

## 专论与综述 Reviews

## 扩展蛋白生理与分子生物学

王 玮\* 赵新西 马千全 郭启芳 邹 琦  
山东农业大学生命科学学院植物科学系, 泰安 271018

## Expansins Physiology and Molecular Biology

WANG Wei\*, ZHAO Xin-Xi, MA Qian-Quan, GUO Qi-Fang, ZOU Qi

Department of Plant Science, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian 271018

**摘要** 扩展蛋白 (expansins) 是植物细胞壁中特有的一类蛋白质, 对细胞壁具有独特的松弛功能。该文介绍扩展蛋白的结构、作用机制、生理功能、基因家族以及分子生物学研究进展情况。

**关键词** 扩展蛋白; 生理功能; 基因家族

扩展蛋白 (expansins) 是植物细胞伸长生长过程中存在于细胞壁中的特有蛋白。有关扩展蛋白的结构、作用机制、生理功能, 以及基因克隆等的研究, 是在美国 Pennsylvania 州立大学生物学系 Cosgrove 先生的实验室开始的, 此后这方面的研究进展很快。这类蛋白对细胞壁有独特的松弛功能, 在植物细胞的生长、细胞壁解体、花粉管伸长 (特别是草本植物) 以及叶原基细胞初始生长中有重要作用。本文就目前此问题的研究状况进行综述。

### 1 扩展蛋白的结构与作用机制

扩展蛋白的分子量大约为 26 kD, 在幼嫩的莴苣幼苗中第一次分离到, 随后在其它植物中也得到<sup>[1]</sup>。扩展蛋白是一个相对保守的蛋白家族, 初生的扩展蛋白结构中包括一段信号肽, 其功能是引导初生的多肽分泌到细胞壁。该部分大约有 22~25 个氨基酸, 在成熟蛋白中被去掉。成熟蛋白的分子量大约为 25~27 kD, 包括 2 个结构域, 1 个半胱氨酸丰富域, 该部分与 45 家族内源葡聚糖酶的催化结构域有一定的相似性 (EG45-like domain); 另一个结构域为 C 端的色氨酸丰富域, 可能是一个多聚糖束缚域。另外, 在很多扩展蛋白中还发现了 His-Phe-Aap 基元, 这种结构存在于酶的催化域中。扩展蛋白在细胞中合成可能通过囊泡转运或者分泌入细胞壁, 在细胞壁中发挥作用<sup>[2]</sup>。

扩展蛋白分为两大家族  $\alpha$ -扩展蛋白和  $\beta$ -扩展蛋白。家族之间的氨基酸序列同源性大约 20%~25%, 同

源区域分布在整个蛋白质的骨架结构中<sup>[3]</sup>。在半胱氨酸丰富区域的 8 个保守的氨基酸中, 有 6 个半胱氨酸。 $\alpha$ -扩展蛋白是一个高度保守的蛋白家族, 与细胞壁的延伸生长有关, 其他功能, 如细胞壁的解体和细胞的分离等<sup>[3]</sup>。第一个发现的  $\beta$ -扩展蛋白认为是草本植物花粉的第一组过敏原, 它们通过草本植物花粉大量分泌出来, 对草本植物细胞壁具有松弛效应<sup>[4]</sup>。 $\beta$ -扩展蛋白的生物学效应可能是软化柱头与花柱, 加速花粉管通过母性组织到达胚珠。草本植物的幼苗和非花粉组织中也发现有許多  $\beta$ -扩展蛋白存在, 其功能都与细胞壁的松弛有关<sup>[5]</sup>。

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。这两个方面的作用都依赖于 pH, 即有一个最适酸度。关于扩展蛋白引起细胞壁松弛与伸展的机制还不清楚。一方面, 有证据表明它们干扰纤维素与木质葡聚糖 (xyloglucan) 之间的非共价键, 破坏微纤丝的结构。另一方面, 它们没有水解酶与其它酶的活性 (至少到目前为止还没有检测到)。但也有一些实验结果暗示, 扩展似乎有蛋白活性<sup>[6]</sup>。以下是扩展蛋白促进细胞壁扩张的两

