

植物细胞壁中纤维素合成的研究进展

程曦¹, 郝怀庆², 彭励^{1*}

(1. 宁夏大学生命科学学院, 银川 750021; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要:纤维素是植物细胞壁的主要成分,是植物细胞壁执行生理功能的基础,也是人类生产和生活中必不可少的一类物质。本文对纤维素合成、合成中所需要的酶以及纤维素沉积中微纤丝的作用等方面进行了综述和探讨,并对纤维素合成的深入研究进行了展望。

关键词:纤维素合成;纤维素合酶;蔗糖合酶;微纤丝

中图分类号:Q942.6

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2011)03-0283-08

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.015

Recent Progresses on Cellulose Synthesis in Cell Wall of Plants

CHENG Xi¹, HAO Huai-qing², PENG Li^{1*}

(1. School of Life Sciences, Ningxia University, Yinchuan 750021, China;

2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: Cellulose is a major component in cell wall and carries out many important physiological functions. In addition, it is necessary material for human life and production. The recent progresses in cellulose synthesis, the functions of relative enzymes and microfibril in process of cellulose synthesis were reviewed. The studies in cellulose synthesis were prospected.

Key words: Cellulose synthesis; Cellulose synthase; Sucrose synthase; Microfibril

细胞壁是由纤维素和果胶质交结形成的多糖和蛋白质及其它成分构成的三维网络结构,也是植物细胞区别于动物细胞的重要特征之一。过去,细胞壁被认为是一惰性结构,只具有机械支持和防御功能。但随着实验技术和方法的不断创新和应用,人们逐渐认识到细胞壁作为植物细胞的重要组成部分,不仅具有保护和支撑的作用,还与植物细胞的物质运输、信号传导等生理功能有关^[1]。组成细胞壁的主要成分是纤维素、半纤维素、果胶质和木质素等,其中纤维素和木质素是森林木材中的重要组成成分,也是非粮食类生物物质的主要成分,因此细胞壁被认为是地球上可再生的重要植物生物资源。近年来,有关植物细胞壁各组分的生物合成、细胞壁的构建模式、细胞壁与植物的生长发育等问题,特别是植物细胞壁的形成及其调控机理的

研究成为人们关注的焦点^[2-3]。本文对植物细胞壁中的纤维素合成、合成中所需要的酶以及纤维素沉积中微纤丝的作用等方面进行综述,为今后深入研究纤维素的合成及其机理研究提供科学参考。

1 细胞壁的组成及其功能

植物细胞壁一般分为初生壁、次生壁和中胶层(胞间层)三层结构。初生壁位于中胶层和次生壁之间,主要由多糖、蛋白质、一些酶类以及钙离子和凝集素等组成。其多糖成分主要为纤维素、半纤维素和果胶质。细胞壁中的纤维素是由 β -1,4葡萄糖残基组成的不分支多糖,是植物细胞壁的主要成分。在初生壁中,纤维素微纤丝沿着生长轴方向有序地排列,这种排列模式是决定细胞伸展方向的关键因子^[4]。半纤维素中以木-葡萄糖苷含量最高,主要

功能是交连纤维素微纤丝。果胶质在细胞壁水合、粘连以及细胞生长过程中,以及在细胞壁的延展性和弹性方面起着重要作用^[5-6]。次生壁是当细胞的伸长生长停止后,细胞初生壁继续生长加厚形成的,它在结构和组成上高度特化,与初生壁有很大的不同。次生壁有多层沉积,具有比初生壁厚度的纤维素,而且微纤丝的排列也比较有规律。在次生壁中除含有纤维素和半纤维素外,还含有木质素,这是一类不溶性的芳香类聚合物。它在细胞壁中与纤维素紧密交联形成一个疏水的网状结构,阻止细胞进一步伸长,且增加了细胞壁的机械强度以及对病原体的抵抗能力,因此木质素在维持植物正常结构、运输水分和养料以及抵抗不良外界环境的侵袭中具有重要作用。中胶层在初生壁之外,其组成和细胞壁的其余部分很不相同,富含果胶质,蛋白质的成分也与初生壁和次生壁大不相同^[7]。

蛋白质是组成细胞壁的另一类主要成分,主要包括富羟脯氨酸糖蛋白(HRGP)、富含甘氨酸的蛋白(GRP)、富含脯氨酸的糖蛋白(PRP)和阿拉伯半乳聚糖蛋白(AGP),它们在植物细胞生长过程中均发挥着重要的调节作用。细胞壁组分中除纤维素和胼胝质在质膜上合成以外^[8],果胶质、木质素以及细胞壁蛋白质均在细胞质中合成。

