

## 综述 Reviews

## 参与植物细胞壁半纤维素木聚糖合成的糖基转移酶

秦丽霞, 张德静, 李龙, 李学宝, 许文亮\*

华中师范大学生命科学学院, 遗传调控与整合生物学湖北省重点实验室, 武汉430079

**摘要:** 木聚糖是双子叶植物次生细胞壁中最主要的半纤维素, 含有木聚糖的次生壁是最丰富的植物生物物质, 广泛应用于能源、制浆、造纸和纺织业中, 但其主要组分戊糖对细胞壁生物物质利用具有较大影响。揭示木聚糖合成的分子机制, 为遗传修饰细胞壁组成, 更好地利用细胞壁生物物质提供新的策略。近年来对模式植物拟南芥中多个木聚糖合成有缺陷的突变体的分析表明: GT43家族的IRX9、IRX9-L、IRX14、IRX14-L, GT47家族的FRA8、F8H、IRX10、IRX10-L, GT8家族的IRX8、PARVUS、QUA1、GUX1、GUX2等参与了木聚糖主链、还原末端序列和侧链的合成。本文主要对这些研究进展做一综述, 并讨论了木聚糖合成的机制及亟待解决的问题, 展望了其发展趋势。

**关键词:** 木聚糖; 结构; 生物合成; 糖基转移酶

## Glycosyltransferases Involved in Xylan Biosynthesis in Plant Cell Walls

QIN Li-Xia, ZHANG De-Jing, LI Long, LI Xue-Bao, XU Wen-Liang\*

*Hubei Key Laboratory of Genetic Regulation and Integrative Biology, College of Life Sciences, Central China Normal University, Wuhan 430079, China*

**Abstract:** Xylans are the major hemicelluloses in secondary cell walls of dicots and are critical for normal plant growth and development. Xylan-containing lignocellulosic secondary cell walls are the most abundant repository of biomass on earth and are widely used for energy, pulping, paper-making and textiles. However, the pentose composition of xylans makes them difficult to be used efficiently. Thus, understanding the detailed mechanism of xylan biosynthesis may lead to new strategies to manipulate the xylan composition in cell walls and to modify their structures. To date the characterization of various xylan-deficient *Arabidopsis* mutants has identified many genes encoding members of glycosyltransferase family GT43, GT8 and GT47 that are involved in biosynthesis of xylan backbone, reducing end sequence and side chains. In this review, we summarize the recent progress on glycosyltransferases involved in xylan biosynthesis.

**Key words:** xylan; structure; biosynthesis; glycosyltransferases

与特化的动物骨骼系统不同的是, 植物的形状和强度依赖植物细胞壁的特性, 细胞壁在植物防御和应答环境胁迫方面也发挥重要的作用。植物细胞壁不仅对植物的生长和发育是必需的, 而且还决定了许多植物类产品的质量。供人类和动物消费的植物类食品的营养和加工特性在很大程度上受细胞壁特性的影响, 用于纺织业、制浆、造纸等行业的纤维, 木材产品, 以及需求日益增长的燃料主要由植物细胞壁组成或者源于植物细胞壁。由于细胞壁与这些工业的相关性, 细胞壁组分(纤维素、半纤维素、果胶、木质素和糖蛋白)的化学结构以及参与其合成、成熟、周转的生化过程, 就成了植物生物学的一个重要研究领域(Doblin等2010)。半纤维素是植物细胞壁中仅次于

纤维素的第二大类多糖, 约占细胞壁总量的四分之一, 它一方面通过氢键与纤维素微纤丝交联, 另一方面与木质素、果胶通过共价键在细胞壁基质中交联形成网络结构来共同维持细胞壁的稳定性和完整性(Boudet 2003; Lam等2001; Thompson和Fry 2000)。半纤维素包括木葡聚糖(xyloglucan)、木聚糖(xylan)、甘露聚糖(mannans)和葡甘露聚糖

收稿 2011-06-07 修定 2011-08-01

资助 国家自然科学基金(30870142和30400022)和华中师范大学中央高校基本科研业务费(120002040249)。

致谢 澳大利亚墨尔本大学植物学系曾为博士对本文提出宝贵意见。

\* 通讯作者(E-mail: wenliangxu@yahoo.com.cn; Tel: 027-67867814)。



和CslH家族成员参与(1→3),(1→4)-β-D-葡聚糖的合成(Carpita 2011)。

作为第一个完成测序的双子叶植物, 拟南芥的基因组序列为高效识别和系统分析细胞壁多糖合成酶的基因提供了一个极其有用的工具, 而且拟南芥的次生壁中富含木聚糖。目前, 参与木聚糖合成的糖基转移酶基因主要是在拟南芥中分离出来的。生物信息学以及分子实验方面的分析已识别出许多*CesA*和*Csl*基因参与了拟南芥、水稻、大麦(*Hordeum vulgare*)和杨树(*Populus trichocarpa*)中次生细胞壁的合成(Djerbi等2004; Richmond和Somerville 2001; Sterky等1998)。除了有实验表

