

## 膨胀素和木葡聚糖内转葡萄糖基酶/水解酶基因的功能研究进展

贾鑫磊<sup>1,2</sup>, 何贝轩<sup>2</sup>, 郭丹丹<sup>2</sup>, 郭美丽<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>福建中医药大学药学院, 福州350122

<sup>2</sup>第二军医大学药学院, 上海200433

**摘要:** 植物细胞壁为植物细胞特有结构, 研究表明膨胀素(expansin)和木葡聚糖内转葡萄糖基酶/水解酶(xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase)在植物细胞壁的松弛与重构中发挥重要作用。本文将针对这两类基因在种子萌发、根系建成、茎叶的生长、花和果实的发育成熟以及非生物胁迫响应等生理功能方面的研究进行阐述, 以更好的理解它们并为未来的研究提供一些思路。

**关键词:** 植物细胞壁; 膨胀素; 木葡聚糖内转葡萄糖基酶/水解酶; 生理功能

植物细胞壁是植物细胞区别于动物细胞的主要特征之一, 它为植物生长发育提供基础的支撑和保护作用(黄成和李来庚2016)。植物细胞壁主要由纤维素、半纤维素以及果胶多糖等构成, 目前研究认为纤维素是植物细胞内的结构多糖, 为植物细胞壁提供了基础的网架结构, 是植物细胞壁执行生理功能的基础(程曦等2011)。半纤维素是植物细胞内的基质多糖, 负责参与细胞壁的构建, 调节细胞生长过程(李雄彪和张金忠1994)。而果胶多糖是植物的另一类基质多糖, 在调节植物水势、抵御病菌侵染等方面发挥作用(Jarvis 1984; Atmodjo等2013; Levesque-Tremblay等2015)。事实上, 植物细胞壁在为植株提供支撑保护作用的同时, 也成为限制植物细胞生长的一个重要因素。因此, 对其松弛与重构机制研究成为其中重要一环。早期研究发现, 纤维素-半纤维素网络结构为植物细胞壁提供了基本的机械结构, 而作用于纤维素-半纤维素网络结构的酶控制着细胞壁的松弛与重构; 到了20世纪末期, 膨胀素和木葡聚糖内转葡萄糖基酶/水解酶的发现, 使得对植物细胞壁产生了新的认识, 普遍认为二者是真正参与细胞壁松弛与重构的物质(Cosgrove 2000; Fry 1995)。而近年来, 随着对膨胀素(expansin, EXP)以及木葡聚糖内转葡萄糖基酶/水解酶(xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase, XTH)基因功能研究的深入, 发现其具有非常丰富的生理功能。下文就EXP以及XTH基因的功能研究进行阐述。

### 1 膨胀素基因的功能研究

膨胀素(EXP)又名扩展蛋白, 它是美国科学家

Cosgrove在研究“酸生长”现象时从黄瓜(*Cucumis sativus*)下胚轴分离得到的在体外被证明可以使失活细胞恢复伸展活性的蛋白质(Cosgrove 2000)。之后在烟草(*Nicotiana tabacum*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、毛果杨(*Populus trichocarpa*)等植物中均有发现。已有研究表明, 在黄瓜(*Cucumis sativus*)中鉴定出35个EXP基因, 拟南芥和测序杨中均鉴定出36个EXP基因, 番茄(*Lycopersicon esculentum*)中鉴定出38个EXP基因, 水稻(*Oryza sativa*)基因组数据库中鉴定出58个EXP基因, 而在大豆(*Glycine max*)中, EXP基因可能高达75个(徐倩2016)。由此可见EXP基因是一个多基因家族, 而且不同基因在植物体的功能也不尽相同, 它们分别参与植物生长发育的各个过程包括种子萌发、根系建成、植株生长、花以及果实的发育成熟。我们采用相邻节点(Neighbor-Joining, N-J)算法构建了EXP基因编码蛋白序列的系统进化树(图1), 由图1可知: A组中EXP基因功能较为复杂, 在植株的整个生长周期中均发挥作用; 而B组中EXP基因主要参与种子萌发与根系建成; C组中的EXP基因主要在花以及果实发育中起作用; D组中的EXP基因主要参与根系建成以及茎的伸长。关于其功能的具体研究将在下文进行阐述。

