

植物纤维素生物合成及其相关酶类

邵付菊 李学宝*

(华中师范大学生命科学学院, 武汉 430079)

摘要 纤维素是由成千上万个D-葡萄糖分子通过 β -1,4糖苷键连接的具有一定立体构象的链状聚合物,其葡萄糖残基约为2000~25 000个。它是细胞壁的主要组成成分之一。植物,大多数藻类,一些细菌和真菌甚至有些动物都能合成纤维素。它作为世界上最丰富的,具有巨大商业价值的生物多聚体,几十年来一直受到人们的重视,成为人们的研究热点。尽管如此,这方面的研究仍比较滞后,人们对纤维素生物合成途径及其相关酶类还是知之甚少。近几年来,随着基因组学的发展,关于纤维素的生物合成及相关基因表达调控的研究也成绩斐然,现就高等植物纤维素生物合成途径及其相关的纤维素合成酶的最新研究进展作一介绍。

关键词 纤维素; 生物合成途径; 纤维素合成酶

纤维素是由 β -1,4糖苷键连接形成的不分枝多糖,其重复结构单位是纤维二糖,但是其合成机制却非常复杂,涉及到多种酶。纤维素合成酶,谷甾醇糖基转移酶,纤维素酶(Kor),蔗糖合成酶,细胞骨架蛋白,Rac13蛋白等可能都与纤维素合成有关。Pear等^[1]采用cDNA随机测序和序列分析法,首次从棉花中克隆了编码纤维素合成酶催化亚基的 β -1,4糖苷转移酶基因(*CesA*)。此后,在水稻、拟南芥、玉米、杨树等更多的植物中分离克隆出*CesA*基因^[2-4]。*CesAs*形成一个庞大的基因家族,家族内的每个酶彼此相关,协同作用。同时,利用突变体研究已经了解到*CesA*在纤维素合成中的作用及表达调控。此外,在植物中还存在大量的纤维素合成酶相似蛋白,其功能还不清楚。研究表明,纤维素生物合成是纤维素合成基因、非纤维素多糖合成基因以及结构蛋白与非结构蛋白基因等在细胞发育信号调控下进行协同表达、相互作用的过程。下面从纤维素生物合成及有关的合成酶等几个方面来介绍近年来的研究进展。

1 纤维素的生物合成

纤维素的合成主要是葡萄糖残基相连形成葡萄糖苷链,伸展的葡萄糖苷链多聚体形成一个扁平的带状结构。葡萄糖链之间在分子内部与分子间氢键和范德华力的作用下,形成晶体化的纤维素和有序的高级结构。葡聚糖多链组成的微纤丝,是纤维素

的基本结构单元。

1.1 纤维素合成的场所

应用冰冻蚀刻技术,在绿藻中第一次观察到位于纤维素微纤丝末端的复合体,验证了纤维素微纤丝的组装是在纤维素延伸顶端的酶复合体中完成的这一假说。复合体的亚单位颗粒分三行线性排列,形成线形酶复合体的结构,是纤维素合成的场所。后来,分别在细菌、苔藓、蕨类植物和微管植物中也观察到类似的末端复合体,而在玉米中则观察到球状复合体^[5]。在高等植物中观察到象玫瑰花结一样的末端复合体,集中在纤维素聚集的地方。玫瑰花结(六聚体)的每个亚基(即纤维素合成酶亚基)合成6条葡萄糖链,形成36条链的微纤丝。拟南芥温度敏感型突变体(*rsw1*)*CesA1*基因突变,纤维素含量降低,抗酸 β -葡聚糖量也很低,且细胞膜上的玫瑰花结数量减少,可能是此酶的突变扰乱了玫瑰花结复合体结构的结果。这表明*RSW1*可能是玫瑰花结复合体的组分之一,而且玫瑰花结复合体的确与葡聚糖结晶为纤维素微纤丝的过程有关^[2]。Kimura等^[6]进一步应用棉花*CesA*蛋白中心区域的多克隆抗体技术,证明质膜上具有玫瑰花状结构,该结构为纤维素合成酶复合体,*CesA*蛋白存在于玫瑰