植物细胞的几乎所有的生理活动都与细胞壁有一定的关系。细胞壁最主要的功能是维持细胞的形状;其次,在植物细胞生长发育过程中,细胞壁的弹性大小对细胞的生长速率起重要的调节作用,同时,细胞壁中微纤丝的合成部位和排列方向也控制着细胞的形状和伸长方向。此外,细胞壁具有很高的机械强度,提高了细胞对外界机械伤害的抵抗力,对植物细胞起重要的保护作用。而且,细胞壁还是植物细胞的天然屏障,增强了植物细胞抵抗病害和逆境的能力,当病原物入侵植物细胞时,细胞壁中的同型半乳糖醛酸聚糖和寡糖素可能作为植物内源的诱导物诱导组织合成抗毒素或植保素,以抑制昆虫或微生物分泌的蛋白酶^[9]。因此对细胞壁中主要聚合物的生物合成(如纤维素)进行研究,并合理开发利用具有十分重要的意义。

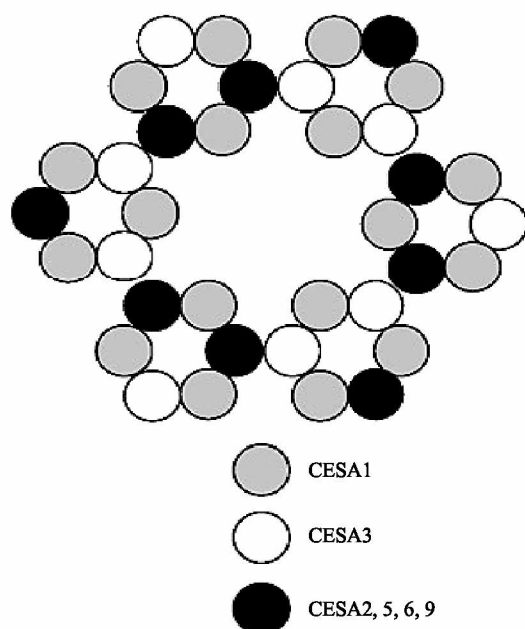
2 细胞壁中纤维素合成与调控

纤维素是植物细胞壁的主要成分,为其提供了抗张强度。植物中的纤维素主要以小微纤丝的形式存在,而微纤丝是以纤维素分子为基本单位。纤

维素分子是线性 $\beta(1 \rightarrow 4)$ 糖苷键连接的葡聚糖,其中可能还存在甘露糖残基。大约 30 ~ 100 条纤维素链状分子“并肩”平行排列,形成纤维素微纤丝(cellulose microfibril, CMF)。自然界每年约有 1.8×10^{11} t 的纤维素生成,是地球上最丰富的生物大分子和重要的可再生资源。其中木质纤维素和棉纤维素都属天然纤维素,与衣食住密切相关。它不仅是造纸和纺织工业的主要原料,而且,纤维素的衍生物是新型功能膜材料和高性能高分子复合材料,在许多高新技术领域中发挥着重要作用。随着社会的快速发展,人类对植物纤维的需求量激增,纤维素资源的利用引起了世界各国的极大关注和高度重视,其相关研究特别是植物纤维素生物合成机制的研究报道越来越多^[10]。

2.1 纤维素的合成场所、底物以及过程

纤维素合成是植物细胞中最重要的生化过程,过去十年有关纤维素合成的研究已有较多报道,但对纤维素合成的调控方式仍不清楚,目前这一领域已成为植物学研究的热点。关于纤维素的合成模型有多种观点,近年来人们普遍认为高等植物中纤维素的生物合成需要 1 个复杂的酶系复合体,这个酶系复合体为对称的玫瑰花环结构(图 1)^[11],它集中在纤维素聚集的部位,是由 6 个独立的球状蛋白复合体构成,直径为 25 ~ 30 nm,称之为纤维素合酶复合体(cellulose synthase complex, CSC)。玫瑰花环结构的每个亚基合成 6 条葡萄糖链,形成 36 条链的微纤丝。研究表明,玫瑰花环复合体不仅具有合酶的功能,而且也可能具有将葡萄糖链运输到细胞质表面的功能^[11],完整的玫瑰花环复合体在细胞膜上运动,是合成晶体化纤维素所必需的^[12]。对棉花(*Gossypium hirsutum*)纤维素合酶催化亚基的定位研究表明,玫瑰花环末端复合体是进行纤维素生物合成的场所^[13]。二磷酸尿苷葡萄糖(UDPG)是纤维素合成的直接底物。Brown 等^[13]利用棉纤维细胞膜制品建立了无细胞合成系统,成功地以 UDPG 为底物合成了纤维素,证实 UDPG 是纤维素合成的前体。纤维素合酶复合体亚单位的精确组成和结构迄今还不清楚,但遗传学的证据表明,每个亚单位至少含有 3 种 Cesa 蛋白。关于纤维素的合成机制目前也还不十分明确,大多数的观点认为,由一些短的葡聚糖与脂质或蛋白质作用而聚合成成熟的纤维素聚合体,但是这种说法还有待于进一步证实。

图1 玫瑰花环结构^[11]Fig. 1 Schematic view of a putative rosette complex^[11]

目前植物纤维素生物合成模型的预想过程分为3步:①与原生质膜相关的蔗糖合酶引导UDP-葡萄糖为纤维素合成提供底物;②共同表达的多种CesA,组织形成六边形的多聚体——玫瑰花环结构,将葡萄糖单体聚合成葡聚糖链,同时回收释放出的UDP返回到蔗糖合酶;③与膜相关的纤维素酶KORRIGAN(Kor)作为葡聚糖链转换为纤维素微纤丝的催化者,切开有缺陷的葡聚糖链^[14]。