#### 1.1 EXP基因在种子萌发中的作用

Chen和Bradford (2001)在对赤霉素(gibberellin, GA)缺陷型番茄种子萌发诱导的研究中发现番茄

收稿 2018-03-26 修定 2018-11-08

资助 国家自然科学基金(81473300和811173484)。

\* 通讯作者(mlguo@126.com)。

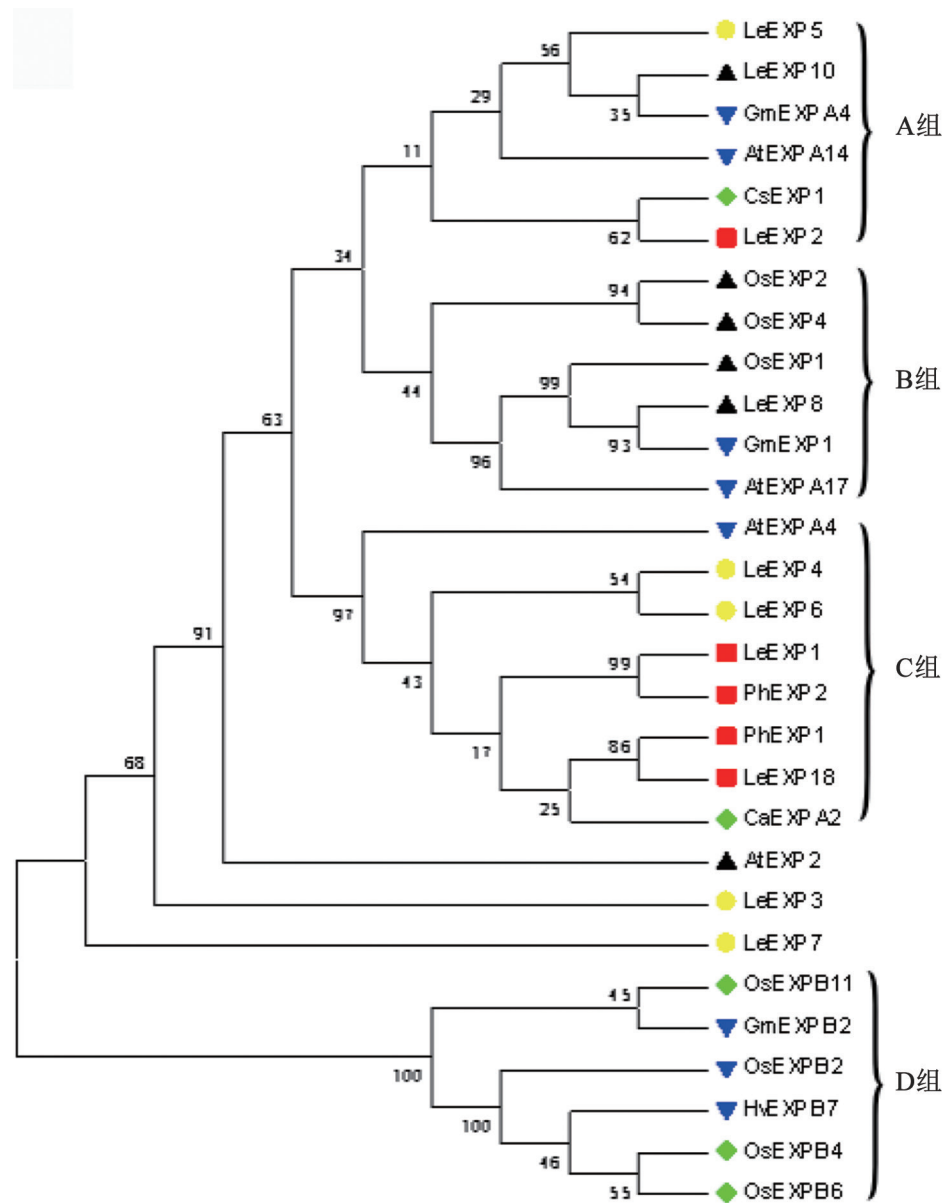


图1 EXPs系统进化树分析

Fig.1 Phylogenetic tree of the amino acid sequences of EXPs

▲表示在种子萌发中发挥作用的EXPs基因; ▼表示在根系建成中发挥作用的EXPs基因; ◆表示在茎叶伸长中发挥作用的EXPs基因; ■表示在花形成与开放中发挥作用的EXPs基因; ●表示在果实发育中发挥作用的EXPs基因。AtEXP2: NP\_196148.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtEXP4: NP\_181500.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtEXPA14: NP\_001332569.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtEXPA17: NP\_192072.1 (*Arabidopsis thaliana*), CaEXPA2: ADC35365.1 (*Coffea arabica*), CsEXP1: AAB37746.1 (*Cucumis sativus*), GmEXP1: NP\_001237850.2 (*Glycine max*), GmEXPA4: AEK69292.1 (*Glycine max*), GmEXPB2: NP\_001242200.2 (*Glycine max*), HvEXPB7: ALP44111.1 (*Hordeum vulgare*), LeEXP1: AAC63088.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP2: AAC64201.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP3: AAD13631.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP4: AAD13632.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP5: AAD13633.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP6: AAD13634.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP7: AAD13635.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP8: AAG32920.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP10: AAG32921.1 (*Lycopersicon esculentum*), LeEXP18: CAA06271.2 (*Lycopersicon esculentum*), OsEXP1: CAA69105.1 (*Oryza sativa*), OsEXP2: AAB38074.1 (*Oryza sativa*), OsEXP4: XP\_015640854.1 (*Oryza sativa*), OsEXPB2: XP\_015614021.1 (*Oryza sativa*), OsEXPB4: AAF72985.1 (*Oryza sativa*), OsEXPB6: XP\_015614019.1 (*Oryza sativa*), OsEXPB11: XP\_015623786.1 (*Oryza sativa*), PhEXP1: AAR82849.1 (*Petunia×hybrida*), PhEXP2: AAR82850.1 (*Petunia×hybrida*)。

种子萌发过程中伴随着*LeEXP8*和*LeEXP10*基因的高表达, 并且发现*LeEXP4*基因表达量与种子软化程度相一致, 因此推测出番茄种子萌发中*LeEXP4*首先表达引起种皮软化, 之后*LeEXP8*以及*LeEXP10*表达引起种子细胞壁松弛从而吸水膨胀最终促使种子萌发。而在对水稻种子萌发过程中*EXP*基因表达的研究中发现, 其种子萌发过程中伴随着*OsEXP1*, *OsEXP2*以及*OsEXP4* 3个水稻*EXP*基因的高表达(Huang等2000; Yan等2014)在对拟南芥*AtEXP2*基因突变体的研究中发现, *Atexp2*突变体种子发芽迟缓, 证明了其在种子萌发过程中的重要作用。

### 1.2 EXP基因在根系建成中的作用

*EXP*基因除在种子萌发中发挥重要作用外, 在种子萌发后的根系建成以及植株的生长发育中同样扮演着重要角色。如Lee等(2003)在对大豆*EXP*基因进行功能研究时发现, 过表达大豆*EXP*基因*GmEXPB2*使得其侧根数量显著增多, 而*GmEXP44*基因可以引起初生根的伸长。Dorota等(2012)将*GmEXP1*转入拟南芥后也发现其初生根及次生根较对照均有显著伸长现象。之后Han和Kim(2013)在对拟南芥*EXP*基因的功能研究中发现生长素(auxin, IAA)可能介导*AtEXP44*、*AtEXP14*以及*AtEXP17*的表达来促使侧根根原基的发育。Zou等(2015)在对水稻*EXP*基因*OsEXPB2*的研究中发现, RNAi干扰后其根皮层细胞大小较野生型发生显著缩小现象, 推测其对水稻根系建成具有重要作用。贺小彦(2015)在对大麦*HvEXPB7*的功能研究中同样证实了膨胀素与根毛发育直接相关。

