

# 毛竹纤维素合成酶基因 *PeCesA* 的克隆及组织表达谱分析

张智俊<sup>1,\*</sup>, 杨 洋<sup>1,2</sup>, 何沙娥<sup>1</sup>, 罗淑萍<sup>2,\*</sup>, 刘志伟<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>亚热带森林培育国家重点实验室培育基地, 浙江农林大学, 浙江临安 311300; <sup>2</sup>新疆农业大学农学院, 乌鲁木齐 830052)

**摘 要:** 根据物种间同源基因设计引物, 对构建好的毛竹笋全长 cDNA 文库进行大规模 PCR 筛选, 成功分离出了毛竹纤维素合成酶基因 *PeCesA* 的 cDNA 序列, 全长共 3 545 bp (GenBank 登录号 FJ799713)。该序列包含 3 243 bp 的开放阅读框 (ORF), 编码 1 081 个氨基酸。通过核酸序列比对发现, 该序列与绿竹、水稻、玉米、小麦和大麦的纤维素合成酶基因同源性极高 (> 90%)。蛋白序列比对分析发现: *PeCesA* 蛋白含有植物纤维素合成酶特有的保守区、可变区、N 端 Zn 指结构域以及 8 个跨膜区; 系统发育分析表明 *PeCesA* 与绿竹 *BoCesA4*、水稻 *OsCesA4*、玉米 *ZmCesA4* 属于同一进化分支。运用实时定量 PCR 法分析 *PeCesA* 基因的组织表达特异性发现, *PeCesA* 在毛竹根部的表达量最高, 茎部其次, 叶中较少; 在竹笋基部的表达量远远高于竹笋上部。随着 *PeCesA* 基因表达量的增高, 组织中的纤维素含量亦相应增高。推测 *PeCesA* 参与了毛竹次生细胞壁中纤维素的生物合成。

**关键词:** 毛竹; 笋; 纤维素合成酶基因; cDNA 文库; 组织表达

**中图分类号:** S 644.2

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2010) 09-1485-08

## Cloning and Expression Characterization of the Cellulose Synthase Gene (*PeCesA*) from Moso Bamboo (*Phyllostachys edulis*) Shoot

ZHANG Zhi-jun<sup>1,\*</sup>, YANG Yang<sup>1,2</sup>, HE Sha-e<sup>1</sup>, LUO Shu-ping<sup>2,\*</sup>, and LIU Zhi-wei<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>State Key Laboratory Cultivation Base of Subtropical Silviculture, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300, China; <sup>2</sup>Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China)

**Abstract:** The cellulose synthase gene (*CesA*) plays a key role in regulating cellulose biosynthesis. A 3 545 bp cDNA clone encoding *PeCesA* (GenBank accession No. FJ799713) was isolated from the full-length cDNA library of the shoot of Moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) by PCR screen. The cDNA had an 3 243 bp open reading frame (ORF) which would be capable to encode 1 081 amino acid residues. Multiple alignment analyses showed that the *PeCesA* shared high similarity (over 90%) with the *CesA* genes from *Bambusa oldhamii*, *Oryza sativa*, *Triticum aestivum* and *Hordeum vulgare*. And the deduced amino acid sequence of *PeCesA* contained highly conserved two Zinc-binding domains, eight transmembrane domains and one QVLRW motif, which were special characteristics among the cellulose

收稿日期: 2010-04-14; 修回日期: 2010-07-05

基金项目: 浙江省自然科学基金项目 (Y3074690); 浙江农林大学人才启动基金项目; 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地开放基金项目

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: csfuzzj@yahoo.com.cn; luoshuping2008@163.com)

synthase of plant. Phylogenetic analysis showed that *PeCesA* was clustered in the group that included *CesA4s* from *Bambusa oldhamii*, *Oryza sativa* and *Zea mays* respectively. The expression profile of *PeCesA* was analyzed by quantitative Real Time PCR. The results showed that the expression of *PeCesA* in the top of the bamboo shoots was extremely low, but it was high in the base of shoot. And it was relatively lower in the leaves compared to the roots and stems. The results of determination of cellulose content showed there was correlation between the expression of *PeCesA* and the cellulose content in different organisms. It suggested that *PeCesA* involved in cellulose synthesis in second cell wall Moso bamboo shoots.

