

巨桉 *SuSy* 基因家族的生物信息学分析

詹妮, 谢耀坚, 陈鸿鹏*, 刘果

(国家林业局桉树研究开发中心, 广东 湛江 524022)

摘要: 为了解 *EgrSuSy* 基因家族的生物学功能, 从巨桉(*Eucalyptus grandis*)基因组数据库中筛选出 18 个 *SuSy* 基因家族成员 (*EgrSuSy1~EgrSuSy18*), 采用生物信息学方法对其基因特征与表达模式进行分析。结果表明, *EgrSuSy* 基因分布在 7 条染色体上, *EgrSuSy* 蛋白均定位在细胞质膜上, *EgrSuSy* 家族成员均不具备信号肽。*EgrSuSy* 蛋白质由 α -螺旋、延伸链、无规则卷曲、 β -转角组成。*EgrSuSy* 蛋白与毛果杨(*Populus trichocarpa*)的 *SuSy* 蛋白亲缘关系相近。18 个 *EgrSuSy* 基因在巨桉未成熟木质部、成熟叶片、韧皮部、茎尖、木质部以及幼叶组织中的表达模式不同。因此, *EgrSuSy* 在巨桉不同组织和发育时期的功能可能存在差异。

关键词: 蔗糖合成酶基因; 进化分析; 表达模式; 木材纤维素

doi: 10.11926/jtsb.3929

Bioinformatics Analysis of *SuSy* Gene Family in *Eucalyptus grandis*

ZHAN Ni, XIE Yao-jian, CHEN Hong-peng*, LIU Guo

(China Eucalypt Research Centre, Zhanjiang 522024, Guangdong, China)

Abstract: In the order to understand the function of *EgrSuSy* gene families, eighteen members of *SuSy* gene family were screened from the genomic database of *Eucalyptus grandis*, named *EgrSuSy 1-EgrSuSy18*, the gene characters and expression patterns were analyzed by using bioinformatics methods. The results showed that *EgrSuSy* genes distributed in 7 chromosomes, and the *EgrSuSy* proteins were located on the cytoplasmic membrane. All of the members of the family had not signal peptide. The proteins encoded by *EgrSuSy* genes were composed with alpha helix, extending chain, random coil and beta corner. Phylogenetic analysis showed that *EgrSuSy* proteins had close relations with those in *Populus trichocarpa*. The expression pattern of 18 *EgrSuSy* were different among tissues, such as immature xylem, mature leaf, phloem, shoot tips, xylem and young leaf. Therefore, *EgrSuSy* gene would play different roles in different tissues and development stage.

Key words: Sucrose synthase gene; Evolutionary analysis; Expression pattern; Wood cellulose

蔗糖合成酶(sucrose synthase, *SuSy*)是植物体内蔗糖代谢的重要调控酶, 不仅参与调控蔗糖代谢, 而且能够影响细胞分化和细胞壁的形成, 为细胞壁的合成提供底物^[1-3]。纤维素合成的直接底物是尿苷二磷酸-D-葡萄糖(UDPG), 在多个酶和基因的调控下, *SuSy* 催化蔗糖和 UDP 生成 UDPG, 所以 *SuSy* 影响纤维素合成^[4-5]。有研究表明, *SuSy*

参与植物韧皮部的代谢、木纤维细胞分化等^[6-10]。*SuSy* 基因对增加棉花(*Gossypium* spp.)、烟草(*Nicotiana tabacum*)和杨树(*Populus* sp.)中纤维素含量、纤维长度、提高纤维强度至关重要, 抑制 *SuSy* 基因的表达, 会降低棉花纤维质量^[11-13]。

SuSy 基因广泛存在于高等植物中, Cardini 等首次从小麦(*Triticum aestivum*)中克隆了 *SuSy* 基因^[14],

收稿日期: 2018-04-13

接受日期: 2018-06-20

基金项目: 中央级公益性科研院所基金面上项目(CAFYBB2016MB004)资助

This work was supported by the Projects for Central Public Welfare Research Institutes (Grant No. CAFYBB2016MB004).

作者简介: 詹妮(1990~), 女, 博士研究生, 主要从事桉树林木遗传育种。E-mail: jennyzn1122@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: chenhongpeng007@126.com

此后从拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、棉花、马铃薯(*Solanum tuberosum*)、胡萝卜(*Daucus carota*)、玉米(*Zea mays*)、柑橘(*Citrus reticulata*)、水稻(*Oryza sativa*)、枣(*Ziziphus jujuba*)、甘蔗(*Saccharum officinarum*)等植物中获得 *SuSy* 基因^[15-21]。但关于巨桉 *SuSy* 基因方面的研究鲜见报道^[22]。

桉树(*Eucalyptus* sp.)作为三大速生材树种之一, 是重要的制浆造纸原料, 具有成为新型生物质能源树种的潜力^[23-24]。巨桉(*E. grandis*)原产于澳大利亚东部沿海地区, 作为我国优质的速生用材林树种, 现已大面积种植^[25]。目前, 巨桉基因组测序已经完成^[26], 为桉树分子生物学研究奠定了坚实的基础。本研究根据巨桉基因组测序结果, 利用生物信息学方法系统研究了 *SuSy* 基因家族成员的序列信息, 主要包括 *EgrSuSy* 基因家族成员的染色体分布、亚细胞定位、信号肽预测、基因和蛋白质结构、表达模式和进化分析等, 为深入研究巨桉纤维素代谢通路的分子机制和 *EgrSuSy* 在巨桉木材形成中的作用提供提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 *SuSy* 家族基因序列的提取

巨桉、毛果杨、拟南芥、玉米和水稻 *SuSy* 基因家族成员基因序列信息于 2017 年 11 月下载于 Phytozome (<http://www.phytozome.net>)、美国国立生物技术信息中心数据库(NCBI) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)。

