

巨桉糖基转移酶基因 *EgrGATL1* 序列特征及表达分析

陆军¹, 孙丽娟¹, 王晓荣¹, 吉泓睿², 倪晓详¹, 程龙军¹

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 山东莒南县望海楼国有林场 山东 莒南 276600)

摘要: *EgrGATL1* (*Eucgr*. I01882) 是巨桉 *Eucalyptus grandis* 糖基转移酶 GT8 家族中 GATL 子类 GATL-a 子组的成员, 多参与细胞壁组分如果胶、木聚糖等的生物合成。实时定量聚合酶链式反应 (qRT-PCR) 分析表明: *EgrGATL1* 在木质部和韧皮部的相对表达量较高; 不同低温 (-8, -4, 0, 4, 8 °C) 和 4 °C 不同时间 (0, 2, 6, 12, 24, 48 h) 处理对 *EgrGATL1* 都有强烈诱导作用。4 °C 不同时间处理下, *EgrGATL1* 基因共表达产物主要参与代谢途径分析数据库 (KEGG) 中的糖代谢和氨基酸代谢途径。干旱胁迫对 *EgrGATL1* 有诱导作用; 100 μmol·L⁻¹ 茉莉酸甲酯 (MeJA) 处理对 *EgrGATL1* 表达呈现瞬时诱导效应; 200 mmol·L⁻¹ 氯化钠 (NaCl) 和 100 μmol·L⁻¹ 脱落酸 (ABA) 对其表达有抑制作用, 而且随处理时间延长, 2 种处理对 *EgrGATL1* 的抑制规律有很强同步性。这些结果说明: *EgrGATL1* 有可能通过参与细胞壁组分生物合成和 ABA 等植物生长调节剂活性调控, 在巨桉低温、干旱和高盐等非生物逆境响应过程中发挥一定作用。图 6 表 1 参 35

关键词: 植物学; 巨桉; *EgrGATL1*; 非生物逆境; 基因表达

中图分类号: S718.3; Q756 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2018)04-0604-08

Glycosyltransferases gene *EgrGATL1* in *Eucalyptus grandis*

LU Jun¹, SUN Lijuan¹, WANG Xiaorong¹, JI Hongrui², NI Xiaoxiang¹, CHENG Longjun¹

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang China;
2. Wanghailou State-Owned Forest Farm, Ju'nan 276600, Shandong, China)

Abstract: In *Eucalyptus grandis*, *EgrGATL1* (*Eucgr*. I01882), a member of the glycosyltransferases 8 family belongs to the GATL subfamily, which contributes to the biosynthesis of cell wall components such as pectin and xylan, is classified as the GATL-a subgroup. In this study, the protein sequence of *EgrGATL1* was analyzed and cis-elements were searched in the promoter sequence of this gene with MathInspector software. Real time fluorescence quantitative Polymerase Chain Reaction (qRT-PCR) method was used to evaluate expression pattern of *EgrGATL1* under treatments of low temperatures (-8, -4, 0, 4, 8 °C), time course at 4 °C (0, 2, 6, 12, 24, 48 h), drought, 100 μmol·L⁻¹ MeJA, 200 mmol·L⁻¹ NaCl and 100 μmol·L⁻¹ ABA. In addition, a KEGG analysis was used to test co-expression genes of *EgrGATL1* under treatment of time course at 4 °C. The protein sequence analysis showed *EgrGATL1* contains a typical GT8 domain. Results of expression in different tissues showed that expression of *EgrGATL1* was higher in xylem and phloem than in roots and leaves. Low temperature (-8, -4, 0, 4, 8 °C) and time course treatment at 4 °C both can promote the expression of *EgrGATL1*. With KEGG analysis, 25 genes co-expressed with *EgrGATL1* can match to KEGG pathways, 11 genes belong to the sugar metabolism pathways and 8 genes were distributed to amino acid metabolism pathways. *EgrGATL1* was also induced by drought and showed transient induction with the 100 μmol·L⁻¹ MeJA treatment. And, there

收稿日期: 2017-05-02; 修回日期: 2017-06-23

基金项目: 浙江省科技厅林木新品种选育重大科技专项 (2016C02056-9); 国家自然科学基金资助项目 (31270657)

作者简介: 陆军, 从事林木分子遗传学研究。E-mail: 1156423867@qq.com。通信作者: 程龙军, 副教授, 从事植物分子遗传学研究。E-mail: ljcheng@zju.edu.cn

is no significant difference between the expression patterns of *EgrGATL1* with treatments of 200 mmol·L⁻¹ NaCl and 100 μmol·L⁻¹ ABA. Thus, *EgrGATL1* was possibly involved in cell wall remodeling and with activity of hormones such as ABA, thereby implying a possible role in low temperature, drought, and salinity stress responses in *E. grandis*. [Ch, 6 fig. 1 tab. 35 ref.]