明AtCslD5可能参与(1→4)-β-D-木聚糖的合成外(Bernal等2007), 还没有直接证据显示GT2家族的*Csl*基因有这种作用。生物信息学的方法显示非*Csl*的基因更可能是编码木聚糖合成机器的候选基因(Mitchell等2007)。对多个木聚糖合成有缺陷的拟南芥突变体, 如*parvus* (Lee等2007b; Lao等2003)、*irx8* (Brown等2005)、*irx7/fra8* (Brown等2007; Zhong等2005)、*gux1*和*gux2* (Mortimer等2010)、*irx9*和*irx14* (Wu等2010; Lee等2010; Brown等2007)、*irx10*和*irx10-L* (Brown等2009)的分析显示相应的属于GT8、GT43、GT47等家族的GTs参与木聚糖的合成(表1)。下面分述这几类基因在参

表1 参与木聚糖生物合成的糖基转移酶

Table 1 Glycosyltransferases involved in xylan biosynthesis

基因名(基因号)	CAZy家族	主链的合成	还原末端寡糖的合成	侧链的合成	可能具有的转移酶活性	参考文献
<i>IRX9</i> (AT2g37090); <i>IRX9-L</i> (AT1g27600); <i>IRX14</i> (AT4g36890); <i>IRX14-L</i> (AT5g67230)	GT43	+	-	-	XylT	Lee等2010; Keppler和Showalter 2010; Brown等2007; Peña等2007; Zhou等2007
<i>PtrGT43A</i> (JF518934); <i>PtrGT43B</i> (JF518935); <i>PtrGT43E</i> (JF518938); <i>PtrGT43C</i> (JF518936); <i>PtrGT43D</i> (JF518937)	GT43	+	-	-	-	Lee等2011
<i>PoGT43B</i> (EF501825)	GT43	+	-	-	NT	Zhou等2007
<i>IRX10/GUT2</i> (AT1g27440); <i>IRX10-L/GUT1</i> (AT5g61840)	GT47	+	-	-	XylT	Wu等2009; Brown等2005
<i>IRX7/FRA8</i> (AT2g28110); <i>F8H</i> (AT5g22940)	GT47	-	+	-	XyTl/RhaT	Lee等2008; Brown等2007; Zhong等2005
<i>PoGT47C</i> (DQ899955)	GT47	-	+	-	NT	Lee等2009a
<i>GUX1/PGSIP1</i> (AT3g18660); <i>GUX2/PGSIP3</i> (AT4g33330)	GT8	-	-	+	GlcAT	Mortimer等2010; Oikawa等2010
<i>IRX8</i> (AT5g54690); <i>PARVUS</i> (AT1g19300)	GT8	-	+	-	GalAT	Lee等2007b; Peña等2007; Persson等2007, 2005; Brown等2007, 2005; Zhong等2005; Lao等2003
<i>PoGT8D</i> (EF501824)	GT8	-	+	-	-	Lee等2011
<i>PtrGT8D1</i> (JGI 834622); <i>PtrGT8D2</i> (JGI569069)	GT8	NT	NT	NT	NT	Li等2011
<i>PoGT8E</i> (BI128621); <i>PoGT8F</i> (BI127969); <i>PdGATL1.1</i> (GQ464114); <i>PdGATL1.2</i> (GQ464115)	GT8	NT	+	NT	NT	Lee等2009b, 2007b; Kong等2009
<i>Qua1</i> (AT3g25140)	GT8	+	NT	NT	NT	Orfila等2005
<i>IRX15</i> (AT3g50220); <i>IRX15-L</i> (AT5g67210)		+	-	-	NT	Brown等2011; Jensen等2011

+: 表示起作用; -: 表示不起作用; NT: 表示不确定。

与木聚糖合成中的作用。

## 2.1 GT43

在拟南芥中, GT43家族仅有4个成员, 分别为IRX9 (AT2g37090)、IRX9-L (AT1g27600)、IRX14 (AT4g36890)和IRX14-L (AT5g67230)。IRX9与IRX9-L的氨基酸序列同源性达62.4%, IRX14与IRX14-L的氨基酸序列同源性达81.1%。它们在花序茎中经历次生壁加厚的维管束间纤维或木质部特异表达。这4个成员均属于II型跨膜蛋白, 定位于高尔基体, 都参与GX主链的延伸(Lee等2010; Peña等2007; Zhou等2007)。

