

## 高等植物细胞壁中纤维素的合成

宋东亮\*, 沈君辉, 李来庚

中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海 200032

### Cellulose Synthesis in the Cell Walls of Higher Plants

SONG Dong-Liang\*, SHEN Jun-Hui, LI Lai-Geng

*Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China*

**提要:** 植物细胞壁主要由纤维素、半纤维素、木质素和果胶质等构成。近年来, 在细胞壁形成, 如纤维素合成方面的研究取得了一系列非常令人鼓舞的进展。本文就高等植物细胞壁中纤维素合成机制的研究进展作一介绍。

**关键词:** 初生细胞壁; 次生细胞壁; 纤维素; 半纤维素; 木质素

植物细胞壁是围绕在植物原生质体外的一种细胞结构。它对植物体的支撑、水分和养料的供给、植物形态建成和植物与环境的相互作用起着重要作用, 与植物细胞分化、植物体生长发育也有密切关系。

植物细胞壁的形成首先是在细胞分裂后, 由新形成的细胞板区域产生初生细胞壁, 初生细胞壁之间形成胞间层, 以后随着细胞的分化, 在初生细胞壁的内侧和原生质的外面形成次生细胞壁, 随着细胞的进一步分化, 细胞壁逐渐形成与细胞功能相适应的结构。

#### 1 细胞壁的主要组分、结构和功能

**1.1 初生细胞壁** 初生细胞壁的主要组分有多糖, 蛋白, 如扩展蛋白(expansin)等, 一些酶类, 以及一些离子, 如钙离子等。

初生细胞壁中的多糖主要为纤维素(cellulose)、半纤维素(hemicellulose)和果胶质(pectin)。

纤维素占初生壁干重含量的15%~30%。纤维素一般以微纤丝(microfibril)形式存在, 每条微纤丝的横截面平均有36条 $\beta$ -1,4-D-葡聚糖链, 每条葡聚糖链由几千到上万个单糖分子组成。葡聚糖链之间相互以氢键结合形成结晶结构, 直径5~10 nm。在微纤丝内, 糖链平行排布, 链的还原性末端都指向同一个方向, 每条链的起点和终点各不相同, 上千条的葡聚糖链相互连接构成一条微纤丝, 长度可达几百微米。

半纤维素是带有支链的杂多糖, 支链中的糖类型与主链的糖类型不同。初生细胞壁中主要的半纤维素是木葡聚糖(xyloglucan), 它主要是由 $\beta$ -1,4-

D-葡聚糖构成主链, 支链上有许多 $\alpha$ -D-木糖与主链葡萄糖的(1,6)O-6位置相连接。在细胞壁内, 半纤维素与纤维素形成连接, 与微纤丝一起构成网状结构。

果胶质的总量占初生细胞壁多糖含量的30%左右, 它是复杂的混合多糖, 结构中含有 $\alpha$ -1,4-D-半乳糖醛酸, 它的两个基本组分是同聚半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)和鼠李糖半乳糖醛酸聚糖(rhamnogalacturonan, RG)。

初生细胞壁的主要功能是结构和机械支撑、维持和决定细胞形态、抵抗细胞膨胀压力、控制细胞生长的速率和方向、植物的形态建成、调节胞间层的物质扩散、储备碳水化合物、抵抗病原体、抵抗脱水胁迫、激活源头信号分子、细胞之间的相互作用等。

**1.2 次生细胞壁** 次生细胞壁是在初生细胞壁内侧形成的, 在组成上与初生细胞壁不同。次生细胞壁除含有纤维素和半纤维素外, 还含有木质素(lignin)。木质素是一种酚类聚合物。在次生细胞壁中木质素以高度交联的形式存在, 增强了植物向上生长所需要的机械支持能力。

次生细胞壁是在细胞停止扩展和伸长之后开始形成的, 所以在次生壁合成之后, 细胞的大小不再发生变化, 这也说明次生壁的形成是细胞进行特异分化的结构。次生细胞壁的结构一般较厚, 可以