2.2 与纤维素合成相关的酶及基因

2.2.1 纤维素合酶

纤维素合成过程中的一个重要的酶——纤维素合酶(Cellulose synthase, Ces),纤维素合酶基因最先是在木醋杆菌(*Acetobacter xylinum*)中发现^[15],环二鸟苷酸激活木醋革兰氏阴性菌的纤维素生物合成,起到促进纯化纤维素合酶、克隆编码催化亚基的基因、调控纤维素微丝分泌和结晶的作用^[16]。Delmer^[17]于1996年首先克隆出植物纤维素合酶基因(*CesA*),最初人们推测*CesA*基因的功能与纤维素的生物合成有关,直到植物细胞壁突变体*rswl*产生后,植物纤维素合酶基因功能的验证才成为可能。随后,Williamson等^[18]运用拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)*rswl*突变体对该基因进行了鉴定。目前的研究表明,*CesA*基因家族有40多个基因。*CesA*

蛋白的氨基端带有类似锌指的区域,该区域在蛋白质与蛋白质相互作用中起着重要作用^[19],并且该区域通过蛋白质配对或特异降解来行使*CesA*功能^[20]。Crowell等^[21]和Gutierrez等^[22]的研究表明,大多数的*CesA*蛋白都定位于高尔基体上,并分散在每个微管-纤维素合成单位(MASCs)中。近10年来,纤维素合成过程的研究多以拟南芥突变体为材料。Richmond等^[23]总结了拟南芥基因组中的10个*CesA*基因编码的蛋白序列的结构特点,其中已经获得6个基因突变体(*AtCesA1*, *AtCesA3*, *AtCesA4*, *AtCesA6*, *AtCesA7*和*AtCesA8*)。Manoj等^[24]对杨树(*Populus trichocarpa*)的*CesA*基因进行研究,结果表明*PtCesA7*、*PtCesA8*、*PtCesA9*和*PtCesA10*在发育的木质部中也有较高的表达。至于究竟有哪些纤维素合酶参与杨树次生壁的合成过程还有待进一步研究。

当前,对纤维素生物合成基因研究最多的是*CesA*基因,已经从微生物及多种植物中克隆出*CesA*基因,采用遗传学和生物化学方法鉴定出参与拟南芥初生壁合成的纤维素合酶基因有*AtCesA1*、*AtCesA3*、*AtCesA6*、*AtCesA2*、*AtCesA5*和*AtCesA9*,其中*AtCesA1*和*AtCesA3*被认为是必不可少的基因^[25]。Desprez等^[26]的研究表明,在拟南芥中*CesA1*、*CesA3*、*CesA6*和*CesA4*、*CesA7*、*CesA8*是植物细胞初生壁和次生壁形成所必不可少的纤维素合酶基因。而*CesA2*、*CesA5*、*CesA9*和*CesA6*有高度的同源性,可以作为*CesA6*的替代品。而Persson等^[27]的研究表明,*CesA2*和*CesA6*双突变体相对于亲本的单突变体明显矮小,器官膨大。另外,*CesA5*和*CesA6*双突变体的幼苗极矮小,生长过程中纤维素的合成停滞在玫瑰花环结构阶段,不能长成完整植株。*CesA9*,同为*CesA6*的异构体,作用于花粉萌发和胚胎发育阶段,*CesA2*、*CesA6*、*CesA9*三重突变体的雄配子体是致死的,并且会引起花粉管的萎缩。高压冷冻花粉的透射电子显微镜(TEM)图像显示突变体花粉细胞壁增厚以及发育不均匀。Volker等^[28]研究了拟南芥中thaxtomin A对纤维素合酶*CesA*合成的影响,结果表明thaxtomin A会降低质膜上纤维素合酶的合成和积累,这种抑制类似于isoxaben,这说明thaxtomin A对纤维素合酶*CesA*的合成具有强烈的影响。Gerasimos等^[29]在拟南芥突变体*thanatos*中对另1个重要的纤维素合酶基因*CesA3*的功能

进行了深入的研究,结果表明纤维素的沉积需要大量的 *CesA* 蛋白,且显示出基因剂量依赖性;同时还提出成立 1 个错误折叠的纤维素 *CesA3* 亚基合酶,如果功能花环的形成出现拖延或阻止,则可以进一步说明 *CesA3* 的功能。目前的研究结果表明,由 *CesA1*、*CesA3* 和 *CesA6* 或其替代品共同组成了一个复杂的玫瑰花环结构,即纤维素合酶^[30]。