收稿日期: 2003-12-19 接受日期: 2004-03-19

国家自然科学基金(No.30340081)和湖北省自然科学基金(No.2003ABA120)资助项目

* 通讯作者。Tel: 027-67862443, E-mail: xbli@mail.ccnu.edu.cn

花结上。这一发现证明了 *CesA* 基因在纤维素合成中具有重要作用，为玫瑰花结末端复合体是纤维素生物合成场所的假说提供了直接证据。

1.2 纤维素生物合成过程

目前关于纤维素合成的机制存在不同的假说。一种假说认为，葡聚糖链的延伸是在行进型的糖苷转移酶作用下，催化多个糖苷残基连接到正在合成的纤维素链末端。醋酸杆菌纤维素合成可能属于此种机制。而另一种假说则认为，一些短的葡聚糖与脂质或蛋白质作用而聚合成为成熟的纤维素聚合体。农杆菌可能利用脂多糖链作为中间物质而合成纤维素，属于第二种机制^[7]。尽管这两种合成机制还未被完全证实，但是，最近的研究表明，高等植物纤维素合成机制可能属于第二种。

植物中的纤维素合成是 β -1,4 糖苷链的起始、延伸和终止过程。在离体条件下，很难证明二磷酸尿苷葡萄糖(UDP-Glc)直接合成纤维素，但目前普遍认为 UDP-Glc 为纤维素合成的底物。近期的研究发现，在棉花纤维中合成的脂质谷甾醇 β - 葡糖苷(sitosterol- β -glucoside, SG)作为纤维素合成酶复合体催化葡聚糖 苷链的初始延伸物，形成与脂相连的寡糖，并称为谷甾醇纤维葡聚糖(sitosterol cellodextrins, SCDs)^[8]。在纤维素合成过程中，纤维素酶(Kor)将 SG 从 SCDs 上剪切下来，使 β -1,4 糖苷链更有效地延伸。进一步的分析表明，*CesA* 的催化亚基在细胞质膜一面，而 Kor 催化亚基在细胞壁的一面。这与 *CesA* 接受来自胞浆的 UDP-Glc 合成葡聚糖，然后葡聚糖再跨过质膜，在纤维素酶的作用下被进一步转化的机制相吻合。这是在认识纤维素生物合成的分子机制中的又一重大发现。

2 纤维素合成酶

纤维素合成酶本身具有多基因现象，而且，尚存在大量的纤维素合成酶相似蛋白，共同构成了一个庞大的超基因家族。研究表明，多个 *CesA* 基因共同在纤维素合成过程中起关键作用。而且，不同纤维素合成酶可能与不同组织细胞及不同细胞壁层的纤维素合成有关。

2.1 纤维素合成酶基因的结构

自从从棉花中克隆出 *CesA* 基因之后，很多植物中的纤维素合成酶基因也相继被分离克隆。由于拟南芥基因组全序列测定已经完成，使得拟南芥 *CesA* 基因研究最为清楚。纤维素合成酶基因的长度

大概在 3.5~5.5 kb 之间，其中含有 9~13 个内含子。其转录产物介于 3.0~3.5 kb，编码的肽链长约 985~1088 个氨基酸。这些基因的内含子与外显子的排列比较保守，内含子的有无决定基因之间的最主要差异。

将已知的植物拟南芥、玉米、棉花、水稻和杨树中的 *CesA* 蛋白氨基酸序列进行同源性比较，结果发现他们都具有 3 个 Asp 残基和 8 个跨膜结构域。拓扑学分析可知 3 个 Asp 残基紧密相连，与 QXXRW 的保守序列一起在细胞质膜一面形成底物结合的活性位点。这与细菌中的 *CesA* 蛋白序列的保守区是一致的。另外，植物的 *CesA* 蛋白的 N 端含有两个保守的锌指区或 LIM 结构域，具有 4 个保守的串联的半胱氨酸残基($X_3CX_{2-4}CX_{12-15}CX_2C$)，此序列可与 DNA 结合，推测与 *CesA* 蛋白各亚基之间的相互作用有关。与细菌的 *CesA* 蛋白相比，植物中还含有两个特有的区域：种间高度保守区(plant-conserved region, CR-P)和易变区(hypervariable region, HVR)^[9]。CR-P 区在所有植物中的功能还未确定，只是推测 HVR 区可能在纤维素合成酶复合体某种类型的特异功能中起作用。