IRX9的2个T-DNA插入突变体*irx9-1* (Salk\_058238)和*irx9-2* (Salk\_057033)都显示植株矮小的表型, 而*irx9-1*、*irx14*和*irx14-l*单突变体外观均无明显变化, 但*irx9irx9-1*、*irx14irx14-l*双突变纯合体显示植株更矮小和生长更缓慢的显著表型; 双突变体杂合体[对*irx9*是纯合体、对*irx9-1*是杂合体的*irx9irx9-1* (+/-), 对*irx14*是纯合体、对*irx14-l*是杂合体的*irx14irx14-l* (+/-)]显示出中间表型(Lee等2010; Keppler和Showalter 2010; Wu等2010)。*irx9*、*irx14*单突变体和双突变体中由于次生壁变薄导致茎强度减弱, 木质部导管不规则与萎缩, 维管束间纤维和木质部的细胞壁直径也显著变小。*irx9*、*irx14*、*irx9-1*和*irx14-l*单突变体与*irx9irx9-1*、*irx14irx14-l*、*irx9irx14*双突变体中花序茎细胞壁中的木糖含量均低于野生型, 且双突变体比单突变体下降更明显, 其中*irx9irx14*双突变体中木糖含量最低(Lee等2010; Wu等2010; Brown等2007; Bauer等2006), 可见突变体表型的严重性与茎中木糖含量高度相关。

*irx9*和*irx14*单突变体及*irx9irx9-1* (+/-)、*irx9-irx14*、*irx9-lirx14*双突变体中, GX主链长度变短, 而且双突变体中 $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4-木聚糖骨架的聚合受到了影响, *irx9*和*irx14*单突变体中木糖转移酶的活性也大幅度下降。*irx14irx14-l*双突变体中LM10 (抗木聚糖的单克隆抗体)信号急剧下降, *irx9irx9-1*双突变体木质部信号几乎完全缺失(Lee等2010; Wu等2010; Lee等2007a; Bauer等2006)。*IRX9-L*和*IRX9*过量表达均能回补*irx9*突变体的部分木糖含量以

及缺失的GlcUA结构, *IRX14-L*和*IRX14*过量表达能回补*irx14*, 但*IRX9*不能回补*irx14*突变体, *IRX14*也不能回补*irx9*突变体(Lee等2010; Wu等2010)。

上述研究结果表明IRX9和IRX14是2个功能非冗余的GT43家族成员。IRX9和IRX9-L是一对功能同系物, 而IRX14和IRX14-L是另一对功能同系物。IRX9和IRX14比IRX9-L和IRX14-L起着更重要的作用, 而且IRX9和IRX14在合成GX主链中不具有功能冗余性。

目前, Zhou等(2007)识别了白杨中的一个属于GT43家族的PoGT43B, 与拟南芥IRX9 (AT2g37090)的氨基酸序列同源性达75%, 在*irx9*突变体中过量表达*PoGT43B*能够回补突变体的缺陷, 表明PoGT43B与IRX9具有相似功能, 参与了木材形成过程中GX的合成。

## 2.2 GT47

目前的研究结果表明, GT47A家族I亚家族的FRA8 (IRX7)、F8H和杨树中的PoGT47C参与了半纤维素中木聚糖还原末端结构的合成, 而IRX10和IRX10-L参与了GX主链的延伸, 且对正常的次生壁加厚都是必要的。

FRA8 (IRX7, AT2g28110)与烟草(*Nicotiana tabacum*)中参与果胶合成的 $\beta$ -葡糖醛酸转移酶( $\beta$ -glucuronyltransferases, NpGUT1)的氨基酸序列具有高度的同源性(Sterling等2006)。*FRA8*在发育的维管和纤维细胞中特异表达, 定位于高尔基体上, 其突变体中木聚糖的合成有缺陷, 纤维细胞壁加厚明显减弱, 茎断裂强度降低; 木聚糖和纤维素含量显著下降, 而木葡聚糖和果胶含量无明显变化。与野生型相比, *fra8*突变体仅含有4-O-甲基化的葡糖醛酸, 而缺失了非甲基化葡糖醛酸, 也没有末端四糖序列, 表明FRA8参与了次生壁形成过程中GX结构中还原末端四糖序列的合成(Brown等2007; Zhong等2005)。与FRA8在参与GX中还原末端四糖序列的合成中行使相同功能的F8H (AT5g22940), 在含有大量GX的木质部次生壁细胞中特异表达(Lee等2008), 也定位于高尔基体上。*f8h*单突变体中细胞壁没有任何缺陷, *F8H*过量表达可完全回补*fra8*突变体的表型。*f8h/fra8*双突变

体中木糖含量更低,更严重的维管降解,植株生长极其延缓。双突变体杂合体[对*fra8*是纯合体、对*f8h*是杂合体的*fra8f8h* (+/-)]显示出中间表型。*fra8*单突变体,*fra8f8h* (+/-)和*fra8f8h*双突变体中LM10信号强烈下降或消失,*fra8f8h*双突变体中 $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4-木聚糖骨架的聚合度下降(Lee等2010, 2009a)。