**Key words :** *Phyllostachys edulis* ; bamboo shoot ; cellulose synthase gene ; cDNA library ; tissue expression characterization

毛竹 (*Phyllostachys edulis*) 是我国种植面积最大的经济竹种, 主要为笋用和材用两方面。竹纤维作为一种新型原材料已广泛应用于建材、纺织、生物质能源等领域; 而竹笋是传统的森林蔬菜之一, 以其特有的粗纤维、丰富的营养、无污染的生长环境等被公认为是理想的绿色食品(胡春水等, 1999)。但竹笋质地容易老化, 因而贮运困难, 加工期短, 严重影响竹笋的经济效益。竹笋质地老化的生理过程主要表现为纤维素含量大为增加, 次生细胞壁加厚, 同时伴随着木质素的合成与沉积(Itoh, 1990), 所以细胞壁中纤维素的合成与竹笋质地密切相关。

近年来, 一些模式植物纤维素合成的分子生物学研究取得了良好进展(Taylor, 2008; Sandhu et al., 2009)。纤维素合成酶基因 (cellulose synthase subunit A, *CesA*) 最早在木醋杆菌中发现(Saxena et al., 1990; Wong et al., 1990); Pear 等(1996)在棉花中首先克隆了植物纤维素合成酶基因 *GhCesA1* 与 *GhCesA2*。此后从拟南芥、玉米、水稻、杨树等更多的植物中分离出 *CesA* 基因(Taylor et al., 1999; Holland et al., 2000; Tanaka et al., 2003; Djerbi et al., 2005)。研究表明, *CesA* 基因在转录水平上对纤维素合成的调控, 对植物细胞壁发育起到了重要作用(Tanaka et al., 2003; Desprez et al., 2007; Taylor, 2008)。为挖掘毛竹纤维素相关优质基因资源, 作者以构建好的毛竹笋全长 cDNA 文库为材料, 进行大规模 PCR 筛选, 得到毛竹纤维素合成酶基因; 再通过荧光定量 PCR 技术分析基因的组织表达特异性, 以进一步探讨 *CesA* 基因的表达模式与组织中纤维素含量的关系, 为初步阐明竹纤维素生物合成的分子机理提供佐证。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

毛竹笋全长 cDNA 文库由本课题组构建。

20 ~ 30 cm 高的毛竹笋采自浙江临安人工毛竹林; 15 ~ 20 cm 毛竹幼苗来源于浙江农林大学温室大棚。取竹笋的上部与基部以及幼苗的根、茎、叶, 各两份。一份用液氮速冻并保存于 -70℃, 用于总 RNA 提取。另一份于 60℃ 烘箱中烘干, 用于纤维素含量测定。

### 1.2 毛竹纤维素合成酶基因 cDNA 序列的克隆

按胡迎春等(1996)建立的方法将 cDNA 文库重组子进行矩阵排列, 保存于 96 孔板。根据植物 *CesA* 基因保守序列设计两对引物 P01 和 P02(表 1), 以文库矩阵中的菌液为模板进行 PCR 筛选, 获得含有毛竹 *CesA* 基因的阳性克隆。

PCR 反应体系为 25  $\mu\text{L}$ : 10  $\times$  Buffer 2.5  $\mu\text{L}$ ,  $\text{MgCl}_2$  (25  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 3.0  $\mu\text{L}$ , dNTP Mixture (各 10  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 0.5  $\mu\text{L}$ , 上下游引物(10  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ )各 0.5  $\mu\text{L}$ , 模板 3.0  $\mu\text{L}$ , *Taq* DNA 聚合酶(5  $\text{U} \cdot \mu\text{L}^{-1}$ ) 0.5  $\mu\text{L}$ , 无菌水 14.5  $\mu\text{L}$ 。反应程序: 94 预变性 5 min; 94 30 s, 55 30 s, 72 30 s, 30 个循环; 72 延伸 5 min。PCR 产物以 1%琼脂糖凝胶进行电泳检测。