2.2 纤维素合成酶及纤维素合成酶相似蛋白

CesA 蛋白家族各成员的氨基酸数目大约在 985~1088 之间，他们之间的同源性在 53%~98%。研究发现^[10]，在拟南芥中，除了已被鉴定的 *CesA* 基因家族外，还有一类基因，它们都含有 D,D,D, QXXRW 的保守序列，与细菌的 *CesA* 基因结构相近。但是，它们不含植物的 *CesA* 基因所特有的序列，都属于第二糖苷转移酶家族(glycosyltransferase family 2, GT family 2)，它们编码的氨基酸序列与 *CesA* 蛋白的序列的同源性在 7%~35% 之间，命名为纤维素合成酶相似蛋白(cellulose synthase-like protein, Csl)。此外，它们都具有完整的膜蛋白的结构特征，在 C 端含有 3~6 个跨膜结构域，N 端含有 1~2 个跨膜结构域。到目前为止，这些基因的功能还不清楚，推测它们可能与细胞壁中其他 β - 多聚糖的合成有关。根据它们基因序列的不同分为 6 个家族，分别为 *CslA*、*CslB*、*CslC*、*CslD*、*CslE* 和 *CslG* 家族^[10]。拟南芥基因组序列分析表明，这 6 个族分别含有 9、6、5、6、1 和 3 个成员，共有 30 个基因。利用拟南芥突变体发现 *AtCSLA7* 基因在拟南芥花粉管及胚胎发育中起重要作用，推测此蛋白质多糖对于细胞壁合成是必需的^[11]。用 T-DNA 插入法证明 *AtCSLD3* 对于拟南芥根毛的伸长及

根毛区细胞壁的抗张强度有关, 推测此蛋白质可能与根毛区细胞壁合成有关^[12]。以 EST 数据库中 mRNA 的数量为指标, 对每个基因家族的 mRNA 的相对丰度进行了估算, 结果表明其 mRNA 的丰度在 54%(*CesA*)到 2%(*CslB*)之间, 说明 *Csl* 可能催化某一类型细胞或组织中的细胞壁物质的合成^[10]。水稻的基因组序列分析表明, 单子叶植物与双子叶植物一样, 也具有多个 *CesA* 和 *Csl* 基因家族。有趣的是 *CslB* 和 *CslG* 基因在水稻中还未被分离鉴定。但是, 在水稻中又发现了两个新的 *Csl* 家族: *CslF* 和 *CslH* 家族。*CslF* 与 *CslD* 具有较高同源性, 而 *CslH* 与 *CslB* 具有很高的同源性。最近的研究表明, 水稻的 *CslA*、*CslC*、*CslD*、*CslE*、*CslF* 和 *CslH* 家族分别含有 10、9、4、5、7 和 2 个成员, 共有 37 个基因^[13]。

应用系统发育学方法, 对来源于不同植物中的 *CesA* 和 *Csl* 基因序列进行比较分析, 表明这些基因之间的直向(不同种的基因)相似度远大于平行(同一种的基因)相似度。这证明 *CesA* 和 *Csl* 基因的分化在单、双子叶植物分化之前^[14, 15]。为什么植物含有这么多 *CesA* 及 *Csl* 家族的成员, 他们在细胞壁合成中具体起什么作用, 这是一个急需解决的问题。

2.3 *CesA* 蛋白在纤维素合成中的功能

高等植物的玫瑰花结复合体是由多个不同的 *CesA* 蛋白组成的, 不同的 *CesA* 基因在纤维素合成中的具体作用不同。当初生壁合成结束, 细胞停止膨胀时, 次生壁细胞纤维素开始沉积。与初生壁相比, 次生壁的纤维素含量很丰富, 而且葡聚糖链较长。推测不同的 *CesA* 基因在初生壁及次生壁合成过程中起不同的作用。棉花 *CesA* 基因(*GhCesA*) 在棉纤维发育的次生壁沉积时期高水平表达, 而在初生壁合成时期仅有少量表达。利用拟南芥 *ixr* (*irregular xylem*) 突变体鉴定了 3 个编码 *CesA* 蛋白的基因, *IRX1/CesA8*、*IRX3/CesA7* 和 *IRX5/CesA4*, 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, 说明这 3 个基因在木质部次生壁合成时期起重要作用^[16]。进一步研究发现, 这 3 个基因在纤维素合成过程中协同作用, 对于玫瑰花结的组装是必需的^[4, 17]。利用 *ixr* 突变体也分离出 *IXR1/CesA3* 和 *IXR2/CesA6* 两个基因, 它们在初生细胞壁合成时期表达, 而 *ixr* 突变体的根及下胚轴的纤维素含量急剧下降^[18, 19], 表明这两个基因在根和下胚轴细胞的纤维素合成中起重要作用。Fagard 等^[14]在拟南芥中发

