *Expansin*与棉纤维的关系. 见: 中国棉花学会2010年年会论文汇编
- 赵美荣(2011). 扩张蛋白与植物激素调节的干旱胁迫下小麦细胞生长的关系研究[学位论文]. 泰安: 山东农业大学
- 赵运军, 李来庚(2011). 植物细胞壁松弛因子. *植物生理学报*, 47 (10): 925~935
- Catala C, Rose JKC, Bernett AB (2000). Auxin-regulated genes encoding cell wall-modifying proteins are expressed during early tomato fruit growth. *Plant Physiol*, 122: 527~534
- Chen F, Dahal P, Bradford KJ (2001). Two tomato *expansin* genes show divergent expression and localization in embryos during seed development and germination. *Plant Physiol*, 127: 928~936
- Cho HT, Cosgrove DJ (2000). Altered expression of *expansin* modulates leaf growth and pedicel abscission in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97 (17): 9783~9788
- Cho HT, Cosgrove DJ (2002). Regulation of root hair initiation and *expansin* gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14 (12): 3237~3253
- Choi D, Cho HT, Lee Y (2006). *Expansins*: expanding importance in plant growth and development. *Physiol Plantarum*, 126: 511~518
- Choi D, Lee Y, Cho HT, Kende H (2003). Regulation of *expansin* gene expression affect growth and development in transgenic rice plants. *Plant Cell*, 15 (6): 1386~1398
- Choi D, Kim JH, Lee Y (2008). *Expansins* in plant development. *Adv Bot Res*, 47: 47~97
- Cosgrove DJ (2000). New genes and new biological roles for *expansins*. *Curr Opin Plant Biol*, 3 (1): 73~78
- Cosgrove DJ (2005). Growth of the plant cell wall. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 6 (11): 850~861
- Cosgrove DJ, Li ZC (1993). Role of *expansin* in cell enlargement of oat coleoptiles. *Plant Physiol*, 103: 1321~1328
- Fleming AJ, McQueen-Mason S, Mandel T, Kuhlemeier C (1997). Induction of leaf primordia by the cell wall protein *expansin*. *Science*, 276: 1415~1418
- Geric Stare B, Lamovšek J, Širca S, Urek G (2012). Assessment of sequence variability in putative parasitism factor, *expansin* (*expB2*) from diverse populations of potato cyst nematode *Globodera*

- rostochiensis*. *Physiol Mol Plant Pathol*, 79: 49~54
- Goh HH, Sloan J, Dorca-Fornell C, Fleming A (2012). Inducible repression of multiple expansin genes leads to growth suppression during leaf development. *Plant Physiol*, 159: 1759~1770
- Guo W, Zhao J, Li X, Qin L, Yan X, Liao H (2011). A soybean β -expansin gene *GmEXPB2* intrinsically involved in root system architecture responses to abiotic stresses. *Plant J*, 66 (3): 541~552
- Han YY, Li AX, Li F, Zhao MR, Wang W (2012). Characterization of a wheat (*Triticum aestivum* L.) expansin gene, *TaEXPB23*, involved in the abiotic stress response and phytohormone regulation. *Plant Physiol Biochem*, 54: 49~58
- Harada T, Torii Y, Morita S, Onodera R, Hara Y, Yokoyama R, Nishitani K, Satoh S (2011). Cloning, characterization, and expression of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase and expansin genes associated with petal growth and development during carnation flower opening. *J Exp Bot*, 62: 815~823
- Huang J, Takano T, Akita S (2000). Expression of α -expansin genes in young seedling of rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 211: 467~473
- Hutchison KW, Singer PB, McInnis S, Diaz-Sala C, Greenwood MS (1999). Expansins are conserved in conifers and expressed in hypocotyls in response to exogenous auxin. *Plant Physiol*, 120: 827~831
- Jung J, O'Donoghue EM, Dijkwel PP, Brummell DA (2010). Expression of multiple expansin genes is associated with cell expansion in potato organs. *Plant Sci*, 179: 77~85
- Kam MJ, Yun HS, Kaufman PB, Chang SC, Kim SK (2005). Two expansins, EXP1 and EXPB2, are correlated with the growth and development of maize roots. *J Plant Biol*, 48 (3): 304~310