两轮 PCR 筛选之后, 将所获阳性克隆送上海生工生物工程服务有限公司进行测序。

### 1.3 cDNA 序列的生物信息学分析

测序结果在 NCBI 上进行 BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST>) 同源性分析; 开放阅读框 (ORF) 的查找和翻译在 Vector NTI 9 软件上进行; 蛋白质基本性质和结构域分析在 <http://www.expasy.org> 和 <http://www.predictprotein.org> 等网站上进行。利用 ClustalX 1.81 软件分析毛竹及其它物种纤维素合成酶的氨基酸序列差异, 并通过 Mega 4.0 软件运用 Neighbor-Joining 方法构建系统进化树。

### 1.4 毛竹纤维素合成酶基因的组织表达分析

按照 Trizol Reagent 说明书 (Invitrogen, USA) 提取各样品的总 RNA。以 Oligo dT 为反转录引物, 按照 RNA PCR Kit (AMV) ver.3.0 (Takara, Japan) 说明书, 进行反转录合成 cDNA 第一链。

根据所克隆出的基因序列, 采用 Primer Express 2.0 软件 (ABI, USA) 设计目的基因和内参基因  $\beta$ -Actin (GenBank EU009452) 的定量引物 (表 1)。本试验采用 SYBR Green I 荧光实时定量 PCR 法。定量 PCR 的反应体系为 20  $\mu\text{L}$ : 2  $\times$  SYBR<sup>®</sup> Premix Ex *Taq* 10  $\mu\text{L}$  (Takara, Japan), 50  $\times$  ROX Reference Dye II 0.4  $\mu\text{L}$ , 上下游引物 (10  $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 各 0.4  $\mu\text{L}$ , cDNA 模板 4.0  $\mu\text{L}$ , ddH<sub>2</sub>O (RNase Free) 4.8  $\mu\text{L}$ 。定量反应在 7500 Real-Time PCR (ABI) 仪上进行, 反应程序: 95 30 s, 1 个循环; 95 5 s, 60 34 s, 40 个循环。反应结束后制作融解曲线, 检查是否有非特异扩增。最后使用 7500 system SDS software (ABI) 进行数据分析。

为了解毛竹组织中纤维素合成酶基因表达情况与纤维素含量的关系, 以莫尔盐法 (Починок, 1981) 测定了各个样品中的纤维素含量。

表 1 cDNA 文库筛选及 Real-Time PCR 所用引物序列  
Table 1 The sequence of primers for cDNA library screening and RT-PCR

引物名称 Primer name	序列 (5'-3') Sequence	预期产物大小/bp Predicted size of amplified product	引物用途 Primer utilization
P01 Forward	ATGGAGGGCGACGCGGAGGC	3 200	筛库引物P01, P02
P01 Reverse	CTAGCAGTTGATGCCACATG		P01 and P02 primers used to screen the
P02 Forward	CAGGTGTGCCAGATCTGCGG	3 200	cDNA library
P02 Reverse	CTAGCAGTTGATGCCACATG		
P03 Forward	TCTTTGCCTTCTGGGTGATTG	100	定量引物P03, P04
P03 Reverse	GAGGATTGCCAGACGACAA		P03 and P04 primers designed for
P04 Actin-Forward	TGAGCTTCCTGATGGGCAAG	150	Real-Time PCR
P04 Actin-Reverse	CCTGATATCCACGTCGCACTT		

## 2 结果与分析

### 2.1 阳性克隆的测序结果与序列分析

通过两轮 PCR 筛选, 仅引物 P01 得到两个阳性克隆, 并且两个克隆的测序结果完全一致。在

NCBI 网站对该 cDNA 序列进行 BLAST 同源性分析,发现其与绿竹、水稻、小麦、大麦、和玉米的 *CesA* 序列同源性极高,均在 90%以上,其中与绿竹 *BoCesA4* 序列同源性达到 97%。表明已成功分离了毛竹纤维素合成酶基因完整的 cDNA 序列,命名为 *PeCesA* (GenBank 登录号: FJ799713)。该序列全长 3 545 bp,具有一个 3 243 bp 的完整 ORF,其编码的蛋白含 1 081 个氨基酸,分子量 120 830.4 kD,等电点为 8.02。