Key words: botany; *Eucalyptus grandis*; *EgrGATL1*; abiotic stress; gene expression

糖基转移酶(glycosyltransferases, GTs)能把不同活化糖基转移到糖链、核酸、蛋白质、脂质以及各种有机复合物等特异受体分子上,形成多糖分子和糖基化衍生物^[1-2],在生物代谢中作用巨大。糖基转移酶广泛参与植物代谢反应。首先,细胞的各种重要代谢产物如糖蛋白、糖脂、核酸、淀粉和蔗糖等的糖基都必须在糖基转移酶作用下添加上去^[4-5];其次,组成细胞壁的纤维素、半纤维素和果胶等细胞组分的形成都需要糖基转移酶参与^[2];另外,它还可以通过调节各种植物生长调节剂的糖基化,改变生长调节剂活性,参与植物生长发育以及对逆境因子的响应过程^[6-7]。植物中糖基转移酶及其相应基因功能研究对了解植物代谢效应,以及植物细胞对胞内、胞外环境的响应都有重要意义。编码该类酶的基因在基因组中成员众多,如拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中有 450 多个,水稻 *Oryza sativa* 中有 600 多个,杨树 *Populus trichocarpa* 中有 800 多个^[1,3]。该类基因通常以基因家族形式存在,目前已知的糖基转移酶家族超过 90 个,其中植物中有 40 多个^[3]。植物中 GT8 糖基转移酶基因家族组成复杂,该基因家族成员数量众多,仅拟南芥中就有 41 个属于 GT8 家族的基因^[1]。根据编码蛋白序列特征和功能,可将 GT8 基因家族分成 2 大类。一类为半乳糖醛酸转移酶(galacturonosyl transferase, GAUT),包括 GAUT 和 GATL (GAUT-Like)2 个子类。目前研究认为:该类基因主要参与果胶和木聚糖的生物合成,如拟南芥中 GAUT1 编码的蛋白为半乳糖醛酸聚糖糖基转移酶,参与果胶合成^[8]。*AtGAUT12* 的突变能大幅度降低植株中木聚糖含量^[9], *GUX1*, *GUX2* 和 *GUX5* 也都参与植物木聚糖合成^[10],而果胶和木聚糖是细胞壁合成所必需的,表明 GT8 家族的基因在植物细胞壁合成中发挥重要作用^[11-12]。另一类包括植物类糖原淀粉合成起始蛋白(plant glycogenin-like starch initiation proteins, PGSIPs)和乳糖苷合成酶(galactinol synthases, GolSs)。其中 PGSIPs 参与淀粉生物合成的启动^[13]; GolSs 则是棉子糖类多糖合成的关键酶,后者能够作为渗透调节剂在植物逆境响应中发挥重要作用^[14-15]。糖基转移酶家族成员众多,糖基转移酶功能特异性很强,即使添加同一个活化糖基,也可能因为受体不同而需要不同糖基转移酶来完成^[5];而且,不同家族成员在功能上也存在交叉现象^[16]。这些问题给糖基转移酶基因功能研究带来了很大困难。植物中糖基转移酶相关基因功能研究仍处在起步阶段,林木中此类基因的具体功能更是知之甚少。桉树 *Eucalyptus* 是世界上三大用材树种之一,其生产和地域分布极易受到低温、干旱、高温和高盐等非生物逆境因子的影响。*EgrGATL1* (*Eucgr. I01882*)是巨桉 *Eucalyptus grandis* GT8 家族中一个基因成员,前期研究中发现该基因表达受低温胁迫诱导,表明该基因可能与巨桉逆境响应有一定关系。目前一般认为植物 GATL 子类中的基因也主要与果胶和木聚糖生物合成有关^[9,17-18],但在水稻中也发现多个 *OsGATL* 基因受低温、干旱和 ABA 处理的诱导,暗示植物中 *GATL* 基因可能在非生物逆境胁迫响应中发挥了一定功能^[19]。本研究从 *EgrGATL* 的序列特征和低温、干旱和高盐胁迫以及脱落酸(ABA),茉莉酸甲酯(MeJA)处理下基因表达角度上,分析了 *EgrGATL1* 与巨桉抗逆的关系,为其进一步功能的研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所用材料为巨桉 G5 无性系,来源于中国林业科学研究院热带林业研究所曾炳山研究员实验室。无性系幼苗种植于浙江农林大学苗圃地。选取苗龄 3 个月,长势一致的巨桉无性系幼苗作为实验材料。在植物生长箱(Snijders MC1000, 荷兰)中正常培养,日温为 25 °C,夜温为 22 °C;光照/黑暗为 14 h/10 h;光强为 150 μmol·m⁻²·s⁻¹,相对湿度为 70%。