1.2 *EgrSuSy* 家族基本特征和亚细胞定位分析

利用 ExPASy 中的 ProtParam (<http://web.expasy.org/protparam/>)分析 *EgrSuSy* 的相对分子质量、理论等电点、不稳定系数、亲水性指数和脂溶性指数; 采用 SignalP (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>)预测 *EgrSuSy* 家族蛋白的信号肽; 采用 WoLF PSORT (<http://www.genscript.com/wolf-psort.html>)预测 *EgrSuSy* 家族蛋白的亚细胞定位。

1.3 *EgrSuSy* 家族基因结构和蛋白质结构分析

利用 GSDS2.0 (<http://gsds.cbi.pku.edu.cn/>)分析基因的 CDS 序列和全基因组序列; 利用 SOPMA (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html)分析蛋白序列二级结构;

利用 SWISS-MODEL (<https://swissmodel.expasy.org/interactive#sequence>)分析蛋白序列 3D 结构。

1.4 *EgrSuSy* 的进化学分析

利用 ClustalW 软件比对分析 *EgrSuSy* 家族蛋白氨基酸序列同毛果杨、拟南芥、玉米以及水稻的 *SuSy* 家族蛋白氨基酸序列, 参数为默认值; 用 MEGA 6.0 中的邻接(Neighbor-Joining)算法绘制系统进化树, 用重复 1 000 次的 bootstrap 进行检验。

1.5 *EgrSuSy* 的表达分析

EgrSuSy 在未成熟木质部、成熟叶片、韧皮部、茎尖、木质部和幼叶的转录组数据下载于 Phytozome (<http://www.phytozome.net>)。用 *EgrSuSy* 基因的 FPKM 值表示基因的表达丰度, 以 Log_2 的对数绘制基因表达热图。

2 结果和分析

2.1 *EgrSuSy* 基因家族鉴定与理化特征分析

从 Phytozome 与 NCBI 数据库中筛选出 18 条 *EgrSuSy* 基因序列, 分别命名为 *EgrSuSy1*~*EgrSuSy18*, 分布在 7 条染色体上, 其中 6 个 *SuSy* 基因位于 3 号染色体上(表 1)。*EgrSuSy* 基因编码 405~2 351 个氨基酸, 编码氨基酸序列最长的是 *EgrSuSy15*, 相对分子量最大, 为 274.762 kD; *EgrSuSy3* 的相对分子量最小, 为 46.931 kD。18 个 *EgrSuSy* 蛋白的理论等电点为 5.27~9.12, *EgrSuSy10*、*EgrSuSy15* 为碱性蛋白, 其余均为酸性蛋白。*EgrSuSy11* 的不稳定系数最小, 为 27.39。根据亲水性系数可知, *EgrSuSy* 基因家族编码的蛋白均为亲水蛋白, *EgrSuSy* 的脂溶指数为 81.88~96.38, *EgrSuSy* 蛋白定位在细胞质膜上, 且 *EgrSuSy1*~*EgrSuSy18* 均不存在信号肽。

2.2 *EgrSuSy* 基因结构和蛋白结构分析

EgrSuSy 家族成员的基因结构中均含有内含子、外显子(图 1), 但各成员仍有明显的差异, 表现在外显子、内含子的数量和位置不同。*EgrSuSy15* 的外显子数量最多(25 个), *EgrSuSy3* 的最少(8 个)。

对 *EgrSuSy* 基因家族 18 条蛋白的二级结构的预测结果表明, *EgrSuSy* 蛋白由 α -螺旋、延伸链、无规则卷曲、 β -转角组成。*EgrSuSy* 蛋白的 α -螺旋

表 1 *EgrSuSy* 基因家族成员的基本信息

Table 1 Informations of *EgrSuSy* gene family

基因 Gene	蛋白 Protein	染色体 Chromosome	氨基酸数量 Number of amino acid	分子量 Molecular weight (D)	理论等电 点 pI	不稳定系数 Instability coefficient	亲水性指数 Hydrophilic index	脂溶指数 Aliphatic index
<i>EgrSuSy1</i>	Eucgr.H03515	8	701	80 798.31	6.10	30.51	-0.130	94.52
<i>EgrSuSy2</i>	Eucgr.C00769	3	805	92 785.63	6.16	32.45	-0.252	93.24
<i>EgrSuSy3</i>	Eucgr.K00816	11	405	46 930.92	5.71	38.48	-0.231	90.74
<i>EgrSuSy4</i>	Eucgr.C03199	3	820	94 524.37	6.05	34.35	-0.305	89.98
<i>EgrSuSy5</i>	Eucgr.C03205	3	787	90 802.50	6.36	38.72	-0.283	91.52
<i>EgrSuSy6</i>	Eucgr.C03204	3	756	86 795.54	6.16	34.81	-0.303	89.85
<i>EgrSuSy7</i>	Eucgr.D02653	4	1917	215 338.73	5.92	41.83	-0.386	84.69
<i>EgrSuSy8</i>	Eucgr.H01094	8	811	92 277.57	5.91	39.30	-0.248	90.54
<i>EgrSuSy9</i>	Eucgr.C03207	3	791	90 148.09	5.77	38.37	-0.256	89.25
<i>EgrSuSy10</i>	Eucgr.F03879	6	2069	242 139.34	9.12	42.21	-0.448	86.27
<i>EgrSuSy11</i>	Eucgr.H03496	8	541	61 817.28	6.37	27.39	-0.079	94.75
<i>EgrSuSy12</i>	Eucgr.K03505	11	799	91 043.19	5.98	38.29	-0.229	91.26
<i>EgrSuSy13</i>	Eucgr.C03201	3	799	91 303.93	6.92	30.95	-0.289	91.84
<i>EgrSuSy14</i>	Eucgr.F01010	6	553	63 634.38	6.15	34.91	-0.179	96.38
<i>EgrSuSy15</i>	Eucgr.F03935	6	2351	274 762.81	8.85	42.60	-0.468	84.19
<i>EgrSuSy16</i>	Eucgr.B01577	2	700	79 386.89	5.27	40.04	-0.065	94.13
<i>EgrSuSy17</i>	Eucgr.J01640	10	838	95 106.74	6.25	41.23	-0.383	82.65
<i>EgrSuSy18</i>	Eucgr.K02305	11	890	100 895.73	6.49	36.97	-0.353	81.88