收稿 2003-02-24 修定 2003-06-20

资助 国家重点基础研究发展规划项目 (G1998010100)、山东省自然科学基金及山东农业大学博士后基金。

\* E-mail: wangw@sdau.edu.cn, Tel:0538-8242902

种可能的机制模型<sup>[1, 4, 7, 8]</sup>。

模型一: 细胞分泌多聚糖到自身的表面, 形成一种可以载荷的结构, 这就是细胞壁。扩展蛋白的作用是引起结合在纤维素微纤丝上的多糖短链的瞬时解放, 结果使纤维素分子与细胞壁的矩阵状多聚糖相互之间产生滑动。这时壁中的水解酶, 如内源葡聚糖苷酶将葡聚糖切成小的片段, 从而造成细胞壁软化, 但并没有伸展。然后, 转糖基酶, 如木质葡聚糖转糖基酶 (xyloglucan endotransglycosylase, XET), 可以重新结合葡聚糖成为长短不一的片段。细胞质膜中的质子ATP酶可降低壁的pH值, 在适宜的酸度下激活扩展蛋白与其他酶类。

模型二: 扩展蛋白沿着纤维素表面的移动可以使矩阵状多聚体的结构变得松散, 结果细胞壁多聚体产生移动或者蔓延滑动, 在膨压作用下细胞壁扩展。扩展蛋白的细胞壁结合域与纤维素微纤丝表面结合, 可以限制或者控制它本身的移动。

## 2 扩展蛋白基因家族

在拟南芥基因组中大概有26个编码 $\alpha$ -扩展蛋白的基因, 分别命名为 *AtEXP1~26* (*At: Arabidopsis thaliana*); 5个 $\beta$ -扩展蛋白基因, 分别命名为 *AtEXPB1~5*; 3个类扩展蛋白基因, 命名为 *AtEXPL1~3* 和 1个扩展蛋白相关蛋白基因, 命名为 *AtEXPR*。它们所编码的蛋白之间的同源性在网上可以看到 (网址: <http://www.bio.psu.edu/expansins/evolution.htm>)。在其它作物中, 已经发现水稻、玉米、大豆、莼苳、烟草、番茄等植物有扩展蛋白基因的存在。其中在基因库 (GenBank) 中已经注册的水稻 $\alpha$ -扩展蛋白基因有29个, 命名 *Os-EXP1~29*, 水稻 $\beta$ -扩展蛋白基因17个, 命名 *Os-EXPB1~17*; 玉米 $\beta$ -扩展蛋白基因8个, 命名 *Zm-EXP1~8*; 番茄 $\alpha$ -扩展蛋白基因18个, 命名 *Le-EXP1~18*; 草莓 $\alpha$ -扩展蛋白基因7个, 命名 *Fa-EXP1~7*; 烟草 $\alpha$ -扩展蛋白基因6个, 命名 *Nt-EXP1~6*; 莼苳2个, 豌豆1个, 棉花2个, 小麦1个, 另外还有其它一些植物的部分序列, 其中包括 $\alpha$ -扩展蛋白基因和 $\beta$ -扩展蛋白基因。在草本单子叶植物中以 $\beta$ -扩展蛋白基因相对较多, 双子叶植物中以 $\alpha$ -扩展蛋白基因相对较多。分析内含子与外显子结构的结果表明,  $\alpha$ -扩展蛋白与 $\beta$ -扩展蛋白基因起源于同一

祖先基因<sup>[3, 9]</sup>。大量的序列分析表明,  $\alpha$ -扩展蛋白与 $\beta$ -扩展蛋白基因的分歧在单、双子叶进化之前就已经形成。扩展蛋白基因的家族史可能与植物的进化有关<sup>[9, 10]</sup>。我们对基因库 (GenBank) 中已经公布的拟南芥以外的其它作物扩展蛋白基因编码的氨基酸序列进行同源性分析, 结果显示 (图1), 同一蛋白家族成员之间的蛋白同源性较高。我们根据 $\beta$ -扩展蛋白的保守序列设计兼并引物, 从小麦胚芽鞘中克隆到一段 $\beta$ -扩展蛋白基因片段 (注册号: AY260547)。通过网上搜索进行核酸同源性分析结果显示, 该片段与羊毛牧草 (*Festuca pratensis*) 基因和水稻 $\beta$ -扩展蛋白基因 *Os-EXP6* 有很高的同源性。该基因的全长cDNA克隆与功能研究工作正在进行之中 (未发表资料)。