现 *Procuste1* 突变体的根及下胚轴的细胞纤维素合成量减少, 从而影响细胞的伸长。该突变体是 *AtCesA6* 基因的突变, 表明 *AtCesA6* 基因在细胞伸长过程中起重要作用。另外, Arioli 等^[2]鉴定筛选出与纤维素合成有关的 *rsw1* 隐性突变体, *rsw1* 基因编码 *CesA1* 蛋白, 它在高温条件下表现为根部严重肿大, 玫瑰花结复合体的形成受阻, 纤维素合成量减少, 这表明 *AtCesA1* 基因对于初生细胞壁纤维素合成是必需的。利用 RNA 干扰技术证明, 拟南芥中的 *AtCesA1* 及 *AtCesA3* 对于初生细胞壁纤维素沉积是必需的, 并且 *AtCesA2* 也对初生细胞壁的合成起一定的作用^[20]。Tanaka 等^[21]利用突变体研究发现, 水稻中的 3 个纤维素合成酶基因 *OsCesA4*、*OsCesA7* 和 *OsCesA9* 能降低茎中的纤维素含量 8.9%~25.5%, 使茎变脆, 且形成空心秆。推测这 3 个基因对于细胞次生壁纤维素合成是必需的。上述研究结果表明, 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。

2.4 *CesA* 基因的表达及其调控

现在已知植物的纤维素合成酶基因家族包括很多成员, 拟南芥中已分离克隆了 10 个基因 (*AtCesA1*~*AtCesA10*), 玉米中分离到 8 个基因, 水稻及杨树中也各分离到 3 个基因, 棉花中分离了两个基因。无论是单子叶还是双子叶植物, 在不同的组织、细胞发育时期, *CesA* 基因的表达调控及催化作用不同。Holland 等^[15]对拟南芥、棉花、杨树及玉米的 *CesA* 基因的表达进行了比较, 结果表明, 这些酶本身的特异性序列决定其在初生或次生壁中表达, 而不是仅仅由启动子决定。*CesA* 基因家族的各个成员的表达水平不一。分析表明, 拟南芥中的 *AtCesA1*(*RSW1*) 的表达水平远远高于 *AtCesA9*, 启动子 -*GUS* 分析也证明, 与 *AtCesA9* 相比, *AtCesA1* 不仅在大多数细胞及不同的细胞类型中表达, 而且表达量更高。而 *AtCesA1* 突变体 *rsw1* 影响到植物的表皮细胞发育。*AtCesA7*(*IRX3*) 只在木质部中表达, 其表达量与 *AtCesA1* 相当。同样的, *AtCesA7* 突变体 *irx3* 引起植物叶、下胚轴、茎和根的木质部纤维素合成受阻, 而表现为木质部坍塌^[3, 22, 23]。多个 *CesA* 基因也可同时同一种类型细胞中表达。例如, *AtCesA1*、*AtCesA3* 和 *AtCesA6* 在根及下胚轴的膨胀的细胞中表达, 而 *AtCesA4*、*AtCesA7* 和 *AtCesA8* 仅在木质部细胞中表达。由此认为, *AtCesA1*、*AtCesA3* 和 *AtCesA6* 在初生细胞