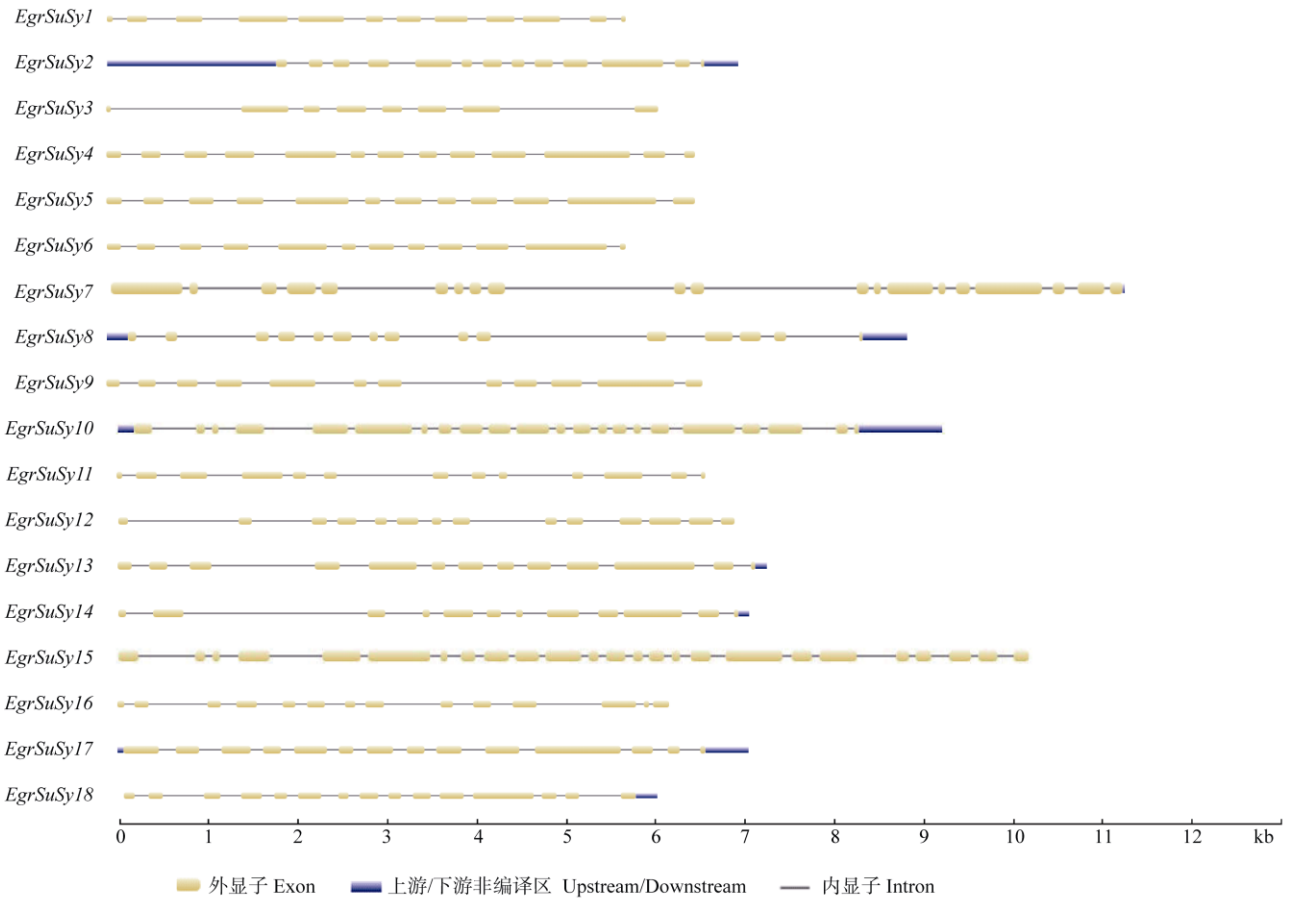


图 1 *EgrSuSy* 的基因结构

Fig. 1 Structures of *EgrSuSy* genes

比例最高, 其次为无规则卷曲(表 2)。

由图 2 可知, *EgrSuSy* 蛋白的 3D 结构由多个螺旋、延伸链和转角组成。SWISS-MODEL 结果表明, *EgrSuSy* 蛋白的 3D 结构与拟南芥的相似性较

高, 达 85.69%, 且 *EgrSuSy*2、*EgrSuSy*4、*EgrSuSy*5、*EgrSuSy*6、*EgrSuSy*8、*EgrSuSy*9、*EgrSuSy*12、*EgrSuSy*16、*EgrSuSy*17 和 *EgrSuSy*18 的 3D 结构相似, *EgrSuSy*1 和 *EgrSuSy*11 相似, 均为四聚体结构。