不同植物以及组织、器官中所具有的扩展蛋白的数量、种类和基因表达强度有较大的差异。Wu等<sup>[5]</sup>鉴定分析不同组织、器官中玉米扩展蛋白家族基因 (包括 $\alpha$ -扩展蛋白与 $\beta$ -扩展蛋白基因) 的表达情况, 结果表明, 在玉米中扩展蛋白基因构成了一个多基因家族。在所分析的13个不同的扩展蛋白cDNAs中, 5个为 $\alpha$ -扩展蛋白, 其它8个是 $\beta$ -扩展蛋白基因。研究发现, 一些扩展蛋白基因只在某些区域表达, 如 *Zm-EXPB1* 在玉米花粉中表达, *Zm-EXPB4* 主要在壳中表达。其它的扩展蛋白基因, 如 *Zm-EXP1* 和 *Zm-EXPB2* 在几种器官中表达。在所检测的部位中有3种EXP基因没有检测到。结果还说明, 扩展蛋白基因在某些情况下可能具有普遍的、交叉的表达特性, 而在另外一些情况下可能是很特异的, 并且限制在某些器官和细胞中表达。相对于拟南芥来说, 玉米中 $\beta$ -扩展蛋白的量可能较大, 且表达较 $\alpha$ -扩展蛋白高。

Reidy等<sup>[11]</sup>研究饲料植物羊毛牧草 (*Festuca pratensis*) 中5个 $\alpha$ -扩展蛋白与3个 $\beta$ -扩展蛋白在叶片伸长区域表达情况时发现,  $\alpha$ -扩展蛋白 *Fp-Exp2* 与 $\beta$ -扩展蛋白 *Fp-ExpB3* 主要在维管组织中表达, *Fp-ExpB2* 主要在根系和黄化组织中存在。Zhang与Hasenstein<sup>[2]</sup>用免疫定位方法检测2个扩展蛋白基因 (分子量分别为29、20 kD) 在根系不同区域分布的结果显示, 玉米根系中主要是较大的一个, 在胚芽鞘中则两者都有。扩展蛋白在莼苳