### 1.3 EXP基因在茎叶伸长中的作用

上述研究从不同物种中证实了*EXP*基因在根系建成中的重要作用, 此外, 研究还表明膨胀素对植株生长发育同样具有重要作用。如Sánchez等(2004)在对鹰嘴豆(*Cicer arietinum*) *EXP*基因的功能研究中发现, 油菜素内酯(brassinolide, BR)和IAA能通过介导*CaEXP42*基因的高表达从而引起其茎快速伸长。Yi等(2002)发现水稻GA诱导的节间快速生长与*OsEXPB4*、*OsEXPB6*以及*OsEXPB11*基因有关。Choi(2003)在对*OsEXPB4*的正义与反义功能研究中发现, 正义植株与野生型相比显示出较高的株高, 而反义植株恰恰表现出相反的表型, 证明了膨胀素对植株生长的重要作用。Pien等(2001)将

黄瓜*CsEXP1*基因转入烟草中发现, 转基因烟草在叶型方面发生了明显的变化, 从而验证了膨胀素在控制叶发育中也发挥重要作用。

### 1.4 EXP基因在花形成开放以及果实发育成熟中的作用

*EXP*基因的另一功能主要体现在花以及果实发育成熟过程中。在花发育过程中, 某些*EXP*基因可能参与花原基的形成以及花瓣开放过程中的快速生长阶段。如Reinhardt等(1998)在对番茄*EXP*基因表达模式进行研究时发现, 番茄*LeEXP18*基因在花分生组织高度表达, 可能参与花分生组织的形成, 而*LeEXP2*则可能与花蕾的形成有关。Zenoni等(2004)在对矮牵牛(*Petunia hybrida*)花*EXP*基因表达模式进行研究时发现*PhEXP1*基因在花瓣开始绽放时高表达, 而进一步的功能研究发现, *PhEXP1*反义植株的花瓣因花瓣细胞缩小而导致花瓣面积减小, 从而验证了其功能。Harada等(2011)对从康乃馨(*Dianthus caryophyllus*)花瓣中鉴定得到的3个*EXP*基因和4个*XTH*基因的研究中发现, 这两类基因可能共同参与花瓣的生长与发育。除此之外, 许多*EXP*基因也参与到果实的发育成熟中。如Brummell等(1999)研究发现番茄中*LeEXP3*、*LeEXP4*、*LeEXP5*、*LeEXP6*和*LeEXP7*基因可能与果实膨大有关, 而*LeEXP1*与果实完熟有关。同时在对草莓(*Fragaria × ananassa*)、梨(*Pyrus bretschneideri*)、桃(*Amygdalus persica*)、荔枝(*Litchi chinensis*)以及香蕉(*Musa nana*)等的果实成熟软化研究中均发现有某些膨胀素参与(李政 2014)。

## 2 木葡聚糖内转葡糖基酶/水解酶基因的功能研究

木葡聚糖内转葡糖基酶/水解酶基因(*XTH*)是较早发现在体外具有催化活性的酶基因之一, 体外酶促实验表明, 该酶具有内转糖基酶(xyloglucan endotransglucosylase, XET)活性(EC:2.4.1.207)和内切水解酶(xyloglucan endohydrolase, XEH)活性(EC:3.2.151)。与*EXP*基因家族一样, *XTH*基因同样是一个大的基因家族, 已有的研究表明, 在拟南芥中存在33个*XTH*基因, 而毛果杨中*XTH*基因数目高达41个。自*XTH*基因被发现以来, 其功能研究就一直吸引着各国学者的目光。目前针对*XTH*基因的

功能研究主要集中在两方面:其一通过原核或者真核表达获得重组蛋白,之后针对纯化的蛋白进行体外酶活测试研究;其二通过RT-qPCR、转基因、RNAi、原位杂交等技术对*XTH*基因的生理功能进行研究。下文将对*XTH*基因的生理功能进行阐述。

目前研究表明*XTH*基因在植株体内表现出非常复杂的功能。它参与了种子萌发、植株生长、花瓣形成与开放、果实软化以及某些特殊器官的发育如棉纤维的伸长等,同时*XTH*基因还参与对多种非生物胁迫的响应,甚至在植物病原菌的侵害以及寄生植物入侵宿主主体中也扮演非常重要的角色。我们采用相邻节点(N-J)算法构建了*XTH*基因编码蛋白序列的系统进化树(图2),由图2可知:A组的*XTH*基因在果实发育中发挥重要的作用;B组的*XTH*基因在根系建成中发挥重要的作用;C组的*XTH*基因在根系以及茎伸长中发挥作用;D组*XTH*基因的功能较为复杂,可能参与植株的整个生命周期;而E组中的*XTH*基因可能更多在果实发育中起作用。而关于*XTH*基因功能的具体研究情况将在下文进行阐述。

### 2.1 *XTH*基因在种子萌发中的作用

种子萌发过程中伴随着胚细胞的分裂与分化,而胚细胞的伸展膨大是其分裂起始的一个关键节点。Kaku等(2004)以及Wu等(2005)通过关联性分析认为*XTH*活性与种子萌发中胚细胞壁的松弛伸展有关。Romo等(2005)在对鹰嘴豆聚乙二醇(PEG)处理前后的差异文库进行筛选时发现,鹰嘴豆*CaXTH1*基因在上胚轴特异性表达,且其表达量伴随PEG对上胚轴的抑制而降低,由此推测*CaXTH1*基因在种子萌发过程上胚轴的伸长中发挥重要作用。Miedes等(2011)通过转基因技术对番茄*LeXTH1*基因进行研究时发现,番茄*LeXTH1*基因在番茄种子下胚轴上端中特异性表达,且由其转录翻译的一种可溶性蛋白与下胚轴细胞壁结构的松弛伸展有关,证明了其在番茄种子萌发中的重要作用。此外,许多学者根据其表达模式推测,其在种皮软化中也扮演一定的角色。