壁的纤维素合成中起重要作用，而 *AtCesA4*、*AtCesA7* 和 *AtCesA8* 对于次生细胞壁的纤维素合成是必需的。

PtrCesA1 基因是从杨树中分离的在木质部中特异表达的一个编码 *CesA* 蛋白的基因，它的表达受外界机械压力的影响^[24]。这种蛋白质的氨基酸序列与拟南芥中次生壁特异性的 *AtCesA8* 蛋白和棉花中次生壁特异性的 *GhCesA1* 蛋白具有高度的同源性(大于 85%)。*PtrCesA2*、*PtrCesA3* 基因分别与 *AtCesA7*、*AtCesA4* 基因的同源性在 90% 以上，有可能此两种基因在木质部的发育过程中起协同作用。而 *PtrCesA1*、*PtrCesA2* 和 *PtrCesA3* 基因的同源性在 80% 以上，且都具有植物纤维素合成酶所特有的跨膜结构域(TMD)，其中 2 个位于 N 末端，6 个位于 C 末端，催化亚基位于第二 TMD 和第三 TMD 之间，这些序列表明糖苷转移酶位于此催化区域。研究发现，当杨树受到外界机械压力时，*PtrCesA1*、*PtrCesA2* 和 *PtrCesA3* 这 3 种蛋白质同时在木质部与韧皮部高度表达，由此推测，3 种蛋白质协同作用，在植物细胞次生壁高质量的纤维素合成中起关键作用^[25]。这表明杨树纤维素的合成受外界机械压力的影响，即信号调控系统也影响杨树纤维素的合成。Kalluri 等^[26]从杨树中分离鉴定了另一个在木质部中高水平表达的基因 *PtCesA5*，它与拟南芥的 *AtCesA3* 基因有 88% 的同源性，然而，研究表明 *PtCesA5* 基因在木质部发育的次生壁合成期高水平表达，而与其高度同源的 *AtCesA3* 却在木质部的初生壁合成期高度表达。利用 RT-PCR 技术对玉米植株不同部位的 *ZmCesA* 基因的表达情况进行分析，结果表明，每个 *ZmCesA* 基因在不同部位(例如：叶片和叶鞘，胚芽鞘，根尖，根伸长区和根毛分化区)表达水平不同^[15]。

应用微阵列技术，比较分析 *CesA* 和 *Csl* 基因家族各成员在不同植物组织及不同环境条件下的表达水平。结果表明，*AtCesA2*、*AtCesA3* 和 *AtCesA5* 在正常叶片中的转录水平明显高于白化幼苗，而其他几种 *CesA* 基因的转录水平却相当。尽管 *AtCesA1*、*AtCesA3* 和 *AtCesA6* 同时表达，但它们的转录水平不同，这说明每个基因的表达受到不同因子的调控。研究还发现，拟南芥幼苗在盐胁迫及长光照下，*AtCesA1* 的转录水平降低 3 倍，而经乙烯处理的植株在光照下，*AtCesA1* 和 *AtCesA3* 的转录水平却提高了 5 倍。根据不同处理下的微阵列分析的结

果推测，*CesA* 基因的表达调控是一个复杂的过程^[27]。

尽管 *CesA* 基因主要是在转录水平的调节，但其在转录后的调节也很重要。利用抗原标记技术，检测在 *CaMV 35S* 启动子控制下的 *GhCesA1* 在拟南芥及烟草中的表达水平。结果表明，虽然此基因的转录水平很高，但 Western 杂交却呈阴性反应^[3]。运用多克隆抗体技术在烟草的 BY2 细胞的脂膜上检测不到 *CesA* 蛋白，当用纤维素合成的抑制剂(2, 6-dichlorobenzonitrile, DCB)处理之后，*CesA* 蛋白才表达^[28]。这证明 DCB 能调节 *CesA* 蛋白的含量，使其保持稳定，进一步说明了转录后调节的重要性。但是，植物不同组织的 *CesA* 的转录水平及转录后水平的调控受什么因素的影响，尚需要进一步探讨。

3 展望

自上世纪 90 年代以来，有关高等植物纤维素生物合成及其分子机制的研究，已经取得令人瞩目的进展，但也仍有许多值得深入探讨的问题。除纤维素合成酶外，其他一些酶类和非酶类蛋白(例如：谷甾醇糖基转移酶，纤维素酶，蔗糖合成酶，细胞骨架蛋白，Rac13 等蛋白)都与纤维素合成有关。但除了 *CesAs* 外，只有 *Kor* 在纤维素合成中的作用已经得到证实，其他蛋白质的作用还有待于进一步研究。应用现代生物学技术方法在多种植物中分离和鉴定了纤维素合成酶催化亚基基因 *CesA*，证实其编码的蛋白质组成纤维素合成酶复合体—玫瑰花结。但是，其各个基因的具体作用及其在纤维素合成中的协同作用尚知之甚少。虽然已经证实脂质谷甾醇-葡糖苷是纤维素合成的初始引物，从而揭开了纤维素生物合成分子过程的序幕。但是，纤维葡聚糖链是由相同的，还是不同的纤维素合成酶催化，其生物合成(起始，延伸与终止)的生化机制以及如何跨膜转运等问题，目前都很不清楚。另外，玫瑰花结复合体的组装机理，次生壁的起始是否有信号传导以及如何调节纤维素合成等问题，也有待深入探讨。虽然有研究认为，复合体的组装可能与 *CesA* 蛋白亚基的氧化二聚体有关。然而，氧化还原状态是否通过纤维素合成酶之间，或者是通过纤维素合成酶与其他蛋白质之间的相互作用来实现，以及对玫瑰花结复合体的聚散起调节作用等，尚有待阐明。通过对上述问题不断的深入研究，人们将全面揭示纤维素生物合成途径及调控机制，解决这