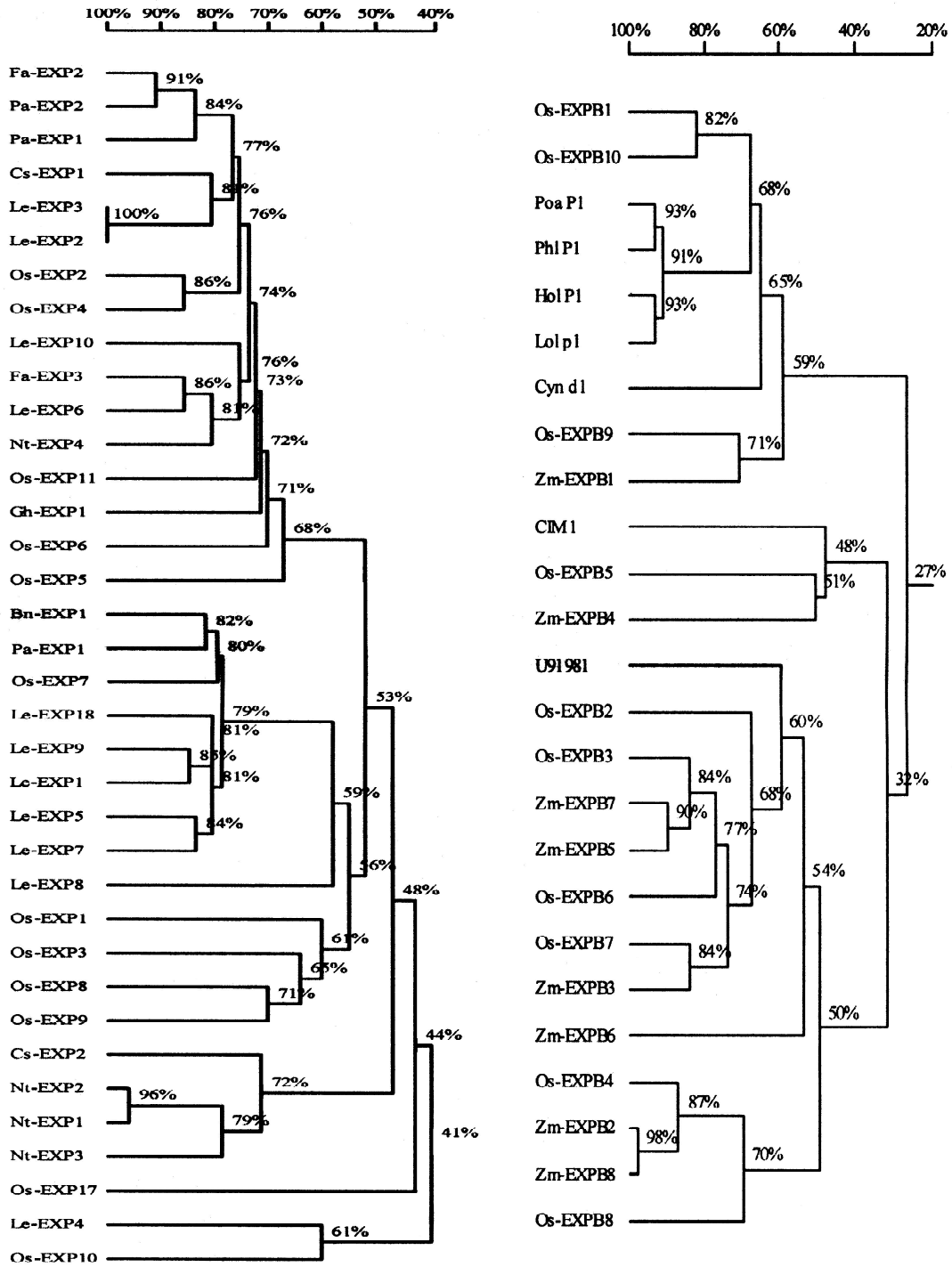


图1 拟南芥以外的其他作物扩展蛋白基因蛋白序列同源树结构

左:  $\alpha$ -扩展蛋白同源树, EXP 为  $\alpha$ -扩展蛋白基因; 右:  $\beta$ -扩展蛋白同源树, EXPB 为  $\beta$ -扩展蛋白基因。Nt:烟草 (*Nicotiana tabacum*); Os: 水稻 (*Oryza sativa*); Fa: 草莓 (*Fragaria x ananassa*); Pa: 樱桃 (*Prunus armeniaca*); Le: 番茄 (*Lycopersicon esculentum*); Gh: 棉花 (*Gossypium hirsutum*); Bn: 芸苔 (*Brassica napus*); Ps: 豌豆 (*Pisum sativum*); Cs: 黄瓜 (*Cucumis sativus*); Poa: 草地早熟禾 (*Poa pratensis*); Phl: 梯牧草 (*Phleum pratensis*); Hol: 绒毛草 (*Holcus lanatus*); Lol: 黑麦草 (*Lolium perenne*); Cyn: 绊根草 (*Cynodon dactylon*)。

根和胚轴中的分布与玉米相似。将根尖首先垂直放置, 然后水平放置, 进行重力刺激 30 min 后, 根系中正在扩展的凸面的信号比凹面强。用囊泡转运抑制剂处理, 或者用生长素转运抑制剂萘啶霉素 (naphthylphthalamic acid) 处理后, 引力反应即延迟。这些结果说明植物体内扩展蛋白具有多样性, 以及基因表达的特异性与复杂性。