### 2.2 *XTH*基因在根系建成中的作用

在种子萌发过程中,胚根首先突破软化后的种皮并在重力作用下向下生长形成根系。在根系建成中,*XTH*基因同样发挥着重要作用。Liu等

(2007)在对拟南芥*XTH*基因表达模式进行研究时发现,*AtXTH21*主要在根系和花中表达,之后通过过表达和T-DNA插入突变证实了其通过改变根部纤维素沉积以及细胞壁延展性在主根发育中起重要作用。同样,Yasue等(2006)在对拟南芥*XTH*基因的研究中发现,拟南芥*AtXTH17*、*AtXTH18*、*AtXTH19*以及*AtXTH20*在拟南芥根中优先表达,之后通过T-DNA插入突变的研究揭示出*AtXTH18*在初生根伸长中具有重要作用,且通过*AXR2/IAA7*基因功能缺失系的研究发现*AtXTH19*处于*AXR2/IAA7*信号通路下游。而Xu等(2014)在*HDG11*对拟南芥根系发育影响的研究中发现,拟南芥*HDG11*促进根系伸长的机制与几个*XTH*、*EXP*基因有关,说明*XTH*基因是根系发育过程中的一个重要响应基因。上述研究发现*XTH*基因在促进根系生长发育中具有重要的作用,且其可能是根系发育中调节因子的响应基因。但Maris等(2009)在对拟南芥*AtXTH14*以及*AtXTH26*进行体外的功能研究时发现,*AtXTH14*以剂量依赖的形式抑制拟南芥主根以及根毛的发育;而*AtXTH26*与拟南芥根系共同孵育时使得根系发育停止,同时在根皮质细胞处形成不规则的肿胀结构。这种双向调节现象的出现充分反映出*XTH*基因功能的复杂性。

### 2.3 *XTH*基因在茎叶伸长中的作用

在对叶片形成以及茎节伸长机制的研究中也发现了*XTH*基因的参与。Nakamura等(2003)在对2个赤豆*XTH*基因(*VaXTH1*和*VaXTH2*)表达谱的研究中发现,*VaXTH1*基因在茎节间基部高表达,而*VaXTH2*在节间顶部高表达,且其均响应于生长素(IAA)引起的节间伸长过程,因此推测这两个*XTH*基因在茎伸长中发挥作用。Jan等(2004)在对GA诱导的水稻节间快速伸长机制的研究中发现,水稻*OsXTH8*的表达会被GA诱导上调,且对2个水稻高度异常突变系的研究中发现其表达量与水稻植株高度相一致,采用RNAi干扰后,水稻生长受到抑制,通过上述实验充分证明了*OsXTH8*在水稻茎叶生长发育中的重要作用。Matsui等(2005)在对拟南芥*XTH*基因突变系的研究中发现,拟南芥*AtXTH27*功能缺失突变体中观察到叶片中叶脉的缩短以及缺失,之后通过将野生型拟南芥*AtXTH27*基因转入此突变体,证明了其在拟南芥导管形成中占有重要作用。Han等(2017)从柿子(*Diospyros kaki*)中分