Brown等基于与次生壁标记基因*IRX3*的共表达分析识别了*IRX10* (AT1g27440),其突变体*irx10*的花序茎中木糖含量下降,木质部呈现一定程度的不规则而导致次生细胞壁缺失(Brown等2005; Jones等2001)。*IRX10-L* (AT5g61840)与*IRX10* (AT1g27440)的氨基酸序列同源性达86%。尽管*irx10-l* (GABI179G11)与*irx10*单突变体一样均无明显表型,但*irx10irx10-l*双突变体植株显示明显的表型:植株极其矮小、生长非常缓慢、叶色浓绿、花粉完全败育。这些生长特性与*irx7* (*fra8*)以及其他木聚糖缺陷突变体如*irx8*、*irx9*和*parvus*相似(Brown等2007; Peña等2007; Persson等2007)。此外,*irx10*与*irx10-l*产生的双突变体也存在明显的剂量效应。*IRX10-L*与*IRX10*的过量表达均能够回补*irx10irx10-l*双突变体缺失的表型(Wu等2009),表明*IRX10-L*与*IRX10*存在功能冗余,且*IRX10*要比*IRX10-L*发挥更重要的作用。

*irx10irx10-l*双突变体次生壁细胞中木聚糖含量(只有野生型的35%)比*irx10*、*irx10-l*单突变体(有野生型的90%)下降更多,其 $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4-木糖转移酶活性明显下降,木质部和维管束间的纤维中LM10信号几乎完全缺失,但*irx10irx10-l*双突变体中依然存在木聚糖还原末端序列(Wu等2009),表明*IRX10*和*IRX10-L*在木聚糖主链的延伸过程中行使重要的功能。

近来的研究表明杨树*PoGT47C*基因在木材GX的合成中行使重要的功能。其基因沉默导致杨树木材的次生壁加厚显著降低、维管解聚、GX含量下降、GX的还原末端序列数量明显减少。在拟南芥*fra8*突变体中过量表达*PoGT47C*能够回补*fra8*的表型(Lee等2009a; Zhou等2006)。

### 2.3 GT8

目前已知的参与植物木聚糖合成的GT8家族

成员包括:拟南芥中的*IRX8*、*PARVUS*、*QUA1*、*GUX1*和*GUX2*以及杨树中的*PoGT8D*、*PoGT8E*、*PoGT8F*、*PdGATL1.1*和*PdGATL1.2*。

*IRX8* (AT5g54690)在具有次生壁沉积的根、茎和角果中高表达。其突变体显示出生长迟缓,植株矮小,叶片、角果和花小,根和茎的木质部维管明显破碎,木质部壁强度下降等表型。另外,*irx8*突变体发育的茎中含有比野生型多约50%的木质部细胞,但细胞明显变小;环绕木质部维管的细胞壁显示出类似于*irx1*、*irx3*和*irx5*突变体中严重的次生壁加厚减弱(Turner和Somerville 1997)。*irx8*突变体的根和茎中,细胞壁的木糖、纤维素、甲基化的homogalacturonan (HG)、木聚糖和木葡聚糖含量均下降,4-GalAp和3,4-GalAp的水平也下降,而N-末端GalAp结构增加,表明*irx8*突变体GX还原末端四糖序列发生改变。*irx8*突变体中木聚糖侧链上的非甲基化的葡糖醛酸缺失,*irx8*突变体中LM10和LM11信号均下降,且LM10比LM11信号下降更明显(Persson等2007; Peña等2007)。

AT1g19300属于GT8家族成员,先前被命名为*PARVUS/GLZ1/GATL1*,参与了果胶的合成。随后有研究显示,*PARVUS*在经历次生壁加厚的纤维和木质部细胞中高表达,其突变体显示出莲座叶较小,叶色浓绿,植株矮小,花粉大多败育,易倒伏,茎的强度明显减弱,维管束间纤维、维管和木纤维的细胞壁加厚显著下降等显著表型(Lee等2007b; Brown等2007, 2005; Zhong等2005; Persson等2005)。*parvus*突变体茎中木糖和葡萄糖含量均下降,GX侧链上的非甲基化的GlcA残基链缺失, Lee等(2007b)进一步发现:*parvus*突变体中GX还原末端的四糖序列缺失,表明*PARVUS*基因参与了GX还原末端四糖序列的合成,与木聚糖缺陷突变体*fra8*、*irx8*和*irx9*一样,*parvus*突变体中木糖转移酶(xylosyltransferase)和葡糖醛酸转移酶(glucuronyltransferase)的活性没有受到影响。

Bouton等(2002)通过筛选拟南芥T-DNA突变体文库识别出编码HG- $\alpha$ -1 $\rightarrow$ 4-D-葡糖醛酸转移酶的*QUA1*基因(AT3g25140),其启动子插入突变体表现为植株矮小、茎倒伏、细胞强度减弱。*qual-1*

突变体茎中HG- $\alpha$ -1 $\rightarrow$ 4-D-葡糖醛酸转移酶的活性急剧下降,  $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4-D-木聚糖合成酶的活性下降约40%。表明QUA1通过影响 $\alpha$ -1 $\rightarrow$ 4-D-葡糖醛酸转移酶和 $\beta$ -1 $\rightarrow$ 4-D-木聚糖合成酶的活性参与果胶和半纤维素的合成过程(Orfila等2005)。