收稿 2008-04-30 修定 2008-06-30

资助 国家杰出青年科学基金(李来庚, 30725025)。

\* E-mail: dlsong@sibs.ac.cn; Tel: 021-54924161

分为 S1、S2 和 S3 三层, 不同层次的次生壁在组成、结构和微纤丝角度等方面都有所不同。由于次生细胞壁厚, 储存了大量的植物所固定的太阳能和碳, 所积累的生物质, 占植物生物质总量的绝大部分, 是地球上生物质的主要形式, 是人类生活所需要的纤维材料和生物能源原料。由于细胞壁积累了丰富的生物质, 对细胞壁的主要聚合物, 如纤维素生物合成的研究和开发利用具有重要意义。

## 2 纤维素合酶及其相关的基因

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, 采用遗传学方法已鉴定了部分与纤维素合成过程相关的基因, 人们对这一过程的认识正在逐步深入。

**2.1 纤维素合酶** 纤维素是由几种不同的纤维素合酶组成的复合体合成的。纤维素合酶是一类糖苷转移酶(glycosyltransferase, GT), 一般认为它催化 UDP-葡萄糖形成葡聚糖链。

Kimura 等(1999)用免疫细胞学的方法, 在冷冻条件下剥裂细胞膜, 成功地将棉花纤维素合酶制备的多抗标记到赤豆(*Vigna angularis*)细胞膜近胞浆侧的分裂面上。在电镜下可以观察到对称的玫瑰花形(rosette)结构。这个结构由 6 个独立的球状蛋白复合体构成, 直径 25~30 nm, 人们一般认为这就是纤维素合酶复合体(cellulose synthase complex, CSC)。

植物中纤维素合酶的发现是基于基因序列的比对分析。Pear 等(1996)首次用同源克隆的方法找到了 2 个棉花中与细菌 *CelA* 基因同源的纤维素合酶基因 *GhCesA-1* 与 *GhCesA-2*。通过基因组信息的分析, Richmond (2000)总结了拟南芥基因组中的 10 个 *CesA* 基因的蛋白序列的结构特点。Suzuki 等(2006)将杨树基因组的 18 个 *CesA* 基因作了归类。一般认为所有 *CesA* 基因编码的蛋白质有着相似的结构, 含有 8 个跨膜结构域, 2 个在 N 端, 6 个在 C 端。N 端有 1 个锌指结构域, 可能与蛋白之间的相互作用有关。锌指结构域和 N 端跨膜结构域之间有一个蛋白序列的高变区 I (HVRI)。在两个跨膜结构域之间是酶的中央结构域, 其间有一个蛋白序列高变区 II (HVRII), 高变区 II 两边各有一个保守基序, DxD 和 QxxRW, 它们的功能主要是与底物的结合与催化相关, 除了蛋白序列高变区 II 外, 中央结构域的不同 *CesA* 蛋白之间非常保守

(Richmond 2000)。

**2.2 与初生壁合成有关的纤维素合酶** 采用遗传学和生物化学的方法鉴定的参与拟南芥初生壁合成的纤维素合酶基因有: *AtCesA1*、*AtCesA3*、*AtCesA6*、*AtCesA2*、*AtCesA5*、*AtCesA9*。其中 *AtCesA1* 和 *AtCesA3* 认为是必不可少的基因。

*AtCesA1* (radial swelling, *rsw1*) 基因突变株对温度敏感, 温度升高时, 纤维素合成减少, 玫瑰花形结构消失, 纤维丝不能形成结晶结构(Arioli 等 1998)。

*AtCesA3* (isoxaben resistance, *ixr1*) (Scheible 等 2001)和 *AtCesA6* (*ixr2/prc*) (Desprez 等 2002)的突变体可以抵抗纤维素合酶抑制剂异恶酰草胺(除草剂的一种), 由于 *AtCesA3* 基因和 *AtCesA1* 基因的表达具有一致性, 而且 *AtCesA1* 基因和 *AtCesA3* 基因的纯合突变体初生壁缺陷会导致胚胎致死。因此认为它们参与纤维素的合成, *AtCesA6* 的突变体在黑暗条件下生长时其下胚轴不能伸长(Desnos 等 1996), 它的突变体没有致死表型, 于是推测还有其他基因在功能上与其冗余。