### 3 扩展蛋白的生理作用与基因调节

已经发现扩展蛋白在植物细胞中的伸长生长、草本植物花粉管伸长、果实成熟过程中细胞壁的分解、衰老以及其它的细胞降解过程中有重要作用。

**3.1 扩展蛋白与植物细胞的扩张生长** 扩展蛋白活性特别表现在双子叶与单子叶植物正在生长的组织中<sup>[12]</sup>。扩展蛋白基因的表达与植物的伸长生长密切相关。扩展蛋白与植物细胞的扩张生长有关的证据<sup>[8]</sup>有: (1) 在离体条件下, 扩展蛋白在体外诱导植物细胞壁的扩张生长, 而其它蛋白不具有这种特性, 且这一性质具有酸依赖型。例如, 深水稻对淹水的反应是茎的快速生长, 但首先表现的是扩展蛋白基因表达增加。(2) 将提取的扩展蛋白应用于活细胞, 可诱导细胞的快速生长。(3) 扩展蛋白基因的时空表达与细胞生长密切相关。Cho 和 Cosgrove<sup>[13]</sup>用原位杂交和免疫化学技术研究深水稻不同组织和器官中扩展蛋白基因转录与蛋白的空间表达类型时, 发现在生长的节间表皮细胞中扩展蛋白的转录与蛋白活性水平增高, 这些部位的细胞壁厚, 成为生长限制细胞层。扩展蛋白也集中在不同节间的维管束中。在主根中, 扩展蛋白主要在顶部区域, 特别是在表皮中和不同的维管束柱面上以及外围正在发育的根中, 横向的初生根扩展蛋白 mRNA 也保持高水平。在地上部的顶点, 扩展蛋白在初生的叶片中表达较高。(4) 用反义抑制的方法抑制扩展蛋白基因表达时, 细胞的伸长生长即受抑制<sup>[14]</sup>。这些资料说明, 扩展蛋白可能是细胞伸长生长的内部关键性调控因子。

扩展蛋白基因受环境与激素信号的调节不同, 在它们的启动子区域发现有激素调节元件<sup>[3, 15]</sup>。影响生长的 GA 对茎的伸长与扩展蛋白基因表达有相似的效应。如火炬松茎切段中, 生长素诱导根系的产生, 同时随着扩展蛋白基因的表达增加 100

倍<sup>[16]</sup>。在茎生长点中, 产生叶原基的细胞表现为严格的时空类型, 扩展蛋白基因的表达在将要形成叶原基的部位出现<sup>[8]</sup>。这些结果说明, 扩展蛋白基因表达与植物细胞的伸长生长密切相关, 且扩展蛋白的这种作用与生长诱导存在某些内在的联系<sup>[15]</sup>。CTK 与 IAA 在诱导 *CIM 1* 的积累与蛋白水解作用方面具有增效作用<sup>[6]</sup>。

**3.2  $\beta$ -扩展蛋白与花粉管的伸长**  $\beta$ -扩展蛋白与  $\alpha$ -扩展蛋白只有 20%~25% 的氨基酸序列同源性<sup>[4]</sup>, 与草本植物第一组花粉过敏原的同源性较高。事实上,  $\beta$ -扩展蛋白包括第一组花粉过敏原以及相关的在营养组织中表达的基因。如 *CIMI* 是在大豆培养细胞中发现的一个受 CTK 诱导的基因<sup>[6]</sup>, 它们具有类似于扩展蛋白的活性, 可以软化花柱细胞壁, 协助花粉管伸长到胚珠。但它们似乎只诱导单子叶植物花粉管的伸长生长, 对双子叶植物没有类似的活性<sup>[15, 17]</sup>。对基因库进行搜索也发现, 同源的花粉过敏原只在单子叶植物中有。单子叶植物是唯一发现的利用花粉分泌的扩展蛋白帮助花粉管伸长的植物。第一组花粉过敏原似乎也同样有松弛细胞壁的作用, 可以软化柱头与花柱, 帮助花粉管通过花柱进入子房。这种功能虽然还没有完全确认, 但已有研究发现这些蛋白的可溶性很高, 其在相应部位的丰度也很高。如实验发现, 玉米的花柱细胞壁可以为 Zea m1 蛋白 (一种第一组花粉过敏原蛋白) 松弛<sup>[17]</sup>。

$\beta$ -扩展蛋白序列在水稻和玉米中有很多代表类型<sup>[18]</sup>。在玉米中至少有 150 个 EST 序列属于  $\beta$ -扩展蛋白, 它们至少有 19 个基因编码。拟南芥只有 1 个 EST 被认为是  $\beta$ -扩展蛋白。如果拟南芥是其它双子叶植物的代表, 这说明在单子叶植物, 如水稻和玉米中, 存在多种类型和丰度不同的  $\beta$ -扩展蛋白。Cosgrove<sup>[11]</sup>认为, 单子叶植物中  $\beta$ -扩展蛋白基因的进化类型可能与单子叶植物细胞壁的进化有关。单子叶植物与其它植物的细胞壁在多聚糖组成上不完全一样。通常单子叶植物中木质葡聚糖和胶质降低, 取而代之的是其它类型, 如木聚糖和混杂的多聚糖等葡聚糖。这些糖类可能是第一组花粉过敏原的天然靶子物质。