表 2 *EgrSuSy* 的二级结构分析

Table 2 Second structures of *EgrSuSy* proteins

蛋白质 Protein	α -螺旋 α -Helix		延伸链 Extending chain		无规卷曲 Random coil		β -转角 β -Angle	
	氨基酸数量 Number of Amino acid	%	氨基酸数量 Number of Amino acid	%	氨基酸数量 Number of Amino acid	%	氨基酸数量 Number of Amino acid	%
<i>EgrSuSy</i> 1	318	45.36	128	18.26	198	28.25	57	8.13
<i>EgrSuSy</i> 2	427	53.04	118	14.66	184	22.86	76	9.44
<i>EgrSuSy</i> 3	207	51.11	64	15.80	99	24.44	35	8.64
<i>EgrSuSy</i> 4	420	51.22	131	15.98	197	24.02	72	8.78
<i>EgrSuSy</i> 5	408	51.84	122	15.50	183	23.25	74	9.04
<i>EgrSuSy</i> 6	375	49.60	118	15.61	189	25.00	74	9.79
<i>EgrSuSy</i> 7	830	43.30	320	16.69	603	31.46	164	8.56
<i>EgrSuSy</i> 8	383	47.23	119	14.67	233	28.73	76	9.37
<i>EgrSuSy</i> 9	416	52.59	108	13.65	190	24.02	77	9.73
<i>EgrSuSy</i> 10	869	42.00	391	18.90	645	31.17	164	7.93
<i>EgrSuSy</i> 11	260	48.06	103	19.04	138	25.51	40	7.39
<i>EgrSuSy</i> 12	388	48.56	121	15.14	208	26.03	82	10.26
<i>EgrSuSy</i> 13	372	46.56	146	18.27	200	25.03	81	10.14
<i>EgrSuSy</i> 14	262	47.38	109	19.71	133	24.05	49	8.86
<i>EgrSuSy</i> 15	938	39.90	454	19.31	763	32.45	196	8.34
<i>EgrSuSy</i> 16	305	43.57	129	18.43	205	29.29	61	8.71
<i>EgrSuSy</i> 17	355	42.36	132	15.75	266	31.74	85	10.14
<i>EgrSuSy</i> 18	399	44.83	131	14.72	269	30.22	91	10.22

2.3 *EgrSuSy* 家族的进化分析

构建基于 *SuSy* 蛋白的系统进化树(图 3), 结果表明, *EgrSuSy* 同毛果杨的进化关系最近。同时, *EgrSuSy*5、*EgrSuSy*6、*EgrSuSy*13、*EgrSuSy*9、*EgrSuSy*4、*EgrSuSy*14、*EgrSuSy*2、*EgrSuSy*1 和 *EgrSuSy*11 的进化关系极为相近, *EgrSuSy*15 和 *EgrSuSy*10 相近, *EgrSuSy*8 和 *EgrSuSy*12 相近, *EgrSuSy*1、*EgrSuSy*2、*EgrSuSy*5、*EgrSuSy*6、*EgrSuSy*9 和 *EgrSuSy*14 相近。

2.4 *EgrSuSy* 基因表达模式分析

从基因表达谱热图(图 4)可以看出, *EgrSuSy* 基因在巨桉的未成熟木质部、成熟叶片、韧皮部、茎尖、木质部和幼叶中的表达不同。*EgrSuSy*2、*EgrSuSy*3、*EgrSuSy*4、*EgrSuSy*7、*EgrSuSy*8 和 *EgrSuSy*10 在这些组织中的表达量相对较高, *EgrSuSy*2、*EgrSuSy*3、*EgrSuSy*4 和 *EgrSuSy*8 在未成熟木质部、韧皮部、木质部的表达量相对较高, 可

能与巨桉的纤维素代谢有关。*EgrSuSy*5、*EgrSuSy*6、*EgrSuSy*12、*EgrSuSy*13、*EgrSuSy*15 和 *EgrSuSy*16 在这些组织中的表达均较低。*EgrSuSy* 基因成员在不同组织中的表达差异, 说明它们在巨桉不同组织、发育时期的功能存在差异。

3 讨论

SuSy 是植物蔗糖代谢中的关键调节酶, 在细胞生长分化的相关调控和结构组成中具有重要的功能^[27], 在淀粉和纤维素的合成等过程中发挥重要作用^[23,28]。*SuSy* 的活性与纤维素合成有关, 主要是参与调节细胞壁的构建以及细胞发育^[9,13]。

本研究分析了 *EgrSuSy* 家族成员的生物学基本信息, 为深入研究 *EgrSuSy* 基因功能、揭示 *SuSy* 在巨桉中的生物学功能和了解桉树纤维素代谢奠定基础。拟南芥 *SuSy*1 是由 2 个对称的四聚体组成^[29-30], 本研究表明, *EgrSuSy* 家族成员多为四聚