*AtCesA2*、*AtCesA5* 和 *AtCesA9* 在序列上和 *AtCesA6* 基因有很大的同源性, 它们在功能上与 *AtCesA6* 基因是部分冗余的。*AtCesA2* 和 *AtCesA6* 双突变以后, 黑暗条件下生长的幼苗的下胚轴往往变得更短, 研究 Promoter<sub>*AtCesA2/6*</sub>::GUS 时发现, *AtCesA2/6* 两个基因的表达情况相似, 在整个胚轴上和根中都有表达, 在根和胚轴伸长区的细胞中表达最为强烈, 推测 *AtCesA2* 和 *AtCesA6* 可能与细胞的伸长有关。*AtCesA9* 仅在胚胎发育过程中表达, 且 *AtCesA2*、*AtCesA6* 和 *AtCesA9* 三基因突变的突变体是胚胎致死的, 推测 *AtCesA9* 基因参与胚胎形成过程。Promoter<sub>*AtCesA5*</sub>::GUS 的实验表明, *AtCesA5* 基因在胚轴顶端回钩(apical hook)处的非伸长细胞中表达。因而推测 *AtCesA5* 基因在非伸长的细胞内起作用(Persson 等 2007; Desprez 等 2007)。

**2.3 与次生壁合成有关的纤维素合酶** Taylor 等(1999、2000、2003)用免疫共沉淀的方法鉴定了与拟南芥次生壁合成相关的 3 个纤维素合酶基因, *AtCesA4* (*irx5*)、*AtCesA7* (*irx3*)和 *AtCesA8* (*irx1*), 当它们各自突变后, 拟南芥发育生成不规则的木质部(irregular xylem), 且三者相同的时间和细胞内表达, *AtCesA4* 基因不表达时, *AtCesA7* 基因和 *AtCesA8* 基因也不表达。从而推测参与拟南芥次

生壁合成的复合体至少含有这3种纤维素合酶。在筛选拟南芥脆纤维(*fragile fiber, fra*)突变体时,也发现 *AtCesA7 (fra5)* 基因和 *AtCesA8 (fra6)* 基因上有突变位点。突变体表型为束间纤维的机械承受力减弱(Zhong 等 2003)。*AtCesA10* 基因的研究尚无报道。

除了拟南芥之外,有关水稻和杨树次生壁合成的纤维素合酶的研究也有报道。在筛选水稻脆秆突变体的过程中,有人已发现与水稻次生壁合成相关的纤维素合酶基因: *OsCesA4*、*OsCesA7* 和 *OsCesA9* (Tanaka 等 2003)。这3个基因的突变都分别导致纤维素含量下降,表明这些基因之间不是相互冗余的。在杨树中也发现了18个纤维素合酶基因,定量PCR检测表明,基因 *PtCesA18* 和 *PtCesA13* 相对于叶片、茎尖和韧皮部而言,在发育中的木质部中表达很强,因此推测这两个基因参与次生壁的合成,另外, *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(Suzuki 等 2006)。

**2.4 与纤维素合成相关的其他基因** *fra1* 基因突变的表型为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。分析发现,该基因编码一个微管动力蛋白(kinesin) (Zhong 等 2002)。推测它可能在纤维素沉积过程中起一定的作用(Smith 和 Oppenheimer 2005)。

*Korrigan (Kor)* 基因的突变导致植株纤维素积累的减少和果胶质组分的改变。基因表达情况分析表明, *Kor* 基因在所有细胞中都表达。蛋白质酶活性分析发现 *KOR* 蛋白具有  $\beta$ -1,4-葡聚糖酶的活性(Nicol 等 1998),但没有木葡聚糖酶活性(Molhoj 等 2001)。筛选其他突变体时也发现 *Kor* 基因的等位突变: *rsw2* (Lane 等 2001; Sato 等 2001)、*irx2* (Szyjanowicz 等 2004)、*lions tail (lit)* 和 *altered cell wall 1 (acw1)* (Molhoj 等 2002), 这些表明它有可能参与植物体内纤维素的合成过程。功能性的 GFP::*KOR1* 融合蛋白定位于内涵体(endosome)和高尔基体上,而不是在质膜上(Robert 等 2005)。免疫共沉淀方法分析也没有见到 *KOR1* 蛋白和 *AtCesA3* 或 *AtCesA6* 之间的相互作用(Desprez 等 2007)。Somerville (2006)推测 *KOR1* 蛋白是和 *CesA* 蛋白复