1.2 *EgrGATL1* 基因、蛋白序列及启动子元件分析

根据基因注释编号 *Eucgr. I01882*,从 https://phytozome.jgi.doe.gov/pz/portal.html#!info?alias=Org_Egrandis 下载该基因核酸序列和蛋白序列。设计全长引物(表 1)进行聚合酶链式反应(PCR)扩增,测序验

表1 实时荧光定量所用引物序列

Table 1 List of primer sequences used in RT-PCR

引物用途	引物名称	引物序列(5'→3')
全长扩增	EgrGATL1-F	CTTCTTCTTCCCATATCGCAGC
	EgrGATL1-R	TTGATTCTCGAGCCGAACATAG
qRT-PCR 分析	Egr18SrRNA-qRT-F	CGCGCTACACTGATGTATTC
	Egr18SrRNA-qRT-R	GTACAAAGGGCAGGGACGTA
	EgrGATL1-qRT-F	ATCTGCTCCTCCTGCTCC
	EgrGATL1-qRT-R	CCCTCAGGTACTCGAAATCC

证。其编码蛋白氨基酸序列用 ProtParam (<http://www.expasy.ch/tools>) 软件进行分子量、等电点分析。结构域搜寻用保守域数据库 (CDD, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/cdd>) 结合 *EgrGATL1* 不同植物中同源蛋白多序列比对 (Clustalx) 以及 GT8 基因家族相关基因分析文献进行^[1,20]。

EgrGATL1 进化分类按照 ULVSKOV 对 *GATL* 基因的分类标准^[21], 分别选取不同子组中相应拟南芥 *GATL* 蛋白序列, 与 *EgrGATL1* 一起, 用 MEGA 软件构建 1 000 个自举重复无根邻接进化树, 对其作进化分类。

1.3 4 °C 不同处理时间下 *EgrGATL1* 共表达基因的代谢途径分析

3 个月苗龄巨桉幼苗于 4 °C 低温生长箱中, 为避免由于取样时间点不同对基因表达造成影响, 实验采用先后间隔 0, 24, 36, 42, 46 h 依次放入生长箱处理, 以 25 °C 生长条件下幼苗作为对照 (ck)。处理完毕后一起收获叶片 (摘取枝条顶芽下面第 3~5 片完全展开的叶片), 迅速投入液氮中, 提取 RNA 进行数字表达谱 (DGE) 测序 (诺禾致源)。结果中差异表达基因 (>2 倍) 用加权基因共表达网络分析 (WGCNA) 计算与 *EgrNAC1* 具有共表达关系基因的 Pearson 系数 (r_w), 根据 r_w 大小进行基因排序。选取 r_w 或 r_w 绝对值 > 0.9 的基因, 将这些基因的编码蛋白序列在 UniProtKB 蛋白数据库中进行 Blastp (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 比对, 在域值 E 值 $< e^{-5}$ 范围内筛选匹配度最好的一项提取蛋白序列编码。然后将所有注释蛋白的序列编码提交到可视化整合蛋白注释数据库 (DAVID) 中, 对比京都基因与基因组百科全书 (KEGG) 进行分析 (<https://david.ncifcrf.gov/tools.jsp>), 对能够在 KEGG 中找到相应代谢途径的共表达基因进行统计、分析。