**3.3 扩展蛋白与果实成熟** 在果实成熟过程中, 细胞壁为多聚糖酶水解, 这些酶的基因在果实发育后期呈特异性表达。过去一直认为这些水解酶

是引起果实软化的重要因子。但通过基因操作方法改变酶的活性, 果实软化或多或少表现正常。说明在果实的成熟过程中还有另外一些因子能引起果实细胞壁的分解和果实的软化。近年来的研究发现, 扩展蛋白在果实软化过程中有重要作用, 这些扩展蛋白基因受乙烯的调节<sup>[18]</sup>。

Rose 等<sup>[19]</sup>报道了一个扩展蛋白基因 (*Le-EXPI*) 在成熟的番茄果实中特异性表达明显, 同时这些细胞的细胞壁是被分解而不是扩张。利用 *LeExp1* 结合抗体检测番茄果实个体发育期间基因表达的结果显示, *LeExp1* 抗血清在成熟的果实提取物中可以检测到, 但成熟之前没有, 与 *Le-EXPI* mRNA 积累的类型相一致。相反, 与 *CsExp1* 交叉反应的抗体在果实早期发育过程中和成熟起始时可以检测到, 但在成熟的后期则否。这些资料说明, 尽管这些序列的同源性很高, 但和成熟相关的扩展蛋白与松弛相关的扩展蛋白之间的抗原定位存在很大差异。检测果实中扩展蛋白的结果表明不同种类果实中变异较大。但是, 扩展蛋白在番茄的 *rin* 和 *Nr* 突变体中未检测到, 这些果实成熟延迟, 软化程度降低。同样, *Le-EXPI* 基因过量表达会使果实比较软。*LeExp1* 蛋白的积累受乙烯调节, 这与 mRNA 表达的研究结果相一致, 说明表达调控不是在翻译水平上, 而是在转录水平上<sup>[19]</sup>。

Brumme11 等<sup>[20]</sup>发现, 番茄中存在一个很大而且很复杂的扩展蛋白基因家族, 不同扩展蛋白基因的表达与绿色果实发育有关。他们从不同生长和成熟阶段的番茄果实中克隆到一些编码扩展蛋白同源物质的 cDNA 克隆, 得到了 5 个来源于不同的扩展蛋白的 cDNA 片段。他们进一步研究的结果表明, 5 个基因的 mRNA 表达类型分别有各自的特点: *EXP3* 的 mRNA 在整个果实生长与成熟时期都有积累, 绿色膨胀期和成熟期积累最高, 成熟过程中逐步降低; *EXP4* 的 mRNA 只在绿色果实扩大期积累, *EXP5* 的 mRNA 在膨大的果实中存, 在绿色果实最大期最高, 随着果实的成熟逐步降低; *EXP6* 和 *EXP7* 的 mRNAs 表达水平较其他扩展蛋白基因低, 只在膨大的果实和成熟的果实中存在。