2.2.2 纤维素酶 Kor

研究表明纤维素生物合成机制非常复杂,除纤维素合酶外,纤维素酶(Kor)、蔗糖合酶(sucrose synthase SuSy)、细胞骨架蛋白、Rac13 蛋白等都可能与纤维素合成有关。Lane 等^[31]对 Kor 蛋白中由单氨基酸残基突变所产生的 3 个温敏等位突变体的研究表明,这些 *kor* 突变体性状表现与拟南芥纤维素合酶催化亚基基因突变体 *rswl* 类似,都是根和茎细胞初生壁中只能合成少量的纤维素并伴随有短链、易提取的葡聚糖积累等现象。而双重突变体(*rswlkor*)表现出比 *kor* 或 *rswl* 突变体更严重的性状变异,纤维素合成能力进一步降低,由此可见 Kor 和 Rswl 均为植物纤维素生物合成所必需。除此之外,现有的研究表明,KORRIGAN 基因(*Kor*)编码的 1,4-β-D-葡聚糖酶(EGases),是一种内切葡聚糖酶,与拟南芥的初生和次生细胞壁上的纤维素生物合成相关。欧阳杰等^[32]总结了内切-1,4-β-葡聚糖酶在植物细胞生长发育中的作用,认为此基因不仅与雌蕊、胚轴和叶片中细胞的快速增大、果实成熟、花蕾脱落、花粉囊开裂等过程中细胞壁组分的协调解体密切相关,还可能在果实成熟过程中起主要作用。Robert 等^[33]的研究表明,功能性的 GFP::KOR1 融合蛋白定位于核内体(endosome)和高尔基体上,而不是在质膜上,纠正了以前的错误认识。虽然 Lane 等的研究表明 Kor 蛋白和纤维素合酶 *CesA* 在纤维素的生物合成中具有同等重要的作用^[31],但 Desprez 等^[26]用免疫共沉淀方法分析表明,Kor1 蛋白和 *CesA3* 或 *CesA6* 之间的没有相互作用,它们之间的关系也没有得到很好的解释。至今,Kor 参与纤维素生物合成的分子机理尚不清楚,Peng 等^[34]认为 Kor 蛋白的作用可能是从正在延伸的葡聚糖链上切下 SG 引物,以保证葡聚糖链的继续延伸。也有另一种说法,认为 Kor 蛋白的作用可能是移除非结晶葡聚糖链或释放无活性的纤维素合酶复合体,以利于微纤丝的顺利合成^[35]。

2.2.3 蔗糖合酶

纤维素合成过程中的另一个重要的酶——蔗糖合酶(SuSy 或 SS3),在纤维素合成中同样起着重要作用,但是这种参与有可能是间接的。SuSy 的主要功能是分解蔗糖,蔗糖 + UDP $\leftrightarrow$ 果糖 + UDPG,为纤维素的合成提供底物,事实上,UDP-葡萄糖不仅仅是葡基转移酶(如纤维素酶或胍酰质酶)的直接底物,同时也是不同核苷糖和相应的非纤维素物质细胞壁碳水化合物键的关键前体物质。此外,免疫定位研究表明,SuSy 位于纤维细胞表面,并且朝向纤维素沉积的部位。因此其活性的变化直接影响纤维素的合成速度和沉积质量。在无纤维的棉花突变体中,胚珠表皮细胞中无蔗糖合酶基因表达,而野生型的纤维细胞中蔗糖合酶基因大量表达,表明蔗糖合酶与棉纤维的发育密切相关。蔗糖合酶大量集中于细胞质膜附近,又邻近纤维素合酶的位点^[36],可能起碳源通道的作用。Heather 等^[37]对杨树中两个蔗糖合酶基因的过表达进行了研究,结果表明在木质部的增长过程中蔗糖合酶的活性有显著的增加。这些研究结果清楚地表明:蔗糖合酶是杨树中木质部积储强度的关键调节因子,并且和纤维素合成和次生壁的构成有密切的联系。张文静等^[38]对棉纤维加厚发育生理特性的基因型差异及对纤维比强度的影响进行了研究,结果表明高纤维强度品种与低纤维强度品种相比,在次生壁进入加厚期后,蔗糖合酶活性迅速增加,可以催化产生较多的纤维素合成底物 UDPG,有利于形成高强度的纤维素^[36]。这些结果证实了蔗糖合酶是调控纤维素生物合成的关键酶,SS3 活性变化直接影响纤维素的合成速度和沉积质量。Guerriero^[39]也认为蔗糖合酶亚基的表达可以通过改变一些底物而改变,从而影响细胞壁的形成。但是,关于蔗糖合酶和纤维素合成体系之间有联系的直接证据至今仍然没有获得。

2.3 细胞骨架系统控制纤维素的沉积方式

细胞壁中纤维素的合成过程不仅有纤维素葡聚糖链的合成而且还有纤维素微纤丝的组织,目前还不清楚纤维素微纤丝是如何组织的,但是纤维素微纤丝在细胞壁中的排列方向可能是由质膜下的微管来控制的。