*PoGT8E*和*PoGT8F*在杨树木材形成的维管和纤维中特异表达。将*PoGT8E*和*PoGT8F*分别在拟南芥*parvus*突变体中过量表达均能使突变体中GX含量和还原末端四糖结构恢复到正常水平, 暗示*PoGT8E*和*PoGT8F*参与了杨树木材形成过程中GX的合成(Lee等2009b)。杨树基因*PdGATL1.1*和*PdGATL1.2*与拟南芥*PARVUS/AtGATL1*氨基酸序列同源性分别达82%和81%。将这两个基因在拟南芥*parvus*突变体中过量表达, 能够回补突变体表型, 表明这两个基因与拟南芥*PARVUS/AtGATL1*基因在GX合成中具有相似的生物学功能(Kong等2009; Lee等2007b)。

*GUX1* (AT3g18660)和*GUX2* (AT4g33330)与已知的参与木聚糖合成的基因共表达, 定位于高尔基体上。不论是单突变体还是双突变体, 维管束发育和细胞壁形态都未见变化, 但*gux1*突变体木聚糖侧链上只含有70%甲基化的葡萄糖醛酸, *gux2*突变体只含有20%甲基化的葡萄糖醛酸(与野生型相比), *gux1gux2*双突变体中几乎检测不到甲基化的葡萄糖醛酸, 尽管侧链减少了, 但木聚糖主链的数量没有变化, 包括木糖在内的中性糖数量也没有显著变化, 而*gux1gux2*双突变体中葡萄糖醛酸含量显著下降, LM10和LM11的信号在单突变体中没有减弱, 反而在双突变体中信号变强。 *gux1gux2*双突变体中几乎检测不到带葡萄糖醛酸和甲基化的葡萄糖醛酸的寡糖, 表明GUX1和GUX2参与木聚糖几乎所有侧链的合成。从*gux1gux2*双突变体中更容易提取木聚糖, 只需要很少的酶就可以完全水解木聚糖, 而且酶解双突变体的木聚糖能够释放多野生型2倍的木糖(Mortimer等2010; Oikawa等2010), 说明减少侧链可以提高木质纤维素可醇解糖的释放, 通过改变木聚糖结构能够产生合适的生物燃料作物。

此外, 最新的研究显示两个非糖基转移酶基

因也参与了木聚糖合成。拟南芥基因组中两个高度同源的基因*IRX15* (AT3g50220)和*IRX15-L* (AT5g67210)与次生壁形成的标记基因共表达, 它们都含有一个未知功能结构域579 (domain of unknown function 579, DUF579)。这两个基因的单突变体未显示明显的次生壁缺陷表型, 但双突变体茎中木质部导管细胞显示中度萎缩, 花序茎也短些和脆些。*irx15*突变体中木糖含量减少, *irx15-l*突变体中木糖含量没有变化, *irx15irx15-l*双突变体中木糖含量急剧下降; *irx15*次生壁中木聚糖含量减少, *irx15-l*木聚糖含量没有变化, *irx15irx15-l*木聚糖含量显著下降。双突变体中木聚糖只含有甲基化的葡萄糖醛酸侧链, 但侧链频率没有改变。双突变体中木聚糖链长短些, 但木糖转移酶活性却没有显著下降, 含有正常水平的的还原末端寡糖序列, 而且酶解细胞壁释放的单糖数量更多, 效率更高。因此, 虽然*irx15irx15-l*显示缺失木聚糖的表型, 但显然以一种不同的方式参与木聚糖合成而代表了一类新的木聚糖合成必需基因, 这也是第一例非糖基转移酶基因参与木聚糖合成(Brown等2011; Jensen等2011)。

### 3 木聚糖的合成机制

生物利用不同的机制来合成复杂的多糖。从核苷糖直接转移单糖来装配多糖, 或者单糖自身首先被转移到一个脂质中间体, 寡糖然后装配在脂质中间体上, 再转移到延伸的多糖链上。多糖链的延伸可通过添加单糖到糖链的末端非还原端或还原端。关于木聚糖的合成机制, York和O'Neil提出了两种模型: 一种模型认为通过将木糖残基加到还原端使主链延伸, 当新生的木聚糖链转移到还原末端序列时链延伸就终止了; 另外一种模型认为还原末端序列作为木聚糖延伸的“引物”, 依次添加木糖到这个序列上使木聚糖链延伸。其中IRX9、IRX14等蛋白参与链延伸, FRA8、IRX8、PARVUS等蛋白参与还原末端序列的合成, IRX9、IRX14和一个或多个CAZy外的蛋白(如IRX15)可能都是木糖转移酶, 组合在一起形成一个木聚糖合酶复合体, 这个复合体中的每一个蛋白催化木聚糖主链延伸的不同步骤(Lee等2011, 2010; Li等