经过 NCBI 蛋白质数据库比对,发现 *PeCesA* 蛋白的氨基酸序列与绿竹 *BoCesA4*、玉米 *ZmCesA4*, 水稻 *OsCesA4* 高度同源(图 1)。



图 1 毛竹 *PeCesA* 与其他植物纤维素合成酶氨基酸序列比较

Pe: 毛竹; Bo: 绿竹; Os: 水稻; Zm: 玉米; At: 拟南芥。黑色、粉色和蓝色分别代表 100%、75%和 50%的同源性。

CxxC 及 D, D, D, QVLRW 保守基序以红色方框标出。

Fig. 1 Alignment of *PeCesA* and others plant cellulose synthase

Pe: *Phyllostachys edulis*; Bo: *Bambusa oldhamii*; Os: *Oryza sativa*; Zm: *Zea mays*; At: *Arabidopsis thaliana*.

The conservative CxxC and D, D, D, QVLRW motifs of *CesA* protein were indicated with the red box.

Black, pink and blue shading with letters reflected 100%, 75% and 50% sequence conservation respectively.

## 2.2 毛竹纤维素合成酶的结构预测与系统进化分析

利用在线软件 (<http://www.expasy.org>) 预测的毛竹纤维素合成酶 *PeCesA* 的结构特征如图 2 所示：N-端 19 ~ 64 氨基酸间含保守的 4 个重复基序 CxxC (x-任意氨基酸, C-半胱氨酸), 该段序列可折叠形成一个 PHD 型与一个 C3HC4 型的锌指结构, 推测其功能与蛋白间的相互作用有关 (Arioli et al., 1998; Kurek et al., 2002)。在 *PeCesA* 的功能保守区 A 和 B 中, 含有 4 个保守基序：D, D, D, QVLRW (D-天冬氨酸, Q-谷氨酰胺, V-缬氨酸, L-亮氨酸, R-精氨酸, W-色氨酸), 与纤维素合酶的催化活性有关 (Li & Brown, 1993; Joshi et al., 2004)。另外, *PeCesA* 还具有 2 个高变区 (HVRI 和 HVRII) 和 8 个跨膜区。HVRII 在 *CesA* 蛋白中是直系同源的, 可分辨 *CesA* 家族的不同成员 (Vergara & Carpita, 2001; Liang & Joshi, 2004); 而跨膜区是  $\beta$ -1, 4-葡萄糖苷链穿过质膜进入细胞壁的重要通道 (Samuga & Joshi, 2004)。



图 2 毛竹纤维素合成酶 *PeCesA* 序列结构特征

Zn 代表锌指结构; 1~8 代表 8 个跨膜结构; HVRI、HVR 代表可变区 I、

A 和 B 示保守区, D, D, D, QVLRW 示保守基序。

Fig. 2 Structure characteristics of *PeCesA* protein of *Phyllostachys edulis*

Zn, Zinc-binding domain; 1-8, Eight transmembrane domains; HVRI, HVR, hypervariable regions; Subdomains A and B, highly conserved part of catalytic domain in relation to other *CesA* proteins and D, D, D, QVLRW motifs were shown above.

通过 Mega 4.0 软件作图, 对毛竹纤维素合成酶进行系统进化分析, 结果 (图 3) 显示: *PeCesA* 与绿竹 *BoCesA4* 的遗传距离最近, 其次是水稻 *OsCesA4*, 玉米 *ZmCesA4*, *ZmCesA9* 和小麦 *TaCesA*。