一重大的生物学基础理论问题，并应用于生产实践。

参考文献 (References)

- [1] Pear JR *et al. Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, **93**: 12637
 [2] Arioli T *et al. Science*, 1998, **279**: 717
 [3] Delmer DP *Annul Rev Plant Physiol Plant Mol Bio*, 1999, **50**: 245
 [4] Gardiner JC *et al. Plant Cell*, 2003, **15**: 1740
 [5] Mueller SC *et al. Science*, 1976, **194**: 949
 [6] Kimura S *et al. Plant Cell*, 1999, **11**: 2075
 [7] Williamson RE *et al. Cell Mol Life Sci*, 2001, **58**: 1475
 [8] Peng L *et al. Science*, 2002, **295**: 147
 [9] Doblin MS *et al. Plant Cell Physiol*, 2002, **43**: 1407
 [10] Richmond TA *et al. Plant Physiol*, 2000, **124**: 495
 [11] Goubet F *et al. Plant Physiol*, 2003, **131**: 547
 [12] Wang X *et al. Plant Physiol*, 2001, **126**: 575
 [13] Hazen SP *et al. Plant Physiol*, 2002, **128**: 336
 [14] Fagard M *et al. Plant Cell*, 2000, **12**: 2409
 [15] Holland N *et al. Plant Physiol*, 2000, **123**: 1313
 [16] Taylor NG *et al. Plant Cell*, 2000, **12**: 2529
 [17] Taylor NG *et al. Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, **100**: 1450
 [18] Scheible WR *et al. Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, **98**: 10079
 [19] Dsprez T *et al. Plant Physiol*, 2002, **128**: 482
 [20] Burn JE *et al. Plant Physiol*, 2002, **129**: 797
 [21] Tanaka K *et al. Plant Physiol*, 2003, **133**: 73
 [22] Turner SR *et al. Plant Cell*, 1997, **9**: 689
 [23] Taylor NG *et al. Plant Cell*, 1999, **11**: 769
 [24] Wu L *et al. Plant J*, 2000, **22**: 495
 [25] Joshi CP. *Appl Biochem Biotechnol*, 2003, **105**: 17
 [26] Kalluri UC *et al. J Exp Bot*, 2003, **54**: 2187
 [27] Richmond TA *et al. Plant Mol Biol*, 2001, **47**: 131
 [28] Nakagawa N *et al. Plant Cell Physiol*, 1998, **39**: 779

Cellulose Biosynthesis in Plant and the Enzymes Involved in It

Fu-Ju Tai, Xue-Bao Li*

(College of Life Science, Central China Normal University, Wuhan 430079, China)

Abstract Cellulose is a major component in plant cell wall. It has become the worldwide hotspot in biological research field in the past decades due to its great abundance in the nature and its remarkable commercial value in the world. With the development of genomics, recent studies have highlighted the cellulose synthase complex and the role of the genes (such as *CesAs* and *Csls*, etc.) involved in cellulose biosynthesis pathway in plant, towards understanding the molecular mechanism of this biosynthesis process. This review summarizes the recent achievements in studying cellulose biosynthesis, especially the functions of the identified *CesA* genes involved in this biosynthesis process, in plant.

Key words cellulose; biosynthesis pathway; cellulose synthase

Received: December 19, 2003 Accepted: March 19, 2004

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No.30340081) and the Natural Science Foundation of Hubei Province (No.2003ABA120)

*Corresponding author. Tel: 86-27-67862443, E-mail: xbli@mail.ccnu.edu.cn