2011; Faik 2010; Wu等2010; Zeng等2010; York和O'Neil 2008; Peña等2007)。

#### 4 结语

对上述木聚糖合成有缺陷的突变体的分析表明IRX9、IRX10和IRX14主要参与主链的延伸, FRA8 (IRX7)、IRX8和PARVUS主要参与还原末端序列的合成, GUX1和GUX2主要参与侧链合成。但到目前为止, 还没有直接的实验证据显示其中的某个基因编码一个具有功能的糖基转移酶来催化木聚糖合成中具体的一个反应。最新的研究显示非糖基转移酶类基因如IRX15和IRX15-L也参与了木聚糖主链的合成(Brown等2011; Jensen等2011), 还需要更多的基因来合成木聚糖主链吗? 到目前为止, 还没有一个酶明确地显示具有木聚糖合成酶活性, 也还没有在生化上鉴定木聚糖合成酶。关于木聚糖主链合成的方向也不清楚。木聚糖在许多植物中有一个还原末端序列, 可能作为合成的引物或终止序列, 但到底起何种作用还需要实验证据。在拟南芥中, 沿着木聚糖主链, 侧链每隔7个木糖残基而存在(Brown等2007)。尽管MALDI (matrix assisted laser desorption ionization) 分析显示侧链没有成簇, 还没有直接的信息阐明这些侧链的分布或者葡萄糖醛酸和甲基化葡萄糖醛酸侧链显示特异的分布。尽管GUX1和GUX2几乎可以合成所有的侧链, 但是否还有其他酶类参与, 这些侧链到底还有哪些作用也有待阐明。此外, 木聚糖主链、还原末端序列和侧链合成之间的相互关系以及它们是如何被调节的也有待深入研究。

拟南芥木聚糖的结构与许多裸子植物和被子植物的相似, Lee等(2011, 2009a)最新的研究显示, PtrGT47C和PtrGT8E/8F分别与拟南芥中的FRA8和PARVUS功能相似, 都参与木聚糖还原末端序列的合成, PtrGT43A/B/E和PtrGT43C/D分别与拟南芥IRX9和IRX14功能类似, 都参与木聚糖主链的延伸。这些结果显示木聚糖合成的生化机制在拟南芥和杨树中是非常保守的。一个有趣的问题就是其他的植物是否也利用类似的机制来合成木聚糖。我们利用这些基因产物的保守序列在棉纤维

的EST库中也找到了同源基因, 绝大多数基因在棉纤维次生壁加厚阶段高表达(未发表)。随着新技术的产生, 对这些基因更深入的生化分析将为阐明木聚糖合成的分子机制以及提高生物质利用效率提供重要理论依据。

#### 参考文献

- Bauer S, Vasu P, Persson S, Mort AJ, Somerville CR (2006). Development and application of a suite of polysaccharide-degrading enzymes for analysing plant cell walls. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 11417~11422
- Bernal AJ, Jensen JK, Harholt J, Sorensen S, Moller I, Blaukopf C, Johansen B, Lotto R, Pauly M, Scheller HV (2007). Disruption of *ATCSLD5* results in reduced growth, reduced xylan and homogalacturonan synthase activity and altered xylan occurrence in *Arabidopsis*. *Plant J*, 52: 791~802
- Boudet AM (2003). Towards an understanding of the supramolecular organization of the lignified wall. In: Rose JKC (ed). *The Plant Cell Wall*. Victoria: Blackwell Publishing CRC Press, 155~182
- Bouton S, Leboeuf E, Mouille G, Leydecker MT, Talbotec J, Granier F, Lahaye M, Höfte H, Truong HN (2002). *QUASIMODO1* encodes a putative membrane-bound glycosyltransferase required for normal pectin synthesis and cell adhesion in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14: 2577~2590
- Brown D, Wightman R, Zhang Z, Gomez LD, Atanassov I, Bukowski JP, Tryfona T, McQueen-Mason SJ, Dupree P, Turner SR (2011). *Arabidopsis* genes *IRREGULAR XYLEM (IRX15)* and *IRX15L* encode DUF579-containing proteins that are essential for normal xylan deposition in the secondary cell wall. *Plant J*, doi: 10.1111/j.1365-3113X.2011.04501.x
- Brown DM, Goubet F, Wong VW, Goodacre R, Stephens E, Dupree P, Turner SR (2007). Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis. *Plant J*, 52: 1154~1168
- Brown DM, Zeef LA, Ellis J, Goodacre R, Turner SR (2005). Identification of novel genes in *Arabidopsis* involved in secondary cell wall formation using expression profiling and reverse genetics. *Plant Cell*, 17: 2281~2295
- Brown DM, Zhang Z, Stephens E, Dupree P, Turner SR (2009). Characterization of IRX10 and IRX10-like reveals an essential role in glucuronoxylan biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 57: 732~746
- Carpita NC (2011). Update on mechanisms of plant cell wall biosynthesis: how plants make cellulose and other (1→4)-β-D-glycans. *Plant Physiol*, 155: 171~184
- Djerbi S, Aspeborg H, Nilsson P, Sundberg B, Mellerowicz EJ, Blomqvist K, Teeri TT (2004). Identification and expression analysis of genes encoding putative cellulose synthases (CesA) in the hybrid aspen, *Populus tremula* (L.) × *P. tremuloides* (Michx.). *Cellulose*, 11: 301~312
- Doblin MS, Pettolino F, Bacic A (2010). Plant cell walls: the skeleton of the plant world. *Funct Plant Biol*, 37: 357~381
- Faik A (2010). Xylan biosynthesis: news from the grass. *Plant Physi-*