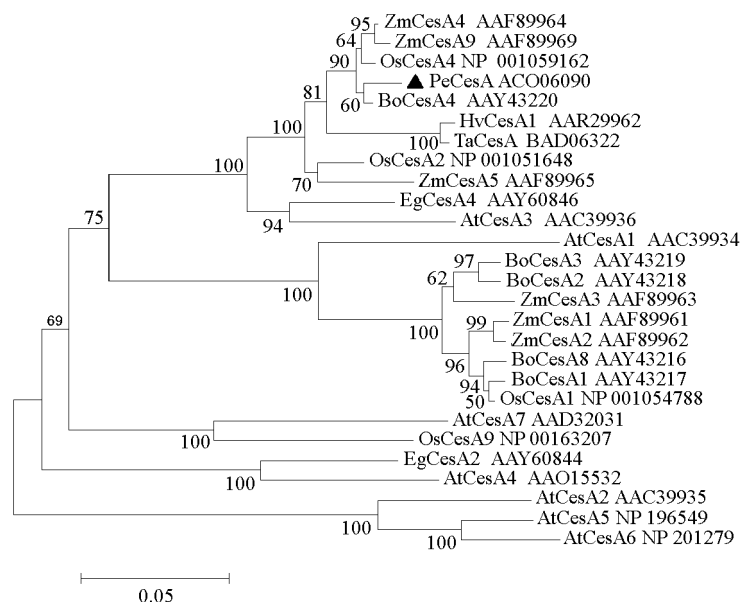


图 3 植物 *CesA* 蛋白的系统进化关系分析

At: 拟南芥; Zm: 玉米; Os: 水稻; Bo: 绿竹; Hv: 大麦; Ta: 小麦; Eg: 桉树; Pe: 毛竹。

Fig. 3 Phylogenetic tree analysis of *CesA* from various plant species

At: *Arabidopsis thaliana*; Zm: *Zea mays*; Os: *Oryza sativa*; Bo: *Bambusa oldhamii*; Hv: *Hordeum vulgare*;

Ta: *Triticum aestivum*; Eg: *Eucalyptus grandis*; Pe: *Phyllostachys edulis*.

可以看出, *CesA* 家族中一些直系同源基因的亲缘关系高于各自的旁系同源基因 (Holland et al., 2000), 如 BoCesA4 距离 OsCesA4 和 ZmCesA4 很近, 而与 BoCesA1、BoCesA2 和 BoCesA3 很远。表明这些 *CesA* 成员的分化出现在物种分化之前, 推测它们的功能相似。

## 2.3 *PeCesA* 基因表达谱分析

### 2.3.1 *PeCesA* 表达的组织特异性

经过熔解曲线分析, 目的基因 *PeCesA* 及内参  $\beta$ -Actin 基因定量 PCR 扩增产物的熔解曲线都呈单峰 (数据未列出), 说明它们的扩增产物都是特异的, 确保了本试验结果的可靠性。

*PeCesA* 基因在毛竹不同部位中的表达如图 4, A 所示: *PeCesA* 在毛竹各部位中均有表达, 但不同部位的表达量具有差异。在根部表达量最高, 茎部其次, 叶中较少。而在笋中, 基部的表达量远远高于上部, 说明同一组织器官不同细胞发育阶段的 *PeCesA* 表达量存在差异。

### 2.3.2 *PeCesA* 基因的表达量与纤维素含量的关系

通过莫尔式盐法测定上述部位的纤维素含量, 结果 (图 4, B) 显示: 毛竹根、茎和叶中的纤维素含量分别为 48.45%、46.45%和 23.98%。笋基部和上部的纤维素含量差别亦较大, 分别是 27.89% 和 2.9%。这与 *PeCesA* 基因在这些部位的表达规律相符, 推测 *PeCesA* 参与了纤维素的合成。