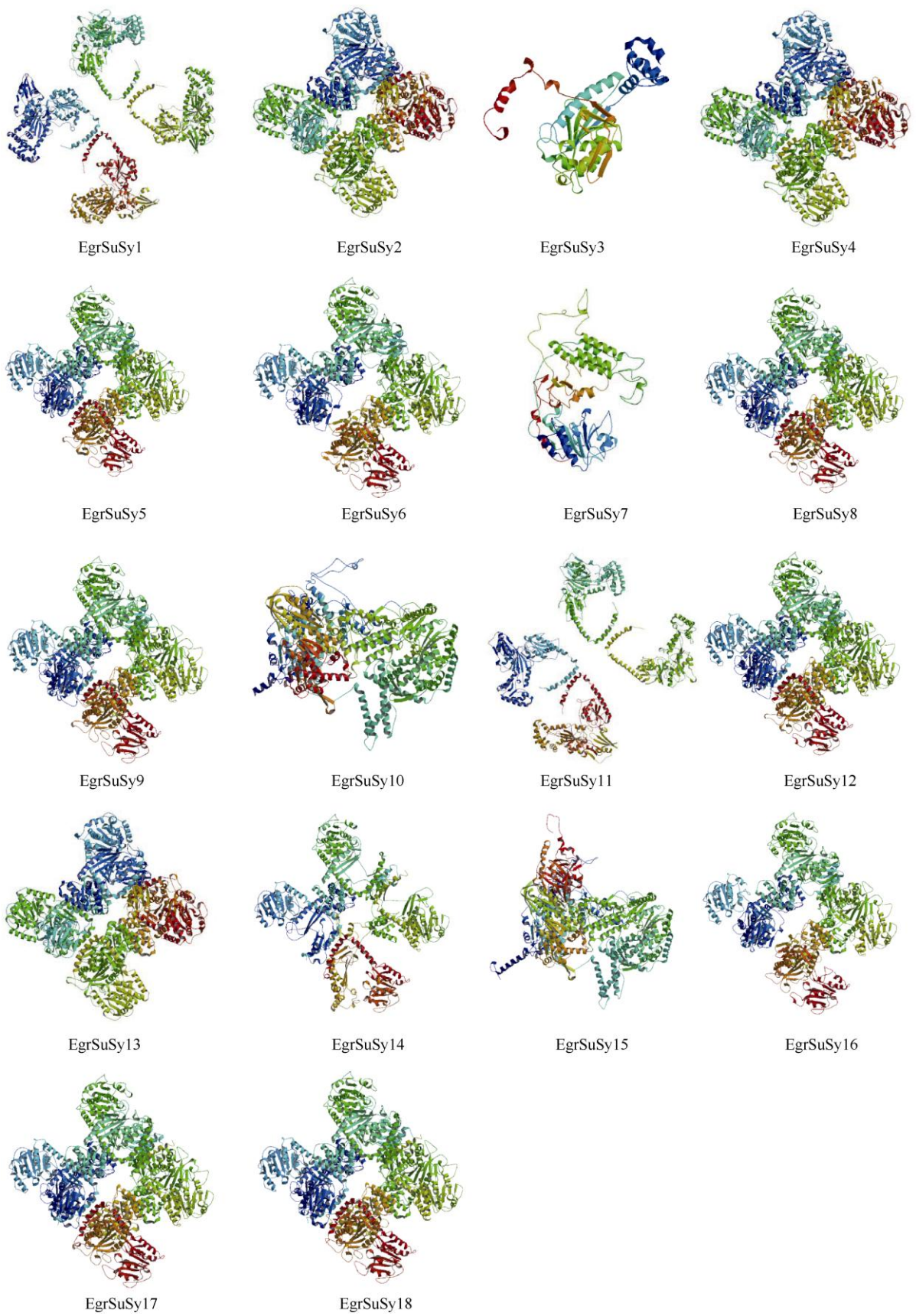


图 2 EgrSuSy 蛋白的 3D 结构

Fig. 2 3D structures off EgrSuSy proteins

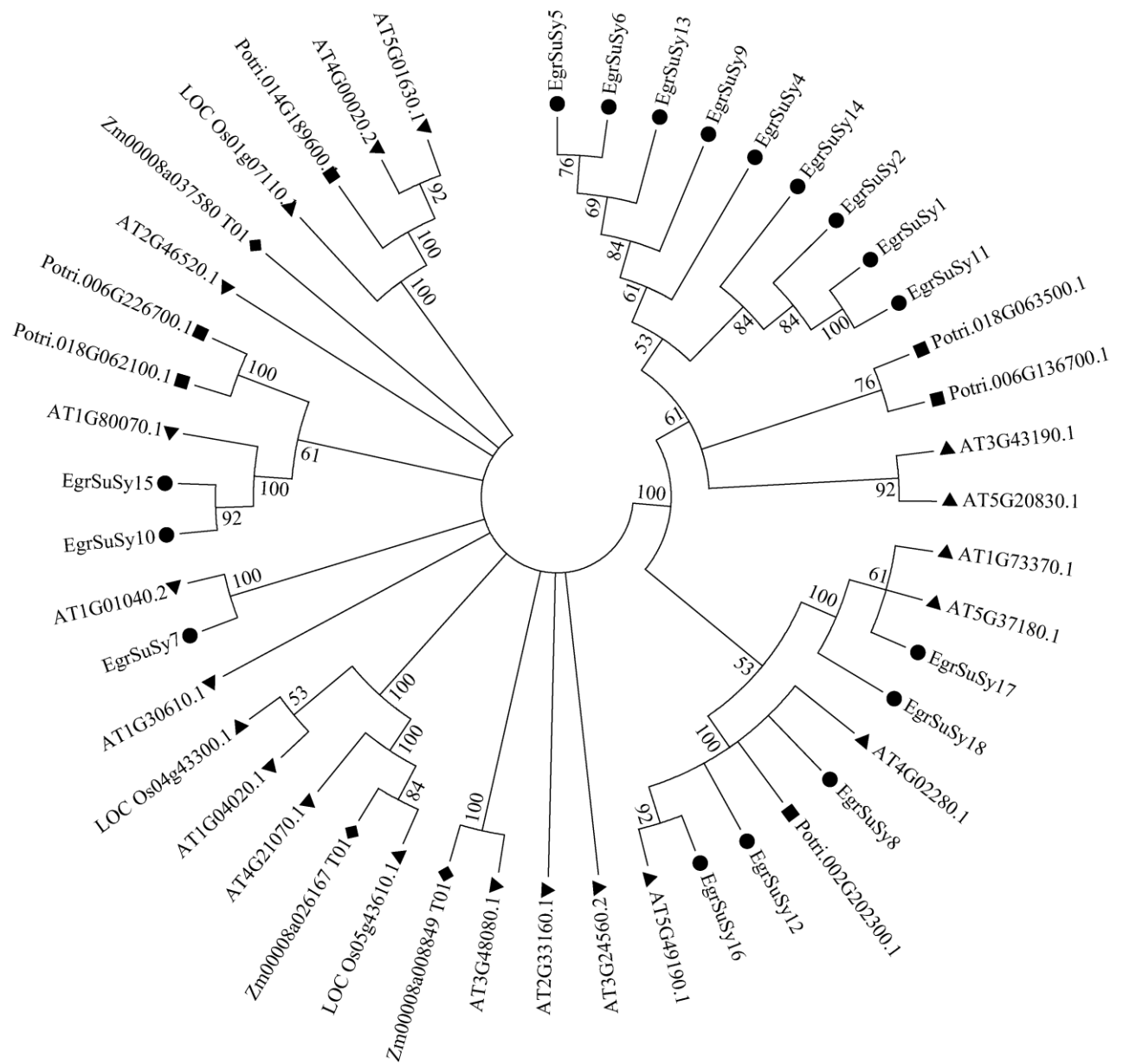


图 3 基于 *SuSy* 蛋白构建的系统进化树。Egr: 巨桉; Potri: 毛果杨; AT: 拟南芥; Zm: 玉米; LOC: 水稻。

Fig. 3 Phylogenetic tree based on proteins of *SuSy*. Egr: *Eucalyptus grandis*; Potri: *Populus trichocarpa*; AT: *Arabidopsis thaliana*; Zm: *Zea mays*; LOC: *Oryza sativa*.

体结构。在大麦、黄瓜中, *SuSy* 定位在细胞质和质膜中, *SuSy* 以可溶性形式存在于细胞质中, 亦可结合在质膜上, 因存在形式不同而行使不同的功能; 当其结合在质膜上时, 为纤维素、胼胝质合成提供前体物质^[31]。本研究表明, *EgrSuSy* 定位在细胞质膜上, 其具体功能还有待进一步研究。

本研究分析了巨桉与毛果杨、玉米、水稻和拟南芥 *SuSy* 基因家族间的进化关系, 结果表明, 巨桉和毛果杨的 *SuSy* 基因同源性较高, 表明毛果杨和巨桉的 *SuSy* 家族在生物学功能、生长调控机制上

存在相似性。结构分析与进化分析表明, *EgrSuSy15*、*EgrSuSy10* 结构相似、进化关系相近, *EgrSuSy8*、*EgrSuSy12* 亦结构相似、进化关系相近, 故可推测其功能相似。

植物在不同的生长发育阶段和不同器官中, 蔗糖合成酶基因表达具有时间和空间的差异。海岛棉 (*Gossypium barbadense*) 的 *SuSy* 基因在花和果柄中的表达较高, 而在根和果实中的表达普遍偏低, 海岛棉 *SuSy3A* 基因在纤维次生壁加厚初期起作用, 而 *SuSy1A*、*SuSy1D* 基因作用于纤维次生壁加厚后期和