合体相互联系的,且和微纤丝的形成有关系。至于 *KOR1* 蛋白是否参与纤维素的合成还不清楚。

*kob1/eld1/abi8* 三个突变体的突变位点都位于同一个基因上(Pagant 等 2002; Lertpiriyapong 和 Sung 等 2003; Brocard-Gifford 等 2004)。突变体的表型是:纤维素合成受阻,纤维素沉积呈现随机性。与 *rsw1* 突变体的表型类似, *abi8* 突变对 ABA 不敏感。序列分析表明此基因是植物所特有的基因, *ABI8* 蛋白所含有的结构域其生化功能尚不清楚。mRNA 的组织特异性分析表明, *abi8* 在所有组织中都表达,但其蛋白定位分析显示 *ABI8-GUS* 主要集中于根部伸长区的细胞中。亚细胞定位表明, *ELD1-GFP* 定位于细胞壁上,说明它是一个细胞壁蛋白。培养基中添加葡萄糖可以恢复 *abi8* 的其他表型,但无法恢复其根和下胚轴伸长的表型。因此推测 *ABI8* 蛋白响应 ABA 信号,并且影响糖信号,从而影响细胞壁的合成。

*Cobra (cob)* 编码一个植物糖磷脂酰肌醇锚定蛋白,其功能尚且不知。此基因突变以后,纤维素合成受阻,植物生长极其矮小(Roudier 等 2005)。Promoter::GUS 分析显示它主要在根伸长区和黄化苗的下胚轴伸长部位表达,显示其与纵向伸长细胞之间有密切关系。*Cob* 基因突变以后微纤丝的定向发生紊乱,最终导致纤维素的合成受抑制。亚细胞定位分析显示,此蛋白起始位于高尔基体膜上,然后经过膜泡运输途径,到达细胞膜,最后至细胞壁。在伸长的细胞中, *COB* 蛋白主要位于细胞壁上,与皮层微管的排列方向一致。将荧光标记的 *COB* 蛋白转化到 *ton2* 基因突变株体内(皮层微管分布和定向发生改变的突变株)时,微管排列发生改变, *COB* 蛋白散落分布在细胞中,因此运输和排列发生极大改变。同样的结果在用胺磺灵(oryzalin)处理的野生型细胞中也可以看到。这些都表明微管对 *COB* 蛋白排列起作用,而 *COB* 蛋白对微纤丝的定向也有一定的作用,至于 *COB* 蛋白是如何发挥功能的,还需要进一步研究。

### 3 纤维素的合成

纤维素合成模型有多种说法(Doblin 等 2002; Joshi 等 2004; Saxena 等 2005; Somerville 2006; Joshi 和 Mansfield 2007),近年来普遍认为高等植物中纤维素合成需要一个复杂的酶系复合体。迄今已知的纤维素合酶复合体是由6个亚单位组成,呈玫瑰

花状(rosette)结构, 每个亚单位由6个CesA蛋白组成, 每个CesA蛋白合成一条葡聚糖链, 这样一个复合体就可以合成由36条糖链组成的微纤丝。胞质内观察到的纤维素合酶复合体直径大小40~60 nm, 足以保证36条糖链的同时生成, 生成之后的糖链立刻结晶形成微纤丝, 纤维素合酶复合体在细胞膜上运动, 于是微纤丝得以延伸, 最后停止。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, 遗传学的证据表明, 每个亚单位至少含有3种CesA蛋白(图1)。

**3.1 纤维素合成的底物、起始、延伸与终止** 2002年, Lai-Kee-Him成功提取了黑莓(*Rubus fruticosus*)悬浮细胞中的质膜, 他们用UDP-葡萄糖(UDPG)为底物, 测到了其纤维素合酶的活性, 并发现纤维素合酶复合体位于新生微纤丝链的非还原端, 证明纤

维素合成的底物确实是UDP-葡萄糖(Lai-Kee-Him等2002)。植物体内碳水化合物运输的主要形式为蔗糖。Haigler等(2001)提出UDP-葡萄糖是由质膜定位的蔗糖合成酶(sucrose synthase, SUSY)合成并且传递给纤维素合酶的。纤维素合酶结合UDPG后进而催化合成葡聚糖糖链。另外, 还有证据表明, 纤维素链的起始需要谷甾醇- $\beta$ -葡萄糖甙(sitosterol- $\beta$ -glucoside, SG)作为引物(Peng等2002)。