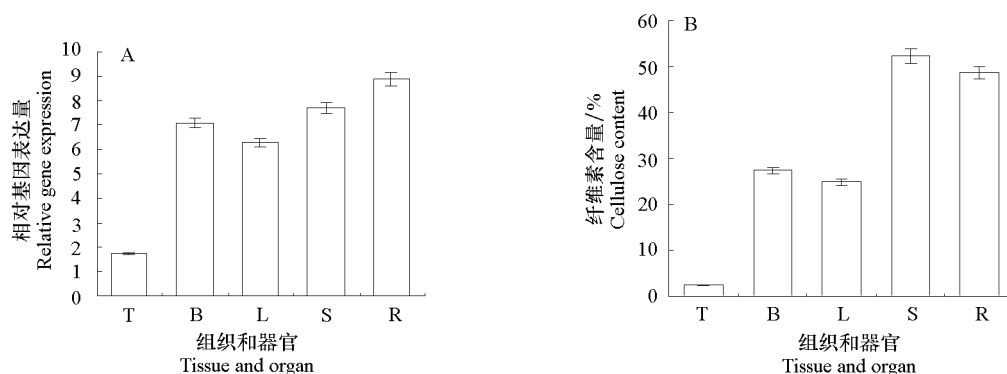


图 4 毛竹不同组织 *PeCesA* 的基因表达量 (A) 及其对应组织的纤维素含量 (B)

T: 笋上部; B: 笋基部; L: 叶; S: 茎; R: 根。

Fig. 4 Expression of *PeCesA* (A) and contents of cellulose (B) in different tissues and organs

T: The top of shoot; B: The base of shoot; L: Leaf; S: Stem; R: Root.

## 3 讨论

竹笋刚出土, 生长代谢十分迅速, 随着细胞的延长和次生细胞壁的加厚, 纤维素大量合成并形成纤维束, 使其组织机械强度大大增加。因此参与纤维素合成的纤维素合成酶基因 *CesA* 在这个过程中起到了重要的作用。本研究成功地从毛竹笋中获得了纤维素合成酶基因 *PeCesA*, 为毛竹纤维素合成酶基因家族其他成员的克隆奠定了基础。在后续的试验中将对 *CesA* 基因功能及其表达调控进行深入的研究和验证, 以期为防止竹笋质地老化提供新的策略。

植物纤维素合成酶基因 *CesA* 是一个庞大的家族, 拟南芥中已发现 12 个成员, 水稻和玉米中都至少有 10 个成员 (Richmond & Somerville, 2000); 不同种类 *CesA* 蛋白的功能不尽相同, 但都具有相似的结构特征: 6~8 个跨膜区, N 端锌指结构域, 2 个高变区及含有 D, D, D, QVLRW 基序的 2 个保守区等 (Suzuki et al., 2006)。本试验中通过筛选毛竹笋全长 cDNA 文库, 获得了毛竹纤维素合成酶基因 *PeCesA*, 该基因编码的 *PeCesA* 蛋白具有植物纤维素合成酶的全部特征保守结构和

基序。通过蛋白质系统发育分析发现, *PeCesA* 与禾本科植物绿竹、水稻、玉米中直系同源的 *CesA4* 属于同一分支, 推测它们的功能相似。已有研究表明, *ZmCesA4* 在玉米各个组织中的基因表达量均不显著, 其功能尚不清楚 (Holland et al., 2000); 而 Tanaka 等 (2003) 通过水稻突变体研究发现 *OsCesA4* 与 *OsCesA7* 和 *OsCesA9* 一起参与次生细胞壁的合成。

对拟南芥、玉米等植物的研究显示, 在植物的不同组织及不同的发育时期, 纤维素合成酶基因的表达种类和表达量都存在差异。在拟南芥 *ixr* 突变体中, *Ixr1/CesA3* 和 *Ixr2/CesA6* 在初生细胞壁合成时期表达, 其突变体根及下胚轴的纤维素含量急剧下降 (Scheible et al., 2001; Desprez et al., 2002), *Ixr3/CesA7* 只在木质部中表达, 其突变体因次生壁纤维素合成大量减少而引起木质部坍塌 (Taylor et al., 1999), 表明不同的 *CesA* 基因分别在细胞初生壁和次生壁合成时期起不同的作用。利用 RT-PCR 技术对玉米的不同 *CesA* 基因在不同部位 (叶片、叶鞘、胚芽鞘、根尖、根伸长区等) 的表达情况进行分析, 发现 *ZmCesA1* 在表皮的伸长细胞中表达量高; 而 *ZmCesA8* 在发育的维管组织中表达量高, 表明 *ZmCesA1* 与 *ZmCesA8* 分别在初生、次生细胞壁的纤维素合成中起作用 (Holland et al., 2000; Dhugga, 2001)。本试验中 *PeCesA* 在毛竹笋不同组织中的表达差异显著, *PeCesA* 在较成熟的笋基部表达量比上部分生组织的表达量高约 3 倍, 通过检测这些部位中纤维素的含量, 发现随着 *PeCesA* 表达量的增加, 相应部位的纤维素含量也随之显著增加。因此推测 *PeCesA* 参与了毛竹笋次生细胞壁中纤维素的合成。