- ol, 153 (2): 396–402
- Jensen JK, Kim H, Cocuron JC, Orlor R, Ralph J, Wilkerson CG (2011). The DUF579 domain containing proteins IRX15 and IRX15-L affect xylan synthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, doi: 10.1111/j.1365-3113X.2010.04475.x
- Johansson MH, Samuelson O (1977). Reducing end groups in birch xylan and their alkaline degradation. *Wood Sci Technol*, 11: 251–263
- Jones L, Ennos AR, Turner SR (2001). Cloning and characterization of *irregular xylem4 (irx4)*: a severely lignin-deficient mutant of *Arabidopsis*. *Plant J*, 26: 205–216
- Kepler BD, Showalter AM (2010). IRX14 and IRX14-LIKE, two glycosyltransferases involved in glucuronoxylan biosynthesis and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 3: 834–841
- Kong YZ, Zhou GK, Avcı U, Gu XG, Jones C, Yin YB, Xu Y, Hahn MG (2009). Two poplar glycosyltransferase genes, *PdGATL1.1* and *PdGATL1.2*, are functional orthologs to *PARVUS/AtGATL1* in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 2: 1040–1050
- Lam TBT, Kadota K, Iiyama K (2001). Bonding of hydroxycinnamic acids to lignin: ferulic and *p*-coumaric acids are predominantly linked at the benzyl position of lignin, not the  $\beta$ -position, in grass cell walls. *Phytochemistry*, 57: 987–992
- Lao NT, Long D, Kiang S, Coupland G, Shoue DA, Carpita NC, Kavanagh TA (2003). Mutation of a family 8 glycosyltransferase gene alters cell wall carbohydrate composition and causes a humidity sensitive semi-sterile dwarf phenotype in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 53: 687–701
- Lee C, O'Neill MA, Tsumuraya Y, Darvill AG, Ye ZH (2007a). The *irregular xylem9* mutant is deficient in xylan xylosyltransferase activity. *Plant Cell Physiol*, 48: 1624–1634
- Lee C, Teng Q, Huang W, Zhong R, Ye ZH (2008). The F8H glycosyltransferase is a functional paralog of FRA8 involved in glucuronoxylan biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 50: 812–827
- Lee C, Teng Q, Huang W, Zhong R, Ye ZH (2009a). Down-regulation of *PoGT47C* expression in poplar results in a reduced glucuronoxylan content and an increased wood digestibility by cellulase. *Plant Cell Physiol*, 50: 1075–1089
- Lee C, Teng Q, Huang W, Zhong R, Ye ZH (2009b). The poplar GT8E and GT8F glycosyltransferases are functional orthologs of *Arabidopsis* PARVUS involved in glucuronoxylan biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 50: 1982–1987
- Lee C, Teng Q, Huang W, Zhong R, Ye ZH (2010). The *Arabidopsis* family GT43 glycosyltransferases form two functionally non-redundant groups essential for the elongation of glucuronoxylan backbone. *Plant Physiol*, 153: 526–541
- Lee C, Teng Q, Zhong R, Ye ZH (2011). Molecular dissection of xylan biosynthesis during wood formation in poplar. *Mol Plant*, 4 (4): 730–747
- Lee C, Zhong R, Richardson EA, Himmelsbach DS, McPhail BT, Ye ZH (2007b). The *PARVUS* gene is expressed in cells undergoing secondary wall thickening and is essential for glucuronoxylan biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 48: 1659–1672
- Li Q, Min D, Wang J, Peng Y, Peszlen I, Horvath L, Orvath B, Nishimura Y, Jamee H, Chang HM et al (2011). Down-regulation of glycosyltransferase 8D genes in *Populus trichocarpa* caused reduced mechanical strength and xylan content in wood. *Tree Physiol*, 31: 226–236
- Liepmann AH, Wightman R, Geshi N, Turner SR, Scheller HV (2010). *Arabidopsis*—a powerful model system for plant cell wall research. *Plant J*, 61: 1107–1121
- Mitchell RAC, Dupree P, Shewry PR (2007). A novel bioinformatics approach identifies candidate genes for the synthesis and feruloylation of arabinoxylan. *Plant Physiol*, 144: 43–53
- Mortimer JC, Miles GP, Brown DM, Zhang Z, Segura MP, Weimar T, Yu X, Seffen KA, Stephens E, Turner SR et al (2010). Absence of branches from xylan in *Arabidopsis gux* mutants reveals potential for simplification of lignocellulosic biomass. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 17409–17414
- Oikawa A, Joshi HJ, Rennie EA, Ebert B, Manisseri C, Heazlewood JL, Scheller HV (2010). An integrative approach to the identification of *Arabidopsis* and rice genes involved in xylan and secondary wall development. *PLoS ONE*, 5: e15481. doi: 10.1371/journal.pone.0015481
- Orfila C, Sørensen SO, Harholt J, Geshi N, Crombie H, Truong HN, Reid JS, Knox JP, Scheller HV (2005). *QUASIMODO1* is expressed in vascular tissue of *Arabidopsis thaliana* inflorescence stems, and affects homogalacturonan and xylan biosynthesis. *Planta*, 222: 613–622
- Peña MJ, Zhong R, Zhou GK, Richardson EA, O'Neill MA, Darvill AG, York WS, Ye ZH (2007). *Arabidopsis irregular xylem8* and *irregular xylem9*: implications for the complexity of glucuronoxylan biosynthesis. *Plant Cell*, 19: 549–563
- Persson S, Caffall KH, Freshour G, Hilley MT, Bauer S, Poindexter P, Hahn MG, Mohnen D, Somerville C (2007). The *Arabidopsis irregular xylem8* mutant is deficient in glucuronoxylan and homogalacturonan, which are essential for secondary cell wall integrity. *Plant Cell*, 19: 237–255
- Persson S, Wei H, Milne J, Page GP, Somerville CR (2005). Identification of genes required for cellulose synthesis by regression analysis of public microarray data sets. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 8633–8638
- Richmond TA, Somerville CR (2001). Integrative approaches to determining Csl function. *Plant Mol Biol*, 47: 131–143
- Sado PE, Tessier D, Vasseur M, Elmorjani K, Guillon F, Saulnier L (2009). Integrating genes and phenotype: a wheat-*Arabidopsis*-rice glycosyltransferase database for candidate gene analyses. *Funct Integr Genomics*, 9: 43–58
- Scheller HV, Uvskov P (2010). Hemicelluloses. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 263–289
- Sterky F, Regan S, Karlsson J, Hertzberg M, Rohde A, Holmberg A, Amini B, Bhalerao R, Larsson M, Villarreal R (1998). Gene discovery in the wood-forming tissues of poplar: analysis of 5 692 expressed sequence tags. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 13330–13335
- Sterling JD, Atmodjo MA, Inwood SE, Kumar KVS, Quigley HF, Hahn MG, Mohnen D (2006). Functional identification of an *Arabidopsis* pectin biosynthetic homogalacturonan galacturono-