纤维素在细胞壁内的沉积是有一定方向性和特殊的排列方式,而不是杂乱无章的。通常微纤丝的排列总是垂直于细胞的伸长方向的。细胞骨架

系统在棉纤维的发育过程中起着重要作用,其稳定性影响纤维细胞的发育,周质微管的排列方向控制着纤维素微纤丝的沉积方向。早在1990年 Seagull 就用微管专一性阻断剂秋水仙素处理伸长期的棉纤维,结果表明其细胞壁上纤维素微纤丝的排列受到影响;在细胞壁增厚期,纤维素微纤丝聚集成束,以螺旋方式沉积。Paredes 等^[40]用 YFP 标记 AtCesA6 蛋白,观察到拟南芥初生细胞壁微纤丝的排列是与细胞伸长的方向垂直的,并且用活体影像技术证明了微管指导纤维素的沉积而不是起相反作用,并且对 CesA 荧光复合物的成像研究表明,它们是以约 300 nm min^{-1} 的平均速度在移动。如果微纤丝固定在细胞壁上,相当于每分钟增加 300 ~ 1000 个葡萄糖分子。而纤维素微纤丝通常是垂直于生长组织细胞的中轴,因此促进了细胞向性生长。这一结果极大地增进了我们对纤维素合成的理解。Paredes 等^[41]为了确定细胞骨架在微管沉积中的作用,以对阻断微管形成药物氨磺乐灵敏感的拟南芥突变体为材料,克隆并鉴定出 *PROCUSTE1* 和 *KORRIGAN* 基因,这两个基因此前已被证明参与了纤维素的合成。微管的分析表明,这两个突变株的根皮层微管的排列方向发生了改变。氨磺乐灵的这种反应类似于纤维素合酶抑制剂 isoxaben,而外生纤维素并没有发生降解。此结果证明了 Kor 蛋白参与了细胞壁的生物合成中的细胞骨架结构,推测该蛋白会影响纤维素合成中皮层微管的稳定和排列方向^[41]。陈志玲等^[42]用秋水仙素处理棉花,结果表明在快速伸长期,棉纤维的伸长受到明显抑制,但并未停止,推测可能是特定的微管蛋白异型体在纤维发育不同阶段表达程度不同造成的。另外,研究还认为微丝骨架在棉纤维细胞的伸长过程中也具有重要功能,而且微丝骨架与微管骨架通过肌动蛋白(GhKCH1)发生相互作用,说明微管骨架虽然不是纤维细胞伸长生长的唯一限制因素,但它却直接或间接影响了细胞的伸长过程^[43]。现有的研究已经证明微管能指导纤维素的沉积,Baskin 等^[44]和 Lucas 等^[45]的研究表明,皮层微管是指导微纤丝沉积方向的关键因素,但其作用机理仍需进一步研究。最近的研究表明,在微管完全解聚后,纤维素合酶复合物仍然能按照自己的运动模式在膜上移动,因此推测微管仅是为纤维素合酶复合物提供一个移动的轨道,而并不是纤维素合酶复合物保持活性所必须的。Gutierrez 等^[22]也证明了作用

于纤维素合酶复合物并使其在细胞膜上运动的纤维素合酶单位和皮层微管有很大的联系。迄今为止,对棉纤维微丝骨架知之甚少,但有证据表明,微丝的组成单位——肌动蛋白基因的转录与纤维伸长是同时结束的。Zhong 等^[46]的研究表明,*fral* 基因突变体表现出束间纤维的机械承受力减弱以及纤维素在细胞膜上的沉积方向发生紊乱,分析表明,*fral* 基因编码 1 个微管动力蛋白(kinesin)。Smith 等^[47]也推测 *fral* 基因可能在纤维素沉积过程中起作用。Roudier 等^[48]对 *Cob* 基因进行了研究,结果表明 *Cob* 基因发生突变后,微纤丝的定向发生紊乱,抑制了纤维素的合成,导致植物生长得极其矮小。在 *ton2* 基因突变体(皮层微管分布和定向发生改变的突变株)中导入荧光标记的 *Cob* 蛋白,结果表明微管的排列发生了改变,*Cob* 蛋白分散于细胞中,同样的结果在用胺磺灵处理的野生型细胞中也可以看到。这些结果均表明微管通过作用于 *Cob* 蛋白的排列,从而影响微纤丝的定向,至于 *Cob* 蛋白是如何发挥功能的,还需要进一步的研究。但是 Crowell 等^[21]提出了一种新的模式,即纤维素合酶复合物是和微管有一个短暂的互作,而不是和其上的生化酶相互作用,这仍需要进一步的实验证明。Elizabeth 等^[21]的研究表明,被 VHA-a1 标记确定的高尔基体小单位,是一种新的微管-纤维素合成单位(MASC),它的形成和移动依赖于高效率的皮层微管排列。渗透压和抑制剂 CGA325'615 对纤维素合成的处理都会导致纤维素合酶复合体(CSCs)在 MASCs 的内化,类似于 CSCs 在生长细胞中的向内运输。这些结果都说明,微管可以通过与细胞质中的分泌器官相互作用将 CesA 运输到细胞膜上。总而言之,皮层微管和纤维素合成之间的关系有待于进一步的实验阐述,由于新的活细胞成像技术的发展,结合不断出现的植物突变体和新的对细胞骨架和纤维素合成的动态变化的抑制药物,我们相信为解决皮层微管和纤维素沉积之间的关系打开了一个新的契机。