Paredez等(2006)用旋转式共聚焦显微镜(spinning disk confocal microscope)观察黄色荧光蛋白(yellow fluorescent protein, YFP)标记的AtCesA6蛋白在纤维素合酶复合体中的运动表明, 它们的平均运动速度为 $330 \text{ nm} \cdot \text{min}^{-1}$ , 估计每分钟每条糖链上聚合300~1000个葡萄糖分子, 而且这种复合体可以双向运动。

**3.2 纤维素的沉积** 纤维素在细胞壁内沉积不是杂乱无章, 而是有一定方向性和排列方式。在伸长的细胞中, 微纤丝的排列是与细胞伸长的方向垂直的。在初生细胞壁微纤丝排列的研究中, Paredez等(2006)用YFP标记的AtCesA6蛋白清楚地观察到这一情况, 并且证明微纤丝的排列受皮层微管排列的制约。

#### 4 结语

纤维素是植物体中含量最为丰富的多糖聚合物, 也是细胞壁的重要结构物质, 同时还是人类所需要的纤维材料和生物能源原料。研究纤维素合成机制对扩大生物材料和生物能源资源很重要。

纤维素合成机制的研究主要集中在: 用遗传学方法鉴定与之相关的基因, 通过基因突变株表型的鉴定和分析, 阐明植物体纤维素合成受阻的原因并查明其中的基因功能; 用生物化学方法研究纤维素合酶的生化功能; 用细胞生物学和荧光共聚焦显微镜的方法研究纤维素在细胞壁上的沉积过程等。

尽管纤维素合成的研究已取得了较大的进展, 但其合成机制还需进一步查明。如纤维素合酶复合体的组成、结构; 除CesA相关蛋白外, 是否还有其他分子的参与; 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, 它们是怎样受调控的; 其调

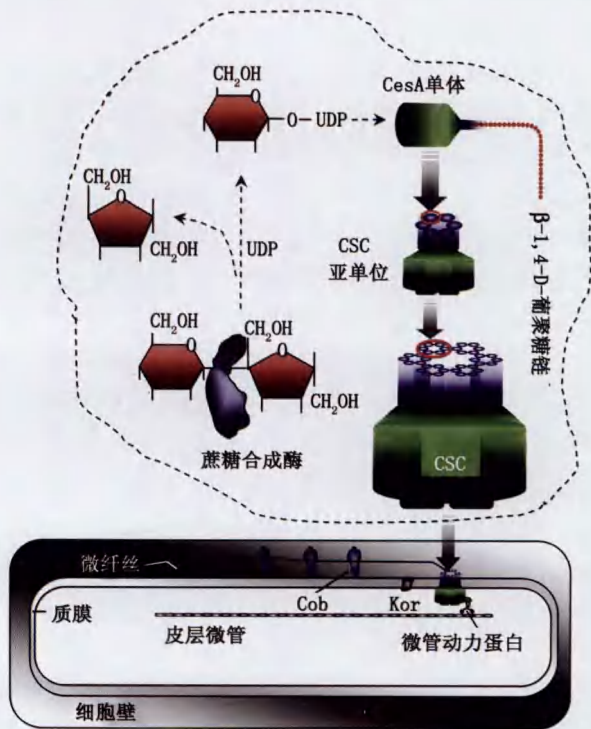


图1 纤维素合成模式

纤维素的合成在质膜上进行, 底物为UDP-葡萄糖, 可能是蔗糖合成酶(SUSY)催化而形成, 蔗糖分解成果糖和UDP-葡萄糖, 后者提供纤维素合酶复合体用于纤维素的合成, 其中每个CesA单体蛋白合成一条 $\beta$ -1,4-D-葡聚糖链, 36条葡聚糖链组成一条微纤丝。微纤丝在细胞壁内的排列一方面受皮层微管和微管动力蛋白(kinesin)的作用, 另一方面有可能受细胞壁蛋白(如Cob蛋白)的影响。还有一些其他膜蛋白(如Kor蛋白)也可能参与纤维素的合成。

控网络又是怎样影响植物生长与分化的。阐明这些问题将有助于人们了解植物生长发育的分子机制, 利用现代基因工程方法, 建立改造纤维素含量和结构的理论和技术体系, 培育速生优质的生物质新种质, 促进细胞壁生物物质的高效利用。