- yltransferase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 5236~5241
- Thompson JE, Fry SC (2000). Evidence for a covalent linkage between xyloglucan and pectins in suspension-cultured rose cells. *Planta*, 211: 275~286
- Turner SR, Somerville CR (1997). Collapsed xylem phenotype of *Arabidopsis* identifies mutants deficient in cellulose deposition in the secondary cell wall. *Plant Cell*, 9: 689~701
- Wu AM, Hörnblad E, Voxeur A, Gerber L, Rihouey C, Lerouge P, Marchant A (2010). Analysis of the *Arabidopsis* *IRX9/IRX9-L* and *IRX14/IRX14-L* pairs of glycosyltransferase genes reveals critical contributions to biosynthesis of the hemicellulose glucuronoxylan. *Plant Physiol*, 153: 542~554
- Wu AM, Rihouey C, Seveno M, Hörnblad E, Singh SK, Matsunaga T, Ishii T, Lerouge P, Marchant A (2009). The *Arabidopsis* *IRX10* and *IRX10*-like glycosyltransferases are critical for glucuronoxylan biosynthesis during secondary cell wall formation. *Plant J*, 57: 718~731
- York WS, O'Neill MA (2008). Biochemical control of xylan biosynthesis—which end is up? *Curr Opin Plant Biol*, 11: 258~265
- Zeng W, Jiang N, Nadella R, Killen TL, Nadella V, Faik A (2010). A glucurono(arabino)xylan synthase complex from wheat contains members of the GT43, GT47, and GT75 families and functions cooperatively. *Plant Physiol*, 154: 78~97
- Zhong RQ, Peña MJ, Zhou GK, Nairn CJ, Wood-Jones A, Richardson EA, Morrison WH, Darvill AG, York WS, Ye ZH (2005). *Arabidopsis Fragile Fiber8*, which encodes a putative glucuronyltransferase, is essential for normal secondary wall synthesis. *Plant Cell*, 17: 3390~3408
- Zhou GK, Zhong RQ, Richardson EA, Himmelsbach DS, McPhail BT, Ye ZH (2007). Molecular characterization of PoGT8D and PoGT43B, two secondary wall-associated glycosyltransferases in poplar. *Plant Cell Physiol*, 48: 689~699
- Zhou GK, Zhong RQ, Richardson EA, Morrison WH, Nairn CJ, Wood-Jones A, Ye ZH (2006). The poplar glycosyltransferase GT47C is functionally conserved with *Arabidopsis Fragile Fiber8*. *Plant Cell Physiol*, 47: 1229~1240