3 展望

对纤维素合成有重要作用的 POM1 蛋白,也被称为是 CHITINASE-like1 (CTL1)。虽然这种蛋白的功能还没有确定,但初步研究显示 CTL1 可以编码 β -1,3-葡聚糖酶^[49]。因为植物不能产生壳多糖,所以推测 CTL1 参与了类似于壳多糖的聚合物的

合成,也许是一种纤维素的校对酶存在。总而言之,尽快明确 Kor、Kob、Cob 和 CTL1 的功能,这样才能更好地明确纤维素合成的过程^[30]。另外,熊光焰等^[50]对 1 个与在水稻细胞壁形成过程中起重要作用的动力蛋白 Dynamin 相关的蛋白 (dynamin related protein, DRP) 家族中的一个成员 BC3 进行了研究,结果表明 BC3 突变体中厚壁细胞的外层次生壁有高电子密度物质的异常沉积,而初生壁结构平滑完整,这暗示了 BC3 的影响可能仅限于次生壁的合成;研究还认为 BC3 可能通过调节细胞壁合成关键蛋白而影响次生壁纤维素的合成。Song 等^[51]用免疫共沉淀和蛋白质组分析等方法对两个类型的 CSC 进行了分析,结果表明这两个 CSC 均参与了杨树木质部细胞次生壁的合成,并提出了一个新的合成机制,同时也证明了除纤维素合成蛋白外还有其他蛋白也参与到杨树木质部细胞次生壁合成的过程中。

目前对于纤维素合成的研究已取得了较大的进展,Mutwil 等^[30]提出了纤维素合成过程的模式图(图 2)。但是对于纤维素的合成机制还不十分清楚,仍需要进一步的研究。纤维素合酶多是同功酶,如 Cesa6 和 Cesa2、Cesa5、Cesa9 等,它们的作用的机理有何不同;纤维素合酶复合体是怎样调控纤维素合成并形成不同结构的纤维素的。Cesa 基因是以超基因家族存在的,含有许多基因成员,不同的成员基因参与不同组织、不同器官或不同细胞壁层次的纤维素合成,它们是如何受到调控的,其调控网络又是怎样影响植物生长与分化的;纤维素微纤丝是如何沉积到细胞壁最内层的等等,至今仍是尚待解决的问题。如果能运用现代生物学手段阐明这些问题将有利于人们更好地了解植物生长发育的分子机理,建立并改造更好的纤维素合成体系,为生产和生活创造更大的利用价值。

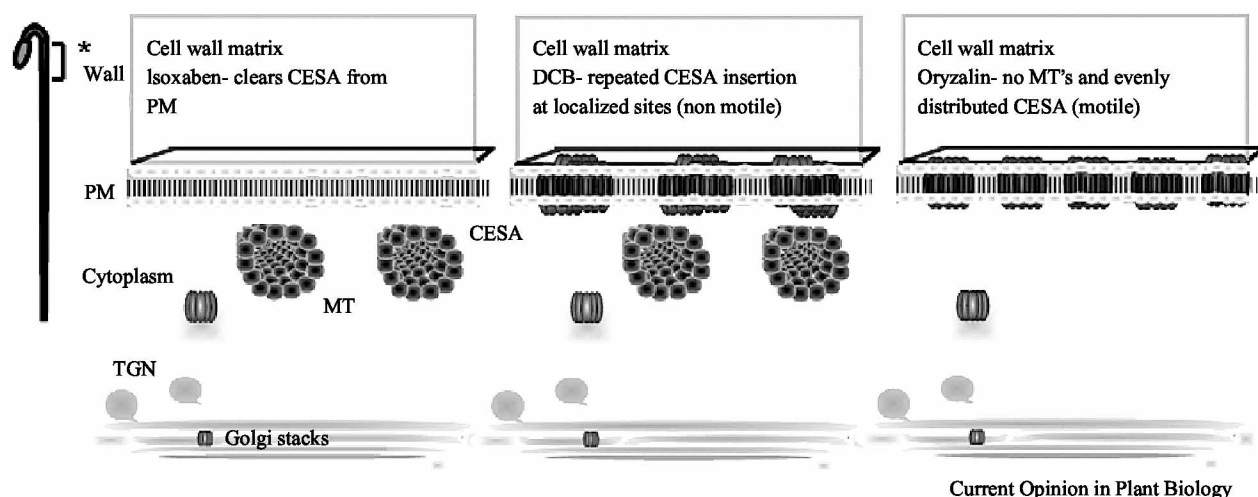


图 2 纤维素合成模式图^[30]

Fig. 2 Model of the cellulose synthase^[30]