1.4 低温、盐、干旱、脱落酸 (ABA) 和茉莉酸甲酯 (MeJA) 处理下 *EgrGATL1* 表达分析

参考魏晓玲等^[22]的方法, 在生长箱中以 25 °C 生长条件下幼苗作为对照 (ck), -8, -4, 0, 4, 8 和 42 °C 分别处理 2 h; 4 °C 不同时间处理实验同 1.3。处理后植株叶片迅速放入液氮, 用于 RNA 提取。高盐处理则将植株置于不同塑料容器 (60 L) 内, 处理组塑料容器内保持植株栽培盆 1/3 高度的 200 mmol·L⁻¹ 氯化钠溶液, 对照组则用清水保持同样液面高度。同样采用间隔 0, 24, 48, 60, 66 h 的方法依次放入处理苗; 干旱处理用 5, 3, 2, 1 d 不浇水植株作为处理组, 正常浇水的作为对照。100 μmol·L⁻¹ ABA 和 100 μmol·L⁻¹ MeJA 处理采用植株叶面喷施的方法, ABA 以喷施激素溶液后 6, 12, 24, 48 h 植株作为处理组; MeJA 以喷施激素溶液后 2, 12, 24 h 植株作为处理组, 未喷施植株作为对照组 (ck)。实验结束后, 统一收获叶片, 提取 RNA。实验设 9 株·处理⁻¹, 3 株·重复⁻¹, 共 3 个重复。

1.5 RNA 提取、cDNA 合成及基因定量表达分析

根据王亚红等^[23]的方法提取样品 RNA。组织特异性表达分析以正常生长条件下苗龄 3 个月的巨桉根、木质部、韧皮部和叶为 RNA 提取材料。RNA 反转录利用 PrimeScript[®] RT reagent Kit (TaKaRa, 大连, 中国) 试剂盒完成。定量荧光染料 SYBR-Green (Takara, 大连, 中国) 和 BIO-RAD CFX96 实时 PCR 系统 (Bio-Rad, 美国) 用于 *EgrGATL1* 基因的定量 RT-PCR。以 *Egr18SrRNA* 作为内参基因, 实验设 3 个重复。结果用 Bio-Rad CFX Manager (Version 1.5.5.34) 软件进行分析。并用 GraphPad (ver 4.0) 进行作图。引物序列见表 1。

2 结果与分析

2.1 *EgrGATL1* 基因和蛋白序列结构分析

EgrGATL1 基因全长 cDNA 为 1 319 bp, 开放阅读框长 1 062 bp, 没有内含子, 编码一个 353 个氨

代谢以及氨基酸的生物合成等, 包含 8 个基因。其他还包括嘌呤代谢, 烟酸和烟酰胺代谢, 卟啉与叶绿素代谢, 碳固定与代谢以及脂肪酸代谢等(图 3)。尽管 *EgrGATL1* 高相关性共表达基因中, 可用于 KEGG 分析的基因比例不高(12.8%), 但仍能在一定程度上说明这些基因可能在代谢层面上主要参与糖代谢和氨基酸代谢, 暗示这些代谢途径与 *EgrGATL1* 作用发挥具有一定协同性。