## References

- Arioli T, Peng L, Betzner A S, Burn J, Wittke W, Herth W, Camilleri C, Hofte H, Plazinski J, Birch R, Cork A, Glover J, Redmond J, Williamson R E. 1998. Molecular analysis of cellulose biosynthesis in *Arabidopsis*. *Science*, 279: 717–720.
- Desprez T, Vernhettes S, Fagard M, Refregier G, Desnos T, Aletti E, Py N, Pelletier S, Höfte H. 2002. Resistance against herbicide isoxaben and cellulose deficiency caused by distinct mutations in same cellulose synthase isoform *CESA6*. *Plant Physiol*, 128: 482–490.
- Desprez T, Juraniec M, Crowell E F, Jouy H, Pochylova Z, Parcy F, Höfte 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*, 25; 104 (39): 15572–15577.
- Dhugga K S. 2001. Building the wall: Genes and enzyme complexes for polysaccharide synthases. *Curr Opin Plant Biol*, 4: 488–493.
- Djerbi S, Lindskog M, Arvestad L, Sterky F, Teeri T T. 2005. The genome sequence of black cottonwood (*Populus trichocarpa*) reveals 18 conserved cellulose synthase (*CesA*) genes. *Planta*, 221 (5): 739–746.
- Holland N, Holland D, Helentjaris T, Dhugga K S, Xoconostle-Cazares B, Delmer D P. 2000. A comparative analysis of the plant cellulose synthase (*CesA*) gene family. *Plant Physiol*, 123: 1313–1323.
- Hu Chun-shui, She Xiang-wei, Luo Qin-ya, Xiong Fang-fang. 1999. The history of medical bamboo and the pabular utilization of bamboo. *Publication of Bamboo's Research*, 18 (1): 27–31. (in Chinese)
- 胡春水, 余祥威, 骆琴娅, 熊芳芳. 1999. 竹的药膳史及竹食品开发. *竹子研究汇刊*, 18 (1): 27–31.
- Hu Ying-chun, Zhang Kai-tai, Wu De-chang, Li Gang, Xiang Xiao-qiong. 1996. A rapid method for screening arrayed plasmid cDNA library by PCR. *Chinese Journal of Radiological Medicine and Protection*, 19 (5): 310–312. (in Chinese)
- 胡迎春, 张开泰, 吴德昌, 李刚, 项晓琼. 1996. PCR 快速筛选质粒 cDNA 文库方法的建立. *中华放射医学与防护杂志*, 19 (5): 310–312.
- Itoh T. 1990. Lignification of bamboo (*Phyllostachys heterocycla* Mitf.) during its growth. *Holzforschung*, 44 (3): 191–200.
- Joshi C P, Bhandari S, Ranjan P, Kalluri U C, Liang X, Fujino T, Samuga A. 2004. Genomics of cellulose biosynthesis in poplars. *New Phytol*, 164: 53–61.
- Kurek I, Kawagoe Y, Jacob-Wilk D, Doblin M, Delmer D. 2002. Dimerization of cotton fiber cellulose synthase catalytic sub-units occurs via oxidation of the zinc-binding domains. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 11109–11114.