参考文献

- [1] Dhugga K S. Plant golgi cell wall synthesis: From genes to enzyme activities [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2005, 102(6): 1815-1816.
- [2] Somerville C, Bauer S, Brininstool G, et al. Toward a systems approach to understanding plant cell walls [J]. Science, 2004, 306(5705): 2206-2211.
- [3] Burton R A, Farrokhi N, Bacic A, et al. Plant cell wall polysaccharide biosynthesis: Real progress in the identification of participating genes [J]. Planta, 2005, 221(3): 309-312.
- [4] Smertenko A, Saleh N, Igarashi H, et al. A new class of microtubule-associated proteins in plants [J]. Nat Cell Biol, 2000, 2(10): 750-753.
- [5] Sene C, McCann M C, Wilson R H, et al. Fourier-transform raman and fourier-transform infrared spectroscopy: An investigation of five higher plant cell walls and their components [J]. Plant Physiol, 1994, 106(4): 1623-1631.
- [6] Cosgrove D J. Growth of the plant cell wall [J]. Nat Rev Mol Cell Biol, 2005, 6(11): 850-861.
- [7] Ding M X(丁明孝), Wang X Z(王喜忠), Zhai Z H(翟中和), et al. Cell Biology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2002: 106-107.(in Chinese)
- [8] Doblin M S, Kurek I, Jacob-Wilk D, et al. Cellulose biosynthesis in plants: From genes to rosettes [J]. Plant Cell Physiol, 2002,

- 43(12): 1407–1420.
- [9] Zhao Q X(赵庆新), Yuan S(袁生). Progress in plant cell wall [J]. Bull Biol(生物学通报), 2007, 42(7): 8–9.(in Chinese)
- [10] Song G J(宋桂经). The advance of research on synthetic cellulose [J]. Cellulose Sci Techn(纤维素科学与技术), 1998, 6(2): 1–4. (in Chinese)
- [11] Hanus J, Mazeau K. The xyloglucan-cellulose assembly at the atomic scale [J]. Biopolymers, 2006, 82(1): 59–73.
- [12] Arioli T, Peng L, Betzner A S, et al. Molecular analysis of cellulose biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. Science, 1998, 279 (5351): 717–720.
- [13] Kimura S, Laosinchai W, Itoh T, et al. Immunogold labeling of rosette terminal cellulose-synthesizing complexes in the vascular plant *Vigna angularis* [J]. Plant Cell, 1999, 11(11): 2075–2086.
- [14] Delmer D P, Haigler C H. The regulation of metabolic flux to cellulose, a major sink for carbon in plants [J]. Metab Eng, 2002, 4(1): 22–28.
- [15] Li C X(李春秀), Qi L W(齐力旺), Wang J H(王建华), et al. Cellulose synthase gene and cellulose biosynthesis in plants [J]. Biotechn Bull(生物技术通报), 2005(4): 5–11.(in Chinese)
- [16] Ross P, Weinhouse H, Aloni Y, et al. Regulation of cellulose synthesis in *Acetobacter xylinum* by cyclic diguanylic acid [J]. Nature, 1987, 325(6101): 279–281.
- [17] Holland N, Holland D, Helentjaris T, et al. A comparative analysis of the plant cellulose synthase (CesA) gene family [J]. Plant Physiol, 2000, 123(4): 1313–1324.
- [18] Williamson R E, Burn J E, Birch R, et al. Morphology of rsw1, a cellulose-deficient mutant of *Arabidopsis thaliana* [J]. Protoplasma, 2001, 215(1/2/3/4): 116–27
- [19] Bach I. The LIM domain: Regulation by association [J]. Mech Dev, 2000, 91(1/2): 5–17.
- [20] Zhou X F(周晓馥), Wang J Y(王景余), Wang X Z(王兴智). Research progress of cellulose synthase genes in higher plant [J]. Hereditas(遗传), 2002, 24(3): 376–378.(in Chinese)
- [21] Crowell E F, Bischoff V, Desprez T, et al. Pausing of golgi bodies on microtubules regulates secretion of cellulose synthase complexes in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2009, 21(4): 1141–1154.
- [22] Gutierrez R, Lindeboom J J, Paredes A R, et al. *Arabidopsis* cortical microtubules position cellulose synthase delivery to the plasma membrane and interact with cellulose synthase trafficking compartments [J]. Nat Cell Biol, 2009, 11(7): 797–806.
- [23] Babb V M, Haigler C H. Sucrose phosphate synthase activity rises in correlation with high-rate cellulose synthesis in three heterotrophic systems [J]. Plant Physiol, 2001, 127(3): 1234–1242.
- [24] Kumar M, Thammanagowda S, Bulone V, et al. An update on the nomenclature for the cellulose synthase genes in *Populus* [J]. Trends Plant Sci, 2009, 14(5): 248–254.
- [25] Song D L(宋东亮), Shen J H(沈君辉), Li L G(李来庚). Cellulose synthesis in the cell walls of higher plants [J]. Plant Physiol Commun(植物生理学通讯), 2008, 44(4): 791–796.(in Chinese)
- [26] Desprez T, Juraniec M, Crowell E F, et al. Organization of cellulose synthase complexes involved in primary cell wall synthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104(39): 15572–15577.
- [27] Persson S, Paredes A, Carroll A, et al. Genetic evidence for three unique components in primary cell-wall cellulose synthase complexes in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2007, 104(39): 15566–15571.
- [28] Bischoff V, Cookson S J, Wu S, et al. Thaxtomin A affects CESA-complex density, expression of cell wall genes, cell wall composition, and causes ectopic lignification in *Arabidopsis thaliana* seedlings [J]. J Exp Bot, 2009, 60(3): 955–965.
- [29] Daras G, Rigas S, Penning B, et al. The thanatos mutation in *Arabidopsis thaliana* cellulose synthase 3 (*AtCesA3*) has a dominant-negative effect on cellulose synthesis and plant growth [J]. New Phytol, 2009, 184(1): 114–126.
- [30] Mutwil M, Debolt S, Persson S. Cellulose synthesis: A complex [J]. Curr Opin Plant Biol, 2008, 11(3): 252–257.
- [31] Lane D R, Wiedemeier A, Peng L, et al. Temperature-sensitive alleles of RSW2 link the KORRIGAN endo-1,4-beta-glucanase to cellulose synthesis and cytokinesis in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2001, 126(1): 278–288.
- [32] Ouyang J(欧阳杰), Jiang J X(蒋建雄), Zhang T Z(张天真), et al. The function of endo-1,4-β-glucanase on plant cell growth and development [J]. Acta Bot Boreo-Occid Sin(西北植物学报), 2007, 27(4): 844–851.(in Chinese)
- [33] Robert S, Bichet A, Grandjean O, et al. An *Arabidopsis* endo-1, 4-beta-D-glucanase involved in cellulose synthesis undergoes regulated intracellular cycling [J]. Plant Cell, 2005, 17(12): 3378–3389.
- [34] Peng L C, Kawagoe Y, Hogan P, et al. Sitosterol-β-glucoside as primer for cellulose synthesis in plants [J]. Science, 2002, 295 (5552): 147–150.
- [35] Somerville C. Cellulose synthesis in higher plants [J]. Annu Rev Cell Dev Biol, 2006, 22: 53–78.
- [36] Persia D, Cai G, Del Casino C, et al. Sucrose synthase is associated with the cell wall of tobacco pollen tubes [J]. Plant Physiol, 2008, 147(4): 1603–1618.
- [37] Coleman H D, Yan J, Mansfield S D. Sucrose synthase affects carbon partitioning to increase cellulose production and altered cell wall ultrastructure [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106 (31): 13118–13123.
- [38] Zhang W J(张文静), Hu H B(胡宏标), Chen B L(陈兵林), et al. Genotypic differences in some physiological characteristics during cotton fiber thickening and its relationship with fiber strength [J]. Acta Agron Sin(作物学报), 2007, 33(4): 531–538.(in Chinese)
- [39] Guerriero G, Fugelstad J, Bulone V. What do we really know about cellulose biosynthesis in higher plants? [J] J Integr Plant Biol, 2010, 52(2): 161–175.
- [40] Paredes A R, Somerville C R, Ehrhardt D W. Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with