其它果实, 如草莓和哈密瓜, 在成熟后期也有  $\alpha$ -扩展蛋白表达, 这是果实成熟过程中的一般特性。实验表明, 从几种果实中提取的壁蛋白明

显含有扩展蛋白活性<sup>[17]</sup>。

**3.4 扩展蛋白与植物干旱胁迫反应** 干旱胁迫条件下, 植物最明显的表现是生长速率降低。植物细胞生长受膨压驱动, 同时也受细胞壁机械压力的限制。近来的研究表明, 扩展蛋白与植物的干旱反应有关, 生长区域中的扩展蛋白活性增加对生长有一定作用。Cosgrove 实验室的研究者<sup>[21]</sup>在这方面做了一些工作。他们检测高、低水势下离体玉米根尖不同区域 (5 mm 和 5~10 mm) 酸诱导细胞壁扩张生长的结果表明, 在低水势下, 根尖 5 mm 区域酸诱导的扩张生长大大增加, 而 5~10 mm 区域根系的生长则削弱。从伸长区域提取的细胞壁蛋白有扩展蛋白活性, 这些扩展蛋白增加了低水势下的根系生长。Western Blot 分析结果同样表明, 低水势下的根系中扩展蛋白丰度高。另外还发现, 低水势下根尖区域对扩展蛋白的敏感性高于高水势的。这些结果说明, 扩展蛋白活性和细胞壁对扩展蛋白敏感性的增加对提高细胞壁的可塑性有重要作用。他们进一步研究玉米根尖不同生长部位和不同种类的扩展蛋白表达类型, 将根尖分成 3 个部分: 顶部 1~5 mm, 亚顶部 5~10 mm 和不生长的 10~20 mm。检测根中 5 个扩展蛋白基因的结果显示, 2 个  $\alpha$ -*EXP* 和 2 个  $\beta$ -*EXP* 基因可在生长区域表达。将幼苗移到水势为 -1.6 MPa 的蛭石中后,  $\alpha$ -*EXP1*、 $\alpha$ -*EXP5* 和 *EXPB8* 在根尖部位迅速积累。*EXPB2* 和 *EXPB6* 的表达明显与低水势产生反应, 说明它们可能在适应低水势过程中有一定的功能。除了 *EXPB2* 对 ABA 稍有依赖外, 低水势下抑制 ABA 的积累对  $\alpha$ -*EXP* 没有影响<sup>[22]</sup>。这进一步说明, 扩展蛋白基因表达量的调节可能与玉米根系对低水势的适应有一定贡献, 但这些变化可能不受 ABA 量的改变的介导。

一般情况下, 植物受到水分胁迫时, 植物的根/冠比增加。植物根系对水分胁迫的敏感性比地上部差。在低水势下, 植物根系可以通过部分增加扩展蛋白的活性来适应水分胁迫, 促进根系的生长。

#### 4 展望

1880年, 达尔文父子从植物的向光性实验中发现植物激素生长素后, 直到 20 世纪 70 年代“酸生长学说”的建立才部分地解释了生长素的作用机制, 即生长素通过酸化植物细胞壁导致细胞壁

的可塑性增加从而刺激细胞生长。但是生长素刺激生长的机制直到现在也没有得到完满的解释。扩展蛋白基因发现后, 细胞壁扩展机制的研究有了新的突破。根据前面介绍的研究进展, 我们认为可以从以下几个方面认识和展望扩展蛋白研究的意义: (1) 植物细胞壁是有一定强度的纤维网状结构, 它决定了细胞的形态, 细胞要生长扩大必须首先使这种网状结构变得松弛。而扩展蛋白正是这一过程中的重要因子。但是, 作为细胞壁中特有的蛋白, 扩展蛋白没有酶学活性(至少到目前为止还没有发现), 无法用酶学的原理解释它们在细胞壁松弛过程中的作用。所以, 扩展蛋白的发现以及作用机制的研究, 可能会改变人们对细胞壁结构与扩张机制的认识<sup>[1, 8]</sup>。(2) 扩展蛋白对植物细胞的生长、分化过程有显著的调控作用, 但是其作用机制并不清楚。前面已经介绍过, 扩展蛋白对植物细胞生长有重要作用, 且其基因表达受植物激素调控<sup>[3, 18]</sup>。因此进一步阐明植物激素-扩展蛋白-细胞生长之间的关系, 可能会推动植物激素作用机制的研究。(3)  $\beta$ -扩展蛋白与第一组花粉过敏原有很高的同源性, 这一基因家族中某些成员的表达与花粉管伸长关系密切。但这些蛋白的作用是否与植物自交不亲和性以及远缘杂交成功率低有关, 还有待进一步研究。(4) 扩展蛋白基因表达与果实生长和成熟的关系密切<sup>[19, 20]</sup>。采用基因工程手段调控扩展蛋白基因表达或者进行基因转化, 对调控果实成熟和延长果实的贮藏期可能有一定作用。另外, 植物细胞壁的成分是许多工业产品, 如木材、纺织品、纸张、胶卷等的原料, 细胞壁的结构成分直接关系到这些工业产品的品质, 能否根据人们对扩展蛋白的知识, 通过调控细胞壁成分和结构来改善这些产品的品质, 也是值得研究的课题。(5) 水分胁迫导致植物细胞生长变慢, 而扩展蛋白与植物的干旱反应有关, 生长区域中的扩展蛋白活性可促进生长<sup>[21, 22]</sup>。因此如何通过调控扩展蛋白基因表达以提高植物对水分胁迫的适应性, 也是有意义的。