- Liang X , Joshi C P. 2004. Molecular cloning of ten distinct hypervariable regions from the cellulose synthase gene superfamily in aspen trees. *Tree Physiol* , 24 (5) : 543 – 550.
- Li L , Brown Jr R M. 1993.  $\beta$ -Glucan synthesis in the cotton fiber. II. Regulation and kinetic properties of  $\beta$ -glucan synthases. *Plant Physiol* , 101 : 1143 – 1148.
- Pear J R , Kawagoe Y , Schreckengost W E , Delmer D P , Stalker D M. 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.
- Richmond T A , Somerville C R. 2000. The cellulose synthase superfamily. *Plant Physiol* , 124 (2) : 495 – 498.
- Sandhu A P , Randhawa G S , Dhugga K S. 2009. Plant cell wall matrix polysaccharide biosynthesis. *Mol Plant* , 2 (5) : 840–850.
- Samuga A , Joshi C P. 2004. Cloning and characterization of cellulose synthase-like gene , *PtrCSLD2* from developing xylem of aspen trees. *Physiol Plant* , 120 (4) : 631 – 641.
- Saxena I M , Lin F C , Brown Jr R M. 1990. Cloning and sequencing of the cellulose synthase catalytic sub-unit gene of *Acetobacter xylinum*. *Plant Mol Biol* , 15 : 673 – 683.
- Scheible W R , Eshed R , Richmond T , Delmer D P , Somerville C. 2001. Modifications of cellulose synthase confer resistance to isoxaben and thiazolidinone herbicides in *Arabidopsis* *Ixr1* mutants. *Proc Natl Acad Sci USA* , 98 : 10079 – 10084.
- Suzuki S , Li L , Sun Y H , Chiang V L. 2006. The cellulose synthase gene superfamily and biochemical functions of xylem-specific cellulose synthase-like genes in *Populus trichocarpa*. *Plant Physiol* , 142 : 1233 – 1245.
- 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 : 73 – 83.
- Taylor N G. 2008. Cellulose biosynthesis and deposition in higher plants. *New Phytol* , 178 : 239 – 252.
- Taylor N G , Scheible W R , Cutler S , Somerville C R , Turner S R. 1999. The irregular xylem 3 locus of *Arabidopsis* encodes a cellulose synthase required for secondary cell wall synthesis. *Plant Cell* , 11 : 769 – 779.
- Vergara C E , Carpita N C. 2001. Beta-D-glycan synthases and the *CesA* gene family : Lessons to be learned from the mixed-linkage ( 1 – 3 ) , ( 1 – 4 ) beta-D-glucan synthase. *Plant Mol Biol* , 47 (1 – 2) : 145 – 160.
- Wong H C , Fear A L , Calhoon R D , Eichinger G H , Mayer R , Amikam D , Benziman M , Gelfand D H , Meade J H , Emerick A W. 1990. Genetic organization of the cellulose synthase operon in *Acetobacter xylinum*. *Proc Natl Acad Sci USA* , 87 : 8130 – 8134.
- Починок Ф. Н. 1981. Plant biochemistry analysis methods. Jing Jia-hai , Ding Zhong-rong , trans. Beijing : Science Press. (in Chinese)
- 波钦诺克. 1981. 植物生物化学分析方法. 荆家海, 丁钟荣, 译. 北京 : 科学出版社.

## 欢迎订阅 2011 年《山西果树》

《山西果树》是由山西省农业科学院主管，山西省农业科学院果树研究所主办的综合性果树科技期刊，被中国期刊网、中国学术期刊（光盘版）、中国期刊数据库、中国核心期刊（遴选）数据库、中文科技期刊数据库、北京龙源网等多个数据库收录。设有试验研究、经验技术、调查建议、综论指导、来稿摘登、报刊摘引、咨询服务、国外果树科技、信息与广告等栏目。主要报道果树科研新成果，交流果树先进实用的管理经验与技术，普及果树科学知识，提供果树科技信息服务等。内容丰富，科学实用，信息量大，发行范围广，是广大农林院校师生、果树工作者的良师益友，是果农朋友发家致富的好帮手。双月刊，16 开本，64 页，每逢单月 10 日出版，每册定价 4.00 元，全年 6 册共 24.00 元。国内外公开发行，全国各地邮局均可订阅，邮发代号 22 – 17；漏订者可直接汇款至《山西果树》编辑部订阅，免费邮寄，需挂号者另加挂号费 3.00 元，统一订 6 套以上者免收挂号费。

本刊地址：山西省太谷县省果树研究所；邮编：030815；电话：0354 – 6215005（兼传真），6215114；电子信箱：sxgszszs@163.com；sxgszszs@126.com。