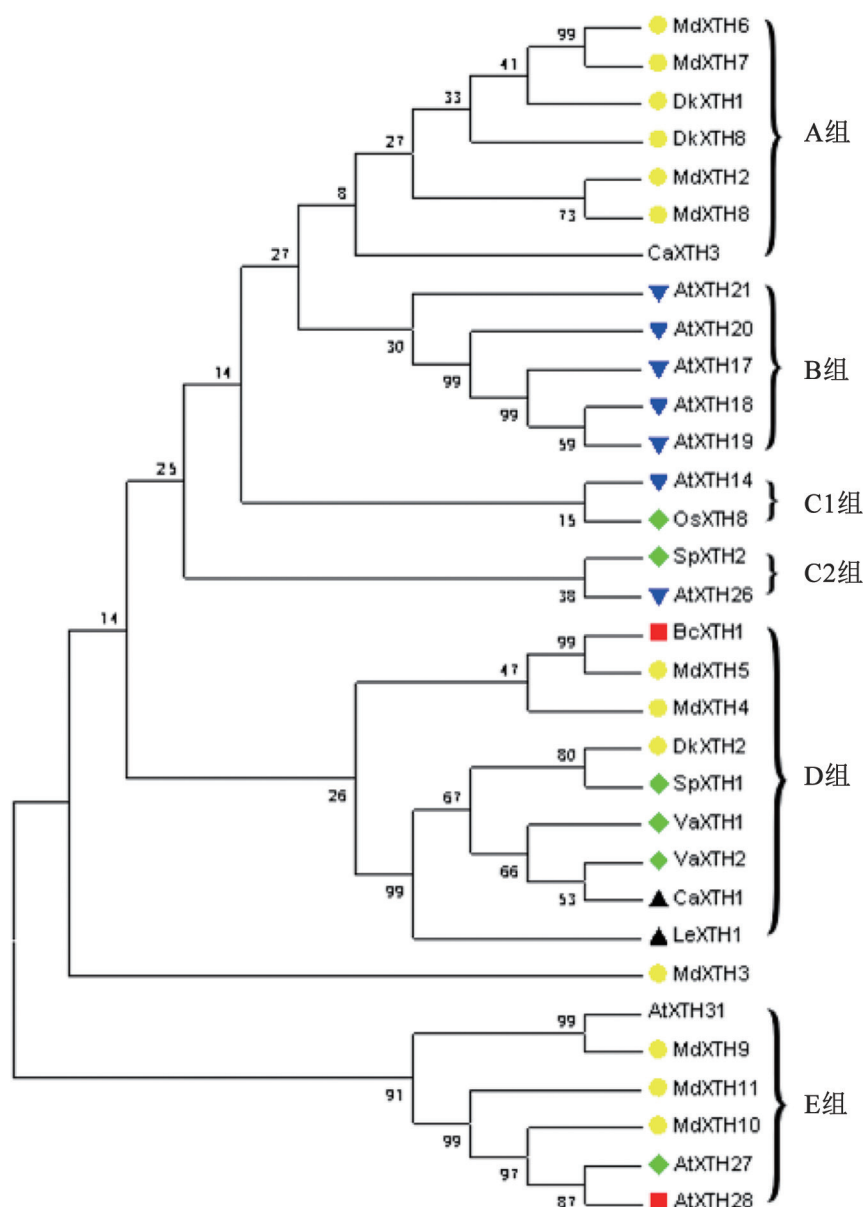


图2 XTHs系统进化树分析

Fig.2 Phylogenetic tree of the amino acid sequences of XTHs

▲表示在种子萌发中发挥作用的XTHs基因; ▼表示在根系建成中发挥作用的XTHs基因; ◆表示在茎叶伸长中发挥作用的XTHs基因; ■表示在花形成与开放中发挥作用的XTHs基因; ●表示在果实发育中发挥作用的XTHs基因。AtXTH31和CaXTH33可能参与盐胁迫响应。AtXTH14: AEE85118.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH17: AEE34357.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH18: AEE85746.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH19: AEE85747.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH20: AED95616.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH21: NP\_179470.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH26: AEE85554.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH27: AEC05508.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH28: AEE29214.1 (*Arabidopsis thaliana*), AtXTH31: AEE77976.1 (*Arabidopsis thaliana*), BcXTH1: AAV92081.1 (*Brassica campestris*), CaXTH1: CAA06217.1 (*Coffea arabica*), CaXTH3: ABD96609.1 (*Coffea arabica*), DkXTH1: AEQ37175.1 (*Diospyros kaki*), DkXTH2: AEQ37176.1 (*Diospyros kaki*), DkXTH8: AHE13905.1 (*Diospyros kaki*), LeXTH1: NP\_001233858.1 (*Lycopersicon esculentum*), MdXTH2: ACD03226.1 (*Malus domestica*), MdXTH3: ACD03227.1 (*Malus domestica*), MdXTH4: ACD03228.1 (*Malus domestica*), MdXTH5: ACD03229.1 (*Malus domestica*), MdXTH6: ACD03230.1 (*Malus domestica*), MdXTH7: ACD03231.1 (*Malus domestica*), MdXTH8: ACD03232.1 (*Malus domestica*), MdXTH9: ACD03233.1 (*Malus domestica*), MdXTH10: ACD03234.1 (*Malus domestica*), MdXTH11: ACD03235.1 (*Malus domestica*), OsXTH8: XP\_015650689.1 (*Oryza sativa*), SpXTH1: BAE06060.1 (*Sagittaria pygmaea*), SpXTH4: BAE06063.1 (*Sagittaria pygmaea*), VaXTH1: NP\_001316764.1 (*Vigna angularis*), VaXTH2: XP\_017417017.1 (*Vigna angularis*)。

离出来一个新的*XTH*基因命名为*DkXTH1*, 将其转入番茄中发现, 转基因表现出更大的叶片以及更大的果实。上述针对不同物种*XTH*基因功能的研究说明了*XTH*基因在植株茎叶发育中的重要作用。

#### 2.4 *XTH*基因在花形成开放以及果实发育成熟中的作用

研究表明*XTH*基因在花的形成以及果实成熟软化中扮演着重要角色。如: Shin等(2006)从油菜(*Brassica napus*)雌蕊的cDNA文库中鉴定出一个*XTH*基因, 命名为*BcXTH1*, 原位杂交实验显示其在花原基表层细胞中高表达, 推测其可能与花蕾形成有关。而Kurasawa等(2009)通过对拟南芥*AtXTH28*基因的反向遗传学即功能缺失研究发现, *AtXTH28*基因的功能缺失会导致其自花授粉能力的下降, 进一步的研究证明拟南芥*AtXTH28*基因在雄蕊伸长中的作用。Li等(2014)在对兰花(*Cymbidium* ssp)唇瓣与花瓣内侧进行蛋白组、转录组的差异分析显示*XTH*基因参与花瓣形态发生。Chervin等(2008)、Asif等(2014)以及Xu等(2016)分别对赤霞珠葡萄(*Cabernet Sauvignon*)、香蕉、山楂(*Crataegus pinnatifida*)进行转录组分析, 结果表明*XTH*基因可能参与果实成熟软化过程。Zhu等(2013)在对柿子软化过程中*XTH*基因表达模式的研究中发现, *DkXTH1*和*DkXTH2*这两个基因均受乙烯诱导, 但其在柿子软化中具有不同的积累模式: *DkXTH1*在成熟第3天达到最高峰, 而*DkXTH2*在成熟第12天达到最高峰, 推测其分别在成熟早期与晚期软化中发挥功能。Han等(2017)将*DkXTH1*转入番茄中发现, 转基因番茄表现出更大的果实并且软化过程也被推迟, 从而证明了柿子*DkXTH1*基因更多地参与成熟早期果实的膨大, 而*DkXTH2*可能更多地参与软化过程。而Han等(2016)从柿子中鉴定出一个新的*XTH*基因并命名为*DkXTH8*, 通过转基因番茄证明其也参与乙烯诱导的果实软化过程。近期, Zhang等(2017)在对‘泰山早霞’苹果(*Malus domestica*)成熟软化过程中*XTH*基因家族功能的研究结果显示苹果*XTH1*、*XTH3*、*XTH4*、*XTH5*和*XTH9*可能参与非乙烯依赖性的早期果实成熟, 而*XTH2*、*XTH6*、*XTH7*、*XTH8*、*XTH10*和*XTH11*可能参与乙烯依赖性的晚期果实成熟软化, 同时将*XTH2*和*XTH10*在番茄中过表达导致乙烯生物合成以及信号转导相关基因的上调, 暗示其可能在果实软化

中起反馈调节作用。总而言之, *XTH*基因在果实成熟软化中可能扮演两种不同的角色, 其中部分*XTH*基因在果实成熟中的快速膨胀阶段起到决定性作用, 而另一部分则在成熟后的果实软化阶段起决定作用。