### 参考文献

- Cosgrove DJ. Loosening of plant cell walls by expansins. *Nature*, 2000, 407: 321~326
- Zhang N, Hasenstein KH. Distribution of expansins in gravireponding maize roots. *Plant Cell Physiol*, 2000, 41: 1305~1312
- Lee Y, Choi D, Kende H. Expansins: ever-expanding numbers and functions. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 527~32
- Cosgrove DJ. New genes and new biological roles for expansins. *Curr Opin Plant Biol*, 2000, 3: 73~78
- Wu Y, Meeley RB, Cosgrove DJ. Analysis and expression of the  $\alpha$ -expansin and  $\beta$ -expansin gene families in maize. *Plant Physiol*, 2001, 126: 222~232
- Downes BP, Steinbaker CR, Crowell DN. Expression and processing of a hormonally regulated  $\beta$ -expansin from soybean. *Plant Physiol*, 2001, 126: 244~252
- Cosgrove DJ. Relaxation in a high-stress environment: the molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement. *Plant Cell*, 1997, 9: 1031~1041
- Cosgrove DJ. Wall structure and wall loosening. A look backwards and forwards. *Plant Physiol*, 2001, 125: 131~134
- Li Y, Darley CP, Ongaro V et al. Plant expansins are a complex multigene family with an ancient evolutionary origin. *Plant Physiol*, 2002, 128 (3): 854~864
- Shcherban TY, Shi J, Durachko DM et al. Molecular cloning and sequence analysis of expansins—A highly conserved, multigene family of proteins that mediate cell wall extension in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 9245~9249
- Reidy B, McQueen-Mason S, Nosberger J et al. Differential expression of  $\alpha$ - and  $\beta$ -expansin genes in the elongating leaf of *Festuca pratensis*. *Plant Mol Biol*, 2001, 46: 491~504
- Cosgrove DJ. Plant cell enlargement and the action of expansins. *BioEssays*, 1996, 18: 533~540
- Cho HT, Cosgrove DJ. Altered expression of expansin modulates leaf growth and pedicel abscission in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci*, 2000, 97: 9783~9788
- Rochange SF, Wenzel CL, McQueen-Mason SJ. Impaired growth in transgenic plants over-expressing an expansin isoform. *Plant Mol Biol*, 2001, 46(5): 581~589
- Catalá C, Rose JKC, Bennett AB. Auxin-regulated genes encoding cell wall-modifying proteins are expressed during early tomato fruits growth. *Plant Physiol*, 2000, 122 (2): 527~534
- Hutchison KW, Singer PB, McInnis S et al. Expansins are conserved in conifers and expressed in hypocotyls in response to exogenous auxin. *Plant Physiol*, 1999, 120: 827~832
- Cosgrove DJ, Bedinger P, Durachko DM. Group I allergens of grass pollen as cell wall-loosening agents. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 6559~6564
- Rose JKC, Cosgrove DJ, Albersheim P et al. Detection of expansin proteins and activity during tomato fruit ontogeny. *Plant Physiol*, 2000, 123: 1583~1592
- Rose JKC, Lee HH, Bennett AB. Expression of a divergent expansin gene is fruit-specific and ripening-regulated. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 5955~5960
- Brummell DA, Harpster MH, Dunsmuir P. Differential expression of expansin gene family members during growth and ripening of tomato fruit. *Plant Mol Biol*, 1999, 39: 161~169
- Wu Y, Sharp RE, Durachko DM et al. Growth maintenance of the maize primary root at low water potentials involves increases in cell wall extensibility, expansin activity and wall susceptibility to expansins. *Plant Physiol*, 1996, 111: 765~772
- Wu Y, Cosgrove DJ. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *J Exp Bot*, 2000, 51: 1543~1553