- Kim DW, Lee SH, Choi SB, Won SK, Heo YK, Cho M, Park YI, Cho HT (2006). Functional conservation of a root hair cell-specific *cis*-element in angiosperms with different root hair distribution patterns. *Plant Cell*, 18: 2958~2970
- Lee Y, Choi D, Kende H (2001). Expansins: ever-expanding numbers and functions. *Curr Opin Plant Biol*, 4: 527~532
- Li F, Xing S, Guo Q, Zhao M, Zhang J, Gao Q, Wang G, Wang W (2011). Drought tolerance through over-expression of the expansin gene *TaEXPB23* in transgenic tobacco. *J Plant Physiol*, 168 (9): 960~966
- Lin C, Choi HS, Cho HT (2011). Root hair-specific EXPANSIN A7 is required for root hair elongation in *Arabidopsis*. *Mol Cells*, 31 (4): 393~397
- McQueen-Mason S, Durachko DM, Cosgrove DJ (1992). Two endogenous proteins that induce cell wall extension in plants. *Plant Cell*, 4: 1425~1433
- Muller K, Linkies A, Vreeburg RAM, Fry SC, Krieger-Liszakay A, Leubner-Metzger G (2009). *In vivo* cell wall loosening by hydroxyl radicals during cress seed germination and elongation growth. *Plant Physiol*, 150 (4): 1855~1865
- Reinhardt D, Wittwer F, Mandel T, Kuhlemeier C (1998). Localized upregulation of a new expansin gene predicts the site of leaf formation in the tomato meristem. *Plant Cell*, 10: 1427~1437
- Sampedro J, Cosgrove DJ (2005). The expansin superfamily. *Genome Biol*, 6 (12): 242
- Sánchez MA, Mateos I, Labrador E, Dopico B (2004). Brassinolides and IAA induce the transcription of four α -expansin genes related to development in *Cicer arietinum*. *Plant Physiol Biochem*, 42: 709~716
- 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
- Vreeburg RAM, Benschop JJ, Peeters AJM, Colmer TD, Ammerlaan AHM, Staal M, Elzenga TM, Staals RHJ, Darley CP, McQueen-Mason SJ et al (2005). Ethylene regulates fast apoplastic acidification and expansin A transcription during submergence-induced petiole elongation in *Rumex palustris*. *Plant J*, 43 (4): 597~610
- Wang G, Gao Y, Wang J, Yang L, Song R, Li X, Shi J (2011). Overexpression of two cambium-abundant Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) α -expansin genes *CIEXPA1* and *CIEXPA2* affect growth and development in transgenic tobacco and increase the amount of cellulose in stem cell walls. *Plant Biotechnol J*, 9 (4): 486~502
- Wei PC, Zhang XQ, Zhao P, Wang XC (2011). Regulation of stomatal opening by the guard cell expansin *AtEXPA1*. *Plant Signal Behav*, 6 (5): 740~742
- Wu X, Wu T, Long J, Yin Q, Zhang Y, Chen L, Liu R, Gao T, Dong H (2007). Productivity and biochemical properties of green tea in response to full-length and functional fragment of HpaG_{Xooc}, a harpin protein from the bacterial rice leaf streak pathogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola*. *J Biosci*, 32: 1119~1131
- Xing SC, Li F, Guo QF, Liu DR, Zhao XX, Wang W (2009). The involvement of an expansin gene *TaEXPB23* from wheat in regulating plant cell growth. *Biol Plantarum*, 53: 429~434
- Yu ZM, Kang B, He XW, Lv SL, Bai YH, Ding WN, Chen M, Cho HT, Wu P (2011). Root hair-specific expansins modulate root hair elongation in rice. *Plant J*, 66 (5): 725~734
- Zenoni S, Reale L, Torielli GB, Lanfaloni L, Porceddu A, Ferrarini A, Moretti C, Zamboni A, Speghini A, Ferranti F et al (2004). Downregulation of the *Petunia hybrida* α -expansin gene *PhEXP1* reduces the amount of crystalline cellulose in cell walls and leads to phenotypic changes in petal limbs. *Plant Cell*, 16: 295~308
- 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 (1): 27~36
- Zheng M, Wang Y, Liu K, Shu H, Zhou Z (2012). Protein expression changes during cotton fiber elongation in response to low temperature stress. *J Plant Physiol*, 169: 399~409