#### 2.5 *XTH*基因在胁迫响应中的作用

上述研究反映出*XTH*基因在植株整个生长期中的重要作用, 同时, 研究表明其在植株应对众多非生物胁迫如干旱、冷热、盐、重金属和庇荫的响应中也起到重要作用, 并且在植株抵御或发生病原菌感染过程中也有参与。如Ookawara等(2005)在对矮慈姑(*Sagittaria pygmaea*)茎伸长与缺氧响应关系的研究中发现, 缺氧通过增强*SpXTH1*和*SpXTH4*的表达来影响茎伸长。Cho等(2006)以及Han等(2013)通过转基因技术证实了*XTH*基因在提高机体对盐胁迫耐受性中的重要作用。Zun等(2012)发现拟南芥*AtXTH31*的T-DNA插入突变体比野生型具有更好的铝耐受性, 之后通过核磁共振化学位移证实了细胞壁中铝-木葡聚糖复合物的存在, 从而阐明了*AtXTH31*可能通过调节木葡聚糖的含量来影响植株对铝的敏感性, 这是首次对*XTH*基因参与植株应对重金属胁迫机制的完整阐述, 而*XTH*基因改善植株盐胁迫耐受性的机制很可能与此相似。而近年来, 人们更多地通过芯片分析对*XTH*基因在应对缺水以及盐胁迫中的功能进行整体分析(Li等2016; Xuan等2016)。上述研究结果在Gall等(2015)对细胞壁响应各种非生物胁迫机制的阐述中均有体现。除此之外, *XTH*基因还可能参与到了由BR、GA以及IAA介导的庇荫回应(Lee等2005; Keuskamp等2011; Sasidharan等2014)。更有趣是在对寄生植物菟丝子(*Cuscuta chinensis*)入侵宿主的机制研究中发现, 菟丝子在入侵宿主的过程中, 其自身*XTH*基因在吸器中高表达, 进一步的研究表明: 一方面其可以通过使幼小吸器快速膨胀从而侵入宿主体内, 另一方面*XTH*由吸器分泌到宿主中通过松弛宿主细胞壁结构来加速入侵过程(Olsen等2015, 2016)。而在番茄对菟丝子抗性的研究中发现, 番茄*LeXTH1*可能通过收紧细胞壁来避免菟丝子的入侵(Albert等2004)。这可能是自然界中各种植物在长期进化中的一种相互制约模式, 而这些研究也进一步扩大了我们对*XTH*基因功能多样性以及复杂性的认知。

### 3 结论与展望

在对*EXP*基因和*XTH*基因生理功能进行归纳梳理的过程中,发现了一些非常有趣的事情。如:*EXP*基因和*XTH*基因在种子萌发、根系建成、茎伸长以及花果实的发育中都扮演着非常重要的角色,并且它们发挥的作用也非常相似,几乎是一致的,这使得我们更加确信两者之间是存在某种协同作用的;并且在进化树的分析中发现,*EXP*基因和*XTH*基因所发挥的生理功能与其进化关系具有一定的契合性,据此可以对新克隆*EXP*和*XTH*基因的生理功能进行初步的预测;此外,我们还注意到*AtXTH14*和*AtXTH26*基因抑制根系生长这个反常现象,这似乎是在提示*XTHs*基因可能具有双向调节的功能,而这一点也说明了*XTH*基因功能的复杂性和重要性。

正如上文所述,膨胀素与木葡聚糖内转葡糖基酶/水解酶在植物生长发育的整个周期中扮演非常重要的角色,并且国内外学者已经对*EXP*以及*XTH*基因的表达模式以及生理功能进行了比较多的研究,但是仍有许多问题尚未解决。如:其一,虽然研究表明膨胀素具有非常重要的生理功能,但对其作用机制尚无定论,一些学者基于膨胀素蛋白结构认为其具有酶活性,但体外实验研究发现其对细胞壁主要成分均未展现出活性,目前更多的学者倾向于认为其可通过破坏分子间氢键来发挥作用;其二,膨胀素与木葡聚糖内转葡糖基酶/水解酶在功能上具有非常多的相似性,推测这两类基因在功能上具有协同性,但这种协作关系是否存在尚不清晰,而如果两者之间确实存在协同作用,那协同是如何发生的以及这种协同作用对它们生理功能的影响无疑是一个非常值得探讨的问题;其三,*EXP*与*XTH*基因均属于多基因家族,想要全面认识其功能需要进一步的研究,特别是在植物中特异性表达与积累的某些基因对特定器官的发育可能产生重大的影响,因而认为其在提高作物产量尤其是对药用植物这类有用部位差异巨大的作物具有重要的研究价值,其与植物产量的关系将有可能成为下一个研究热点;其四,这两类基因受到多种因素的调节,很可能是许多调节基因的下游响应基因,充分了解其表达模式与生理功能为上游调节基因的信号转导途径研究提供了一个

很好的契机。因而,一方面应该继续加大对其表达模式及生理功能的探究,另一方面应推动建立相关的专用数据库,将各国学者对*EXP*以及*XTH*基因序列特征、表达模式以及功能特征的研究成果进行综合整理,从而更好的理解和应用它们。

### 参考文献(References)

- Albert M, Werner M, Proksch P, et al (2004). The cell wall-modifying xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase *lexth1* is expressed during the defence reaction of tomato against the plant parasite *cuscuta reflexa*. *Plant Biol*, 6: 402–407
- Asif MH, Lakhwani D, Pathak S, et al (2014). Transcriptome analysis of ripe and unripe fruit tissue of banana identifies major metabolic networks involved in fruit ripening process. *BMC Plant Biol*, 14: 316
- Atmodjo MA, Hao Z, Mohnen D (2013). Evolving views of pectin biosynthesis. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 747–779
- Brummell DA, Harpster MH, Dunsmuir P (1999). Differential expression of expansin gene family members during growth and ripening of tomato fruit. *Plant Mol Biol*, 39: 161–169
- 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
- Cheng X, Hao HQ, Peng L (2011). Recent progress of cellulose synthesis in cell wall of plants. *J Trop Subtrop Bot*, 19: 283–290 (in Chinese with English abstract) [程曦, 郝怀庆, 彭励(2011). 植物细胞壁中纤维素合成的研究进展. *热带亚热带植物学报*, 19: 283–290]
- Chervin C, Tira-Umphon A, Terrier N, et al (2008). Stimulation of the grape berry expansion by ethylene and effects on related gene transcripts, over the ripening phase. *Physiol Plant*, 134: 534–546
- Cho SK, Kim JE, Park JA, et al (2006). Constitutive expression of abiotic stress-inducible hot pepper *CaXTH3*, which encodes a xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase homolog, improves drought and salt tolerance in transgenic arabidopsis plants. *FEBS Lett*, 580: 3136–3144
- Choi D, Lee Y, Cho HT, et al (2003). Regulation of expansin gene expression affects growth and development in transgenic rice plants. *Plant Cell*, 15: 1386–1398
- Cosgrove DJ (2000). New genes and new biological roles for expansins. *Curr Opin Plant Biol*, 3: 73–78
- Fry SC (1995). Polysaccharide-modifying enzymes in the plant cell wall. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 46: 497–520
- Gall LH, Philippe F, Domon JM, et al (2015). Cell wall metabolism in response to abiotic stress. *Plants*, 4: 112–166