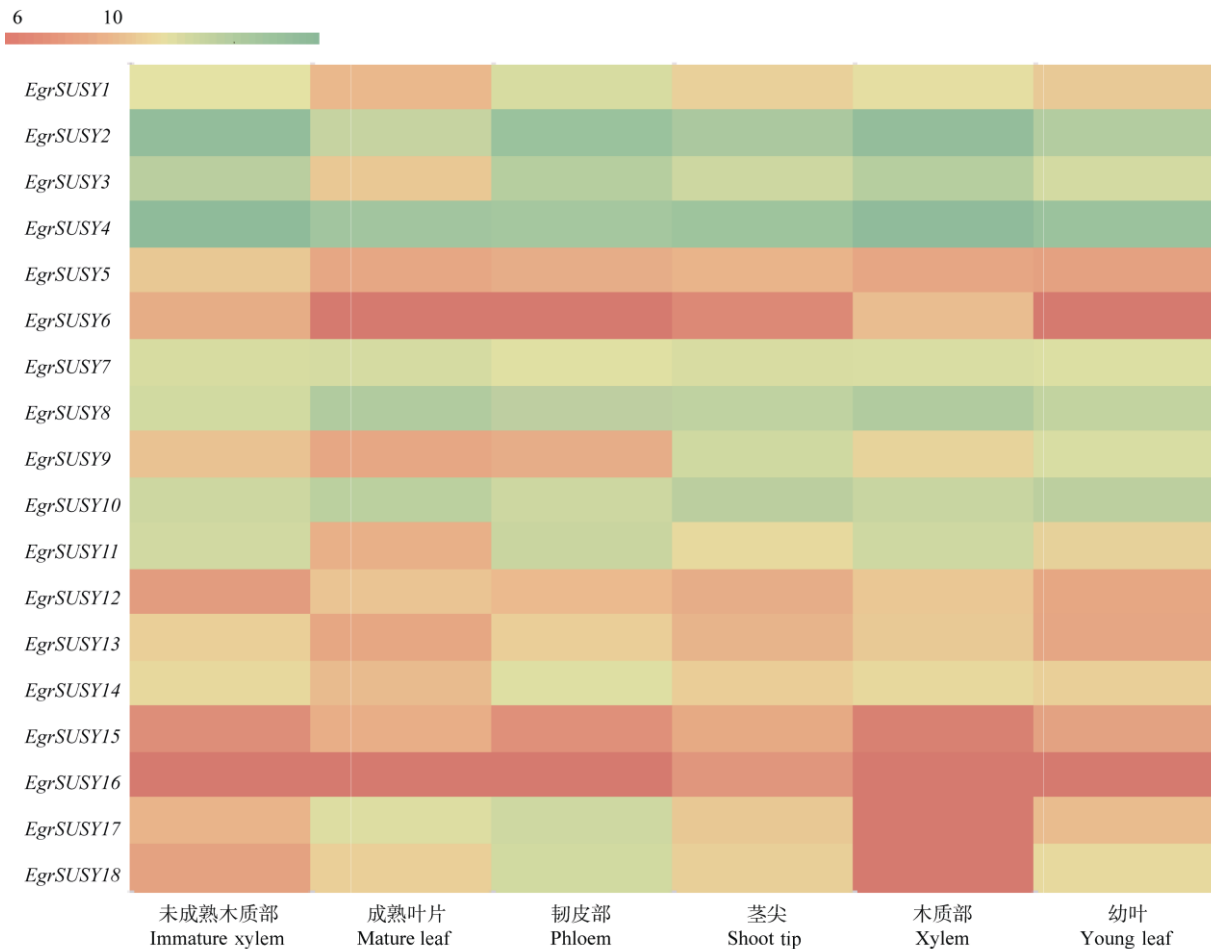


图4 *EgrSuSy* 基因在巨桉不同组织中的表达

Fig. 4 Expression of *EgrSuSy* in different tissues of *Eucalyptus grandis*

末期^[32]。本研究中, *EgrSuSy*基因家族在不同组织中的差异表达, 说明它们在巨桉不同组织、发育时期的功能存在差异。*EgrSuSy2*、*EgrSuSy3*、*EgrSuSy4*、*EgrSuSy8*在未成熟的木质部、韧皮部、木质部的表达量较高, 推测这些成员的功能与巨桉纤维素代谢相关。*EgrSuSy2*、*EgrSuSy3*、*EgrSuSy4*、*EgrSuSy7*、*EgrSuSy8*和*EgrSuSy10*在6个组织中的表达量相对较高, 说明这些基因有可能参与了巨桉各组织的生长和代谢过程。

参考文献

- [1] BARRERO-SICILIA C, HERNANDO-AMADO S, GONZÁLEZ-MELENDI P, et al. Structure, expression profile and subcellular localization of four different sucrose synthase genes from barley [J]. *Planta*, 2011, 234(2): 391–403. doi: 10.1007/s00425-011-1408-x.
- [2] POOVAIAH C R, MAZAREI M, DECKER S R, et al. Transgenic switchgrass (*Panicum virgatum* L.) biomass is increased by over-expression of switchgrass sucrose synthase (*PvSUS1*) [J]. *Biotechnol J*, 2015, 10(4): 552–563. doi: 10.1002/biot.201400499.
- [3] FANG J G, ZHU X D, JIA H F, et al. Research advances on physiological function of plant sucrose synthase [J]. *J Nanjing Agric Univ*, 2017, 40(5): 759–768. doi: 10.7685/jnau.201706003.
房经贵, 朱旭东, 贾海锋, 等. 植物蔗糖合酶生理功能研究进展 [J]. *南京农业大学学报*, 2017, 40(5): 759–768. doi: 10.7685/jnau.201706003.
- [4] 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. doi: 10.1006/mben.2001.0206.
- [5] HAIGLER C H, IVANOVA-DATCHEVA M, HOGAN P S, et al. Carbon partitioning to cellulose synthesis [J]. *Plant Mol Biol*, 2001, 47(1/2): 29–51. doi: 10.1023/A:1010615027986.
- [6] MARTIN T, FROMMER W B, SALANOUBAT M, et al. Expression