### 参考文献

- Arioli T, Peng L, Betzner AS, Burn J, Wittke W, Herth W, Camilleri C, Hofte H, Plazinski J, Birch R et al (1998). Molecular analysis of cellulose biosynthesis in *Arabidopsis*. *Science*, 279: 717~720
- Brocard-Gifford I, Lynch T, Garcia M, Malhotra B, Finkelstein R (2004). The *Arabidopsis thaliana* *ABSCISIC ACID-INSENSITIVE8* locus encodes a novel protein mediating abscisic acid and sugar responses essential for growth. *Plant Cell*, 16: 406~421
- Desnos T, Orbovic V, Bellini C, Kronenberger J, Caboche M, Traas J, Hofte H (1996). *Procuste1* mutants identify two distinct genetic pathways controlling hypocotyl cell elongation, respectively in dark and light-grown *Arabidopsis* seedlings. *Development*, 122: 683~693
- Desprez T, Juraniec M, Crowell EF, Jouy H, Pochylova Z, Parcy F, Hofte H, Gonneau M, Vernhettes S (2007). Organization of cellulose synthase complexes involved in primary cell wall synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 15572~15577
- Desprez T, Vernhettes S, Fagard M, Refregier G, Desnos T, Alelli E, Py N, Pelletier S, Hofte H (2002). Resistance against herbicide isoxaben and cellulose deficiency caused by distinct mutations in same cellulose synthase isoform CESA6. *Plant Physiol*, 128: 482~490
- Doblin MS, Kurek I, Jacob-Wilk D, Delmer DP (2002). Cellulose biosynthesis in plants: from genes to rosettes. *Plant Cell Physiol*, 43: 1407~1420
- Haigler CH, Ivanova-Datcheva M, Hogan PS, Salnikov VV, Hwang S, Martin LK, Delmer DP (2001). Carbon partitioning to cellulose synthesis. *Plant Mol Biol*, 47: 29~51
- Joshi CP, Bhandari S, Ranjan P, Kalluri UC, Liang X, Fujino T, Samuga A (2004). Genomics of cellulose biosynthesis in poplars. *New Phytol*, 164: 53~61
- Joshi CP, Mansfield SD (2007). The cellulose paradox — simple molecule, complex biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 10 (3): 220~226
- Kimura S, Laosinchai W, Itoh T, Cui X, Linder CR, Brown RM Jr (1999). Immunogold labeling of rosette terminal cellulose-synthesizing complexes in the vascular plant *Vigna angularis*. *Plant Cell*, 11: 2075~2085
- Lai-Kee-Him J, Chanzy H, Muller M, Putaux JL, Imai T, Bulone V (2002). *In vitro* versus *in vivo* cellulose microfibrils from plant primary wall synthases: structural differences. *J Biol Chem*, 277: 36931~36939
- Lane DR, Wiedemeier A, Peng L, Hofte H, Vernhettes S, Desprez T, Hocat DH, Birch RJ, Baskin TI, Burn JE et al (2001). Temperature-sensitive alleles of *RSW2* link the *KORRIGAN* endo-1,4- $\beta$ -glucanase to cellulose synthesis and cytokinesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 126: 278~288
- Lertpiriyapong K, Sung Z (2003). The *elongation defective1* mutant of *Arabidopsis* is impaired in the gene encoding a serine-rich secreted protein. *Plant Mol Biol*, 53: 581~595
- Molhoj M, Pagant S, Hofte H (2002). Towards understanding the role of membrane-bound endo- $\beta$ -1,4-gucanases in cellulose biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 43: 1399~1406
- Molhoj M, Ulvskov P, Dal Degan F (2001). Characterization of a functional soluble form of a *Brassica napus* membrane-anchored endo-1,4- $\beta$ -glucanase heterologously expressed in *Pichia pastoris*. *Plant Physiol*, 127: 674~684
- Nicol F, His I, Jauneau A, Vernhettes S, Canut H, Hofte H (1998). A plasma membrane-bound putative endo-1,4- $\beta$ -D-glucanase is required for normal wall assembly and cell elongation in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 17: 5563~5576
- Pagant S, Bichet A, Sugimoto K, Lerouxel O, Desprez T, McCann M, Lerouge P, Vernhettes S, Hofte H (2002). *KOBITO1* encodes a novel plasma membrane protein necessary for normal synthesis of cellulose during cell expansion in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14: 2001~2013
- Paredez AR, Somerville CR, Ehrhardt D (2006). Visualization of cellulose synthase demonstrates functional association with microtubules. *Science*, 312: 1491~1495
- Pear JR, Kawagoe Y, Schreckengost WE, Delmer DP, Stalker DM (1996). Higher plants contain homologs of the bacterial *celA* genes encoding the catalytic subunit of cellulose synthase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 12637~12642
- Peng LC, Kawagoe Y, Hogan P, Delmer D (2002). Sitosterol- $\beta$ -glucoside as primer for cellulose synthesis in plants. *Science*, 295: 147~150
- Persson S, Paredez A, Carroll A, Palsdottir H, Doblin M, Poindexter P, Khitrov N, Auer M, Somerville CR (2007). Genetic evidence for three unique components in primary cell-wall cellulose synthase complexes in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 15566~15571
- Richmond T (2000). Higher plant cellulose synthases. *Genome Biol*, 4: 3001.1~3001.6
- Robert S, Bichet A, Grandjean O, Kierzkowski D, Satiat-Jeunemaitre B, Pelletier S, Hauser M-T, Hofte H, Vernhettes S (2005). An *Arabidopsis* endo-1,4- $\beta$ -D-glucanase involved in cellulose synthesis undergoes regulated intracellular cycling. *Plant Cell*, 17: 3378~3389