- Han WL, Kim J (2013). Expansin 17 up-regulated by lbd18/asl20 promotes lateral root formation during the auxin response. *Plant Cell Physiol*, 54: 1600–1611
- Han Y, Ban Q, Li H, et al (2016). DkXTH8, a novel xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase in persimmon, alters cell wall structure and promotes leaf senescence and fruit postharvest softening. *Sci Rep*, 6: 39155
- Han Y, Han S, Ban Q, et al (2017). Overexpression of persimmon *dkxth1*, enhanced tolerance to abiotic stress and delayed fruit softening in transgenic plants. *Plant Cell Rep*, 36: 583–596
- Han Y, Wang W, Sun J, et al (2013). *Populus euphratica* xth overexpression enhances salinity tolerance by the development of leaf succulence in transgenic tobacco plants. *J Exp Bot*, 64: 4225–4238
- Harada T, Torii Y, Morita S, et al (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
- He XY (2015). Isolation, Cloning and functional identification of the growth-regulated gene *HvEXPB7* from wild barley roots of tibet under drought stress (dissertation). Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese with English abstract) [贺小彦(2015). 干旱胁迫下西藏野生大麦根毛生长调控基因*HvEXPB7*的分离、克隆和功能鉴定(学位论文). 杭州: 浙江大学]
- Huang C, Li LG (2016). Understanding of plant cell wall biosynthesis for utilization of lignocellulosic biomass resources *Chin Sci Bull*, 34: 3623–3629 (in Chinese) [黄成, 李来庚(2016). 植物细胞壁研究与生物质改造利用. 科学通报, 34: 3623–3629]
- Huang J, Takano T, Akita S (2000). Expression of alpha-expansin genes in young seedlings of rice (*Oryza sativa* L.). *Planta*, 211: 467–473
- Jan A, Yang G, Nakamura H, et al (2004). Characterization of a xyloglucan endotransglucosylase gene that is up-regulated by gibberellin in rice. *Plant Physiol*, 136: 3670–3681
- Jarvis MC (1984). Structure and properties of pectin gels in plant cell walls. *Plant Cell Environ*, 7: 153–164
- Kaku T, Tabuchi A, Wakabayashi K, et al (2004). Xyloglucan oligosaccharides cause cell wall loosening by enhancing xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase activity in azuki bean epicotyls. *Plant Cell Physiol*, 45: 77–82
- Keuskamp DH, Sasidharan R, Vos I, et al (2011). Blue-light-mediated shade avoidance requires combined auxin and brassinosteroid action in arabidopsis seedlings. *Plant J*, 67: 208–217
- Kurasawa K, Matsui A, Yokoyama R, et al (2009). The *AtXTH28* gene, a xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase is involved in automatic self-pollination in *arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 50: 413–422
- Lee D, Polisensky DH, Braam J (2005). Genome-wide identification of touch-and darkness-regulated Arabidopsis genes: a focus on calmodulin-like and XTH genes. *New Phytol*, 165: 429–444
- Lee DK, Ahn JH, Song SK, et al (2003). Expression of an expansin gene is correlated with root elongation in soybean. *Plant Physiol*, 131: 985–997
- Levesque-Tremblay G, Pelloux J, Braybrook SA, et al (2015). Tuning of pectin methylesterification: consequences for cell wall biomechanics and development. *Planta*, 242: 791–811
- Li X, Xu W, Chowdhury MR, et al (2014) Comparative proteomic analysis of labellum and inner lateral petals in *Cymbidium ensifolium* flowers. *Int J Mol Sci*, 15: 19877–19897
- Li XB, Zhang JZ (1994). Chemical structure and physiological function of hemicellulose. *Chin Bull Bot*, 11: 27–33 (in Chinese with English abstract) [李雄彪, 张金忠(1994). 半纤维素的化学结构和生理功能. 植物学报, 11: 27–33]
- Li Z (2014). Expression analysis and functional verification of *CpEXPI* gene from *Brassica chinensis* (dissertation). Chongqing: Southwest University (in Chinese with English abstract) [李政(2014). 蜡梅扩张蛋白基因*CpEXPI*的表达分析及其功能验证(学位论文). 重庆: 西南大学]
- Liu YB, Lu SM, Zhang JF, et al (2007). A xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase involves in growth of primary root and alters the deposition of cellulose in *Arabidopsis*. *Planta*, 226: 1547–1560
- Maris A, Suslov D, Fry SC, et al (2009). Enzymic characterization of two recombinant xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase (XTH) proteins of arabidopsis and their effect on root growth and cell wall extension. *J Exp Bot*, 60: 3959–3972
- Matsui A, Yokoyama R, Seki M, et al (2005). *AtXTH27* plays an essential role in cell wall modification during the development of tracheary elements. *Plant J*, 42: 525–534
- Miedes E, Zarra I, Hoson T, et al (2011). Xyloglucan endotransglucosylase and cell wall extensibility. *J Plant Physiol*, 168: 196–203
- Nakamura T, Yokoyama R, Tomita E, et al (2003). Two azuki bean XTH genes, *VaXTH1* and *VaXTH2*, with similar tissue-specific expression profiles, are differently regulated by auxin. *Plant Cell Physiol*, 44: 16–24
- Olsen S, Popper ZA, Krause K (2016). Two sides of the same coin: xyloglucan endotransglucosylases/hydrolases in host infection by the parasitic plant *cuscuta*. *Plant Signal Behav*, 11: e1145336
- Olsen S, Striberny B, Hollmann J, et al (2015). Getting ready for host invasion: elevated expression and action of xyloglucan endotransglucosylases/hydrolases in developing