- of an *Arabidopsis* sucrose synthase gene indicates a role in metabolism of sucrose both during phloem loading and in sink organs [J]. *Plant J*, 1993, 4(2): 367–377. doi: 10.1046/j.1365-313X.1993.04020367.x.
- [7] COLEMAN H D, YAN J, MANSFIELD S D, et al. 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. doi: 10.1073/pnas.0900188106.
- [8] NOLTE K D, HENDRIX D L, RADIN J W, et al. Sucrose synthase localization during initiation of seed development and trichome differentiation in cotton ovules [J]. *Plant Physiol*, 1995, 109(4): 1285–1293. doi: 10.1104/pp.109.4.1285.
- [9] ALBRECHT G, MUSTROPH A. Localization of sucrose synthase in wheat roots: increased in situ activity of sucrose synthase correlates with cell wall thickening by cellulose deposition under hypoxia [J]. *Planta*, 2003, 217(2): 252–260. doi: 10.1007/s00425-003-0995-6.
- [10] FUJII S, HAYASHI T, MIZUNO K. Sucrose synthase is an integral component of the cellulose synthesis machinery [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(2): 294–301. doi: 10.1093/pcp/pcp190.
- [11] JIANG Y J, GUO W Z, ZHU H Y, et al. Overexpression of *GhSusA1* increases plant biomass and improves cotton fiber yield and quality [J]. *Plant Biotechnol J*, 2012, 10(3): 301–312. doi: 10.1111/j.1467-7652.2011.00662.x.
- [12] WEI Z G, QU Z S, ZHANG L J, et al. Overexpression of poplar xylem sucrose synthase in tobacco leads to a thickened cell wall and increased height [J]. *PLoS One*, 2015, 10(3): e0120669. doi: 10.1371/journal.pone.0120669.
- [13] XU S M, BRILL E, LLEWELLYN D J, et al. Overexpression of a potato sucrose synthase gene in cotton accelerates leaf expansion, reduces seed abortion, and enhances fiber production [J]. *Mol Plant*, 2012, 5(2): 430–441. doi: 10.1093/mp/ssr090.
- [14] CARDINI C E, LELOIR L F, CHRIBOGA J. The biosynthesis of sucrose [J]. *J Biol Chem*, 1955, 214(1): 149–156.
- [15] LEI M H, YE B Y, WANG B M, et al. Cloning of sucrose synthase gene from sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2008, 14(2): 177–179. doi: 10.3321/j.issn:1006-687X.2008.02.006.
雷美华, 叶冰莹, 王冰梅, 等. 甘蔗蔗糖合成酶基因的克隆 [J]. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(2): 177–179. doi: 10.3321/j.issn:1006-687X.2008.02.006.
- [16] BAUD S, VAULTIER M N, ROCHAT C. Structure and expression profile of the sucrose synthase multigene family in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(396): 397–409. doi: 10.1093/jxb/erh047.
- [17] CARLSON S J, CHOUREY P S, HELENTJARIS T, et al. Gene expression studies on developing kernels of maize sucrose synthase (*SuSy*) mutants show evidence for a third *SuSy* gene [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, 49(1): 15–29. doi: 10.1023/A:1014457901992.
- [18] HIROSE T, SCOFIELD G N, TERAO T. An expression analysis profile for the entire sucrose synthase gene family in rice [J]. *Plant Sci*, 2008, 174(5): 534–543. doi: 10.1016/j.plantsci.2008.02.009.
- [19] CHEN A Q, HE S, LI F F, et al. Analyses of the sucrose synthase gene family in cotton: Structure, phylogeny and expression patterns [J]. *BMC Plant Biol*, 2012, 12(1): 85–102. doi: 10.1186/1471-2229-12-85.
- [20] FENG Y Z, WEI Q Q, HE X, et al. Cloning and expression analysis of sucrose synthase gene (SS6) in *Ziziphus jujube* [J]. *Nonwood For Res*, 2017(4): 36–42. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2017.04.006.
冯延芝, 魏琦琦, 何潇, 等. 枣蔗糖合成酶基因 SS6 的克隆及表达分析 [J]. *经济林研究*, 2017(4): 36–42. doi: 10.14067/j.cnki.1003-8981.2017.04.006.
- [21] JIA C P, GENG H W, ZHU Y F, et al. Cloning between bioinformatics and expression pattern analysis of sucrose synthase in island cotton (*Gossypium barbadense* L.) [J]. *Mol Plant Breed*, 2016, 14(2): 286–301.
贾春平, 耿洪伟, 朱亚夫, 等. 海岛棉蔗糖合成酶基因克隆及生物信息学和表达模式分析 [J]. *分子植物育种*, 2016, 14(2): 286–301.
- [22] SHINYA T, IWATA E, NAKAHAMA K, et al. Transcriptional profiles of hybrid *Eucalyptus* genotypes with contrasting lignin content reveal that monolignol biosynthesis-related genes regulate wood composition [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 443. doi: 10.3389/fpls.2016.00443.
- [23] XIE Y J, TAN X F. Introduction of *Eucalyptus urophylla* and the evaluation of its biological invasion risk [J]. *J CS Univ For Technol*, 2007, 27(6): 169–173. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2007.06.022.
谢耀强, 谭晓风. 尾叶桉遗传资源引进及其生物学入侵风险评估 [J]. *中南林业科技大学学报*, 2007, 27(6): 169–173. doi: 10.3969/j.issn.1673-923X.2007.06.022.
- [24] ZHOU Q Y, CHEN S X, HAN F Y, et al. Studies on biomass and energy characteristics of short rotation energy plantations of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2013, 21(1): 45–51. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.01.006.
周群英, 陈少雄, 韩斐扬, 等. 短周期尾巨桉能源林生物量与能量特征研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2013, 21(1): 45–51. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.01.006.
- [25] YI Z B, XIONG J W. *Eucalyptus grandis* introduction cultivation and management technology in Guang'an [J]. *Ningxia J Agric For Sci Technol*, 2011, 52(3): 80–81, 84. doi: 10.3969/j.issn.1002-204X.2011.03.039.

- 易昭彬, 熊剑文. 巨桉引种栽培管理技术 [J]. 宁夏农林科技, 2011, 52(3): 80–81, 84. doi: 10.3969/j.issn.1002-204X.2011.03.039.
- [26] YU X, GUO Y, ZHANG X, et al. Integration of EST-CAPS markers into genetic maps of *Eucalyptus urophylla* and *E. tereticornis* and their alignment with *E. grandis* genome sequence [J]. *Silv Genet*, 2012, 61(6): 247–255.
- [27] KLECZKOWSKI L A, KUNZ S, WILCZYNSKA M. Mechanisms of UDP-glucose synthesis in plants [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2010, 29(4): 191–203. doi: 10.1080/07352689.2010.483578.
- [28] BAI W Q, XIAO Y H, ZHAO J, et al. Gibberellin overproduction promotes sucrose synthase expression and secondary cell wall deposition in cotton fibers [J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e96537. doi: 10.1371/journal.pone.0096537.
- [29] SCHMÖLZER K, GUTMANN A, DIRICKS M, et al. Sucrose synthase: A unique glycosyltransferase for biocatalytic glycosylation process development [J]. *Biotechnol Adv*, 2016, 34(2): 88–111. doi: 10.1016/j.biotechadv.2015.11.003.
- [30] ZHENG Y, ANDERSON S, ZHANG Y F, et al. The structure of sucrose synthase-1 from *Arabidopsis thaliana* and its functional implications [J]. *J Biol Chem*, 2011, 286(41): 36108–36118. doi: 10.1074/jbc.M111.275974.
- [31] RUAN Y L, LLEWELLYN D J, FURBANK R T. Suppression of sucrose synthase gene expression represses cotton fiber cell initiation, elongation, and seed development [J]. *Plant Cell*, 2003, 15(4): 952–964. doi: 10.1105/tpc.010108.
- [32] JIA C P, GENG H W, NI Z Y, et al. Activity changes and expression profiles of Sus with relation to fiber strength in island cotton (*Gossypium barbadense* L.) [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin*, 2016, 36(2): 249–256. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2016.02.0249.
- 贾春平, 耿洪伟, 倪志勇, 等. 海岛棉Sus活性变化特征及时空表达模式与纤维比强度的关系 [J]. *西北植物学报*, 2016, 36(2): 249–256. doi: 10.7606/j.issn.1000-4025.2016.02.0249.