- Roudier F, Fernandez AG, Fujita M, Himmelspach R, Borner GH, Schindelman G, Song S, Baskin TI, Dupree P, Wasteneys GO et al (2005). COBRA, an *Arabidopsis* extracellular glycosylphosphatidyl inositol-anchored protein, specifically controls highly anisotropic expansion through its involvement in cellulose microfibril orientation. *Plant Cell*, 17: 1749~1763
- Sato S, Kato T, Kakegawa K, Ishii T, Liu YG, Awanao T, Takabe K, Nishiyama Y, Kuga S, Sato S et al (2001). Role of the putative membrane bound endo-1,4- $\beta$ -glucanase KORRIGAN in cell elongation and cellulose synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 42: 251~263
- Saxena IM, Brown Jr RM (2005). Cellulose biosynthesis: current views and evolving concepts. *Ann Bot*, 96: 9~21
- Scheible WR, Eshed R, Richmond T, Delmer D, Somerville CR (2001). Modifications of cellulose synthase confer resistance to isoxaben and thiazolidinone herbicides in *Arabidopsis lxr1* mutants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 10079~84
- Smith LG, Oppenheimer D (2005). Spatial control of cell expansion by the plant cytoskeleton. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 21: 271~295
- Somerville C (2006). Cellulose synthesis in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 22: 53~78
- Suzuki S, Li L, Sun YH, Chiang VL (2006). The cellulose synthase gene superfamily and biochemical functions of xylem-specific cellulose synthase-like genes in *Populus trichocarpa*. *Plant Physiol*, 142: 1233~1245
- Szyjanowicz PMJ, McKinnon I, Taylor NG, Gardiner J, Jarvis MC, Turner SR (2004). The irregular xylem 2 mutant is an allele of korrigan that affects the secondary cell wall of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 37: 730~740
- Tanaka K, Murata K, Yamazaki M, Onosato K, Miyao A, Hirochika H (2003). Three distinct rice cellulose synthase catalytic subunit genes required for cellulose synthesis in the secondary wall. *Plant Physiol*, 133 (1): 73~83
- Taylor NG, Howells RM, Huttly AK, Vickers K, Turner SR (2003). Interactions among three distinct Cesa proteins essential for cellulose synthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 1450~1455
- Taylor NG, Laurie S, Turner SR (2000). Multiple cellulose synthase catalytic subunits are required for cellulose synthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 12: 2529~2539
- Taylor NG, Scheible WR, Cutler S, Somerville CR, Turner SR (1999). The *irregular xylem3* locus of *Arabidopsis* encodes a cellulose synthase required for secondary cell wall synthesis. *Plant Cell*, 11: 769~779
- Zhong R, Burk D, Morrison W, Ye Z (2002). A kinesin-like protein is essential for oriented deposition of cellulose microfibrils and cell wall strength. *Plant Cell*, 14: 3101~3117
- Zhong R, Morrison W, Freshour G, Hahn M, Ye ZH (2003). Expression of a mutant form of cellulose synthase AtCesA7 causes dominant negative effect on cellulose biosynthesis. *Plant Physiol*, 132: 786~795