- haustoria of the holoparasitic angiosperm *Cuscuta*. *J Exp Bot*, 258: 193–204
- Ookawara R, Satoh S, Yoshioka T, et al (2005). Expression of  $\alpha$ -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
- Osato Y, Yokoyama R, Nishitani K (2006). A principal role for AtXTH18 in *Arabidopsis thaliana*, root growth: a functional analysis using RNAi plants. *J Plant Res*, 119: 153–162
- Pien S, Wyrzykowska J, McQueen-Mason S, et al (2001). Local expression of expansin induces the entire process of leaf development and modifies leaf shape. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 11812–11817
- Reinhardt D, Wittwer F, Mandel T, et al (1998). Localized upregulation of a new expansin gene predicts the site of leaf formation in the tomato meristem. *Plant Cell*, 10: 1427–1437
- Romo S, Jiménez T, Labrador E, et al (2005). The gene for a xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase from *Cicer arietinum*, is strongly expressed in elongating tissues. *Plant Physiol Biochem*, 43: 169–176
- Sánchez MA, Mateos I, Labrador E, et al (2004). Brassinolides and IAA induce the transcription of four  $\alpha$ -expansin genes related to development in *Cicer arietinum*. *Plant Physiol Biochem*, 42: 709–716
- Sasidharan R, Keuskamp DH, Kooke R, et al (2014). Interactions between auxin, microtubules and xths mediate green shade-induced petiole elongation in *Arabidopsis*. *PLoS One*, 9: e90587
- Shin YK, Yum H, Kim ES, et al (2006). BcXTH1, a brassica campestris homologue of Arabidopsis XTH9, is associated with cell expansion. *Planta*, 224: 32–41
- Soltys D, Rudzińska-Langwald A, Gniazdowska A, et al (2012). Inhibition of tomato (*Solanum lycopersicum*) root growth by cyanamide is due to altered cell division, phytohormone balance and expansin gene expression. *Planta*, 236: 1629–1638
- Song L, Prince S, Valliyodan B, et al (2016). Genome-wide transcriptome analysis of soybean primary root under varying water-deficit conditions. *BMC Genomics*, 17: 57
- Wu Y, Jeong BR, Fry SC, et al (2005). Change in XET activities, cell wall extensibility and hypocotyl elongation of soybean seedlings at low water potential. *Planta*, 220: 593–601
- Xu J, Zhao Y, Zhang X, et al (2016). Transcriptome analysis and ultrastructure observation reveal that hawthorn fruit softening is due to cellulose/hemicellulose degradation. *Front Plant Sci*, 7: 1524
- Xu P, Cai XT, Wang Y, et al (2014). HDG11 upregulates cell-wall-loosening protein genes to promote root elongation in Arabidopsis. *J Exp Bot*, 65: 4285–4295
- Xu Q (2016). Cloning and functional analysis of heat-resistant and leaf-elongation-related expansion protein genes in turfgrass (dissertation). Beijing: Beijing Forestry University (in Chinese with English abstract) [徐倩(2016). 草坪草耐热及叶片伸长相关扩展蛋白基因的克隆和功能研究(学位论文). 北京: 北京林业大学]
- Xuan Y, Zhou ZS, Li HB, et al (2016). Identification of a group of XTHs genes responding to heavy metal mercury, salinity and drought stresses in *Medicago truncatula*. *Ecotoxicol Environ Saf*, 132: 153–163
- Yan A, Wu M, Yan L, et al (2014). AtEXP2 is involved in seed germination and abiotic stress response in Arabidopsis. *PLoS One*, 9: e85208
- Lee Y, Choi D, Kende H (2002). Expansins: ever-expanding numbers and functions. *Curr Opin Plant Biol*, 4: 527–532
- Zenoni S, Reale L, Tornielli GB, et al (2004). Downregulation of the *Petunia hybrida*  $\alpha$ -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 Z, Wang N, Jiang S, et al (2017). Analysis of the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase gene family during apple fruit ripening and softening. *J Agric Food Chem*, 65: 429–434
- Zhu Q, Zhang Z, Rao J, et al (2013). Identification of xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase genes (*XTHs*) and their expression in persimmon fruit as influenced by 1-methylcyclopropene and gibberellic acid during storage at ambient temperature. *Food Chem*, 138: 471–477
- Zhu XF, Shi YZ, Lei GJ, et al (2012). XTH31, encoding an *in vitro* xeh/xet-active enzyme, regulates aluminum sensitivity by modulating *in vivo* xet action, cell wall xyloglucan content, and aluminum binding capacity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24: 4731–4747
- Zou HY, Wenwen YH, Zang GC, et al (2015). *Osexpb2*, a  $\beta$ -expansin gene, is involved in rice root system architecture. *Mol Breeding*, 35: 41

## Research progress in the function of expansins and xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase

JIA Xin-Lei<sup>1,2</sup>, HE Bei-Xuan<sup>2</sup>, GUO Dan-Dan<sup>2</sup>, GUO Mei-Li<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>*School of Pharmacy, Fujian University of Traditional Chinese Medicine, Fuzhou 350122, China*

<sup>2</sup>*School of Pharmacy, Second Military Medical University, Shanghai 200433, China*

**Abstract:** The plant cell wall is a specific architecture of plant cell, a lot of research indicates that expansins and xyloglucan endotransglucosylase/hydrolases play an important role in the relaxation and reconstruction of plant cell walls. This review summarizes recent studies on the physiological functions of these two genes in seed germination, root establishment, growth of stems and leaves, development of flowers and fruits, and abiotic stress response. This work can help us better understand them and provide some ideas for future research.

**Key words:** plant cell wall; expansin; xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase; physiological function

---

Received 2018-03-26 Accepted 2018-11-08

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (81473300, 81173484).

\*Corresponding author (mlguo@126.com).