- microtubules [J]. *Science*, 2006, 312(5779): 1491–1495.
- [41] Paredez A R, Persson S, Ehrhardt D W, et al. Genetic evidence that cellulose synthase activity influences microtubule cortical array organization [J]. *Plant Physiol*, 2008, 147(4): 1723–1734.
- [42] Chen Z L(陈志玲), Liu L N(刘丽娜), Liu L(刘磊), et al. The role of microtubules during cotton fibers elongation [J]. *J Capit Norm Univ (Nat Sci)*(首都师范大学学报: 自然科学版), 2007, 28(1): 51–54.(in Chinese)
- [43] Li X B, Fan X P, Wang X L, et al. The cotton *ACTIN1* gene is functionally expressed in fibers and participates in fiber elongation [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(3): 859–875.
- [44] Baskin T I, Beemster G T, Judy-March J E, et al. Disorganization of cortical microtubules stimulates tangential expansion and reduces the uniformity of cellulose microfibril alignment among cells in the root of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2004, 135(4): 2279–2290.
- [45] Lucas J, Shaw S L. Cortical microtubule arrays in the *Arabidopsis* seedling [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(1): 94–98.
- [46] Zhong R, Burk D H, Morrison W H, et al. A kinesin-like protein is essential for oriented deposition of cellulose microfibrils and cell wall strength [J]. *Plant Cell*, 2002, 14(12): 3101–3117.
- [47] Smith L G, Oppenheimer D G. Spatial control of cell expansion by the plant cytoskeleton [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2005, 21: 271–295.
- [48] Roudier F, Fernandez A G, Fujita M, et al. COBRA, an *Arabidopsis* extracellular glycosyl-phosphatidyl inositol-anchored protein, specifically controls highly anisotropic expansion through its involvement in cellulose microfibril orientation [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(6): 1749–1763.
- [49] Zhong R, Kays S J, Schroeder B P, et al. Mutation of a chitinase-like gene causes ectopic deposition of lignin, aberrant cell shapes, and overproduction of ethylene [J]. *Plant Cell*, 2002, 14: 165–179.
- [50] Xiong G Y(熊光焰). Cloning and functional characterization of *BC3*: That is essential for secondary cell wall biosynthesis in rice [D]. Beijing: Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, 2010: 65–67.(in Chinese)
- [51] Song D, Shen J, Li L. Characterization of cellulose synthase complexes in *Populus* xylem differentiation [J]. *New Phytol*, 2010, 187(3): 777–790.