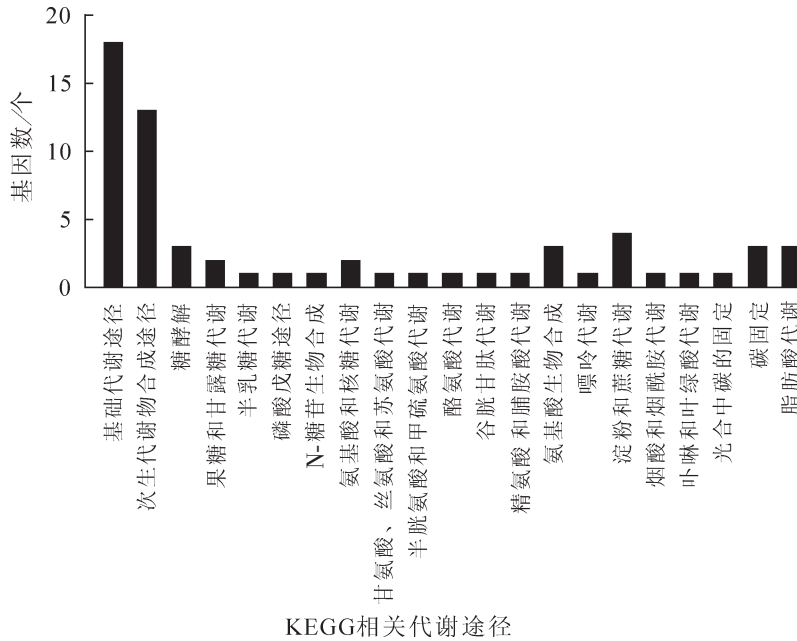


图 3 4 °C 不同处理时间下 *EgrGATL1* 共表达基因的 KEGG 分析

Figure 3 KEGG analysis for co-expression genes of *EgrGATL1* under time course treatment at 4 °C

2.3 *EgrGATL1* 的组织表达分析

EgrGATL1 在不同组织、器官中的表达有一定差异, 木质部和韧皮部中表达水平较高, 叶片中次之, 根中表达量较低(图 4)。作为 GATL 家族成员, 可能在细胞壁生物合成过程中会发挥一定作用。

2.4 低温、高盐、干旱以及脱落酸和茉莉酸甲酯处理下 *EgrGATL1* 基因表达分析

定量 RT-PCR 结果表明: 在 4 °C 不同时间处理下, 处理 2 h 后 *EgrGATL1* 表达即出现上调, 为对照 (25 °C) 的 6.8 倍, 处理 12 h 后表达量达最大, 是对照的 42.8 倍; 随着时间延长, 表达量有所下降, 但仍处于被诱导状态(图 5A)。不同低温(-8, -4, 0, 4, 8 °C)下 *EgrGATL1* 表达都被诱导, 但零上水平低温对基因诱导作用更强, 在 8 °C 时诱导表达量最高, 相对表达量是对照的 143 倍; 高温胁迫(42 °C)对 *EgrGATL1* 表达并没有明显改变(图 5B)。

在 200 mmol·L⁻¹ 氯化钠处理下, *EgrGATL1* 受高盐抑制, 巨桉叶片中基因表达随处理时间延长不断下降, 处理 48 h 后, 基因表达水平下降为对照处理的 0.02 倍(图 6A)。干旱处理前 2 d 基因表达被诱导, 随后表达水平出现了一定波动, 先是下降, 而后又有所上升(图 6B)。在 100 μmol·L⁻¹ 脱落酸处理

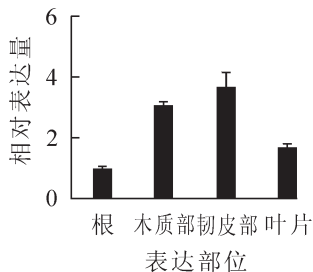


图 4 巨桉 *EgrGATL1* 基因在根、木质部、韧皮部和叶片中表达

Figure 4 Analysis of *EgrGATL1* expression in root, xylem, phloem and leaf

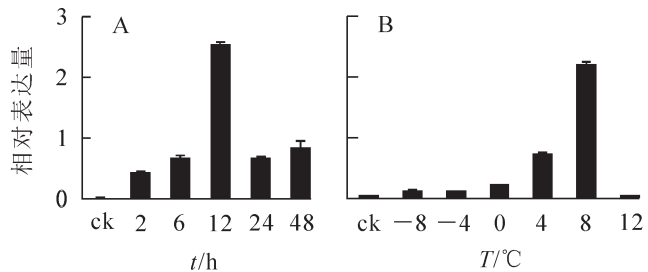


图 5 4 °C 不同时间(A)和不同温度(B)处理下巨桉中 *EgrGATL1* 基因的相对表达差异

Figure 5 Relative expression of *EgrGATL1* under time course treatment at 4 °C (A) and different temperatures (B)

下, *EgrGATL1* 表达同样随时间延长受到明显抑制。有意思的是, 脱落酸处理与盐胁迫处理, 基因受抑制的规律几乎完全同步(图 6A, 图 6C)。 *EgrGATL1* 表达对茉莉酸甲酯也有响应, 茉莉酸甲酯处理 2 h, 即可强烈诱导基因表达, 使 *EgrGATL1* 表达水平达到对照的 211.3 倍, 之后诱导作用减弱, 24 h 后表达水平仅为对照的 2.1 倍, 显示茉莉酸甲酯对 *EgrGATL1* 产生的是瞬时诱导作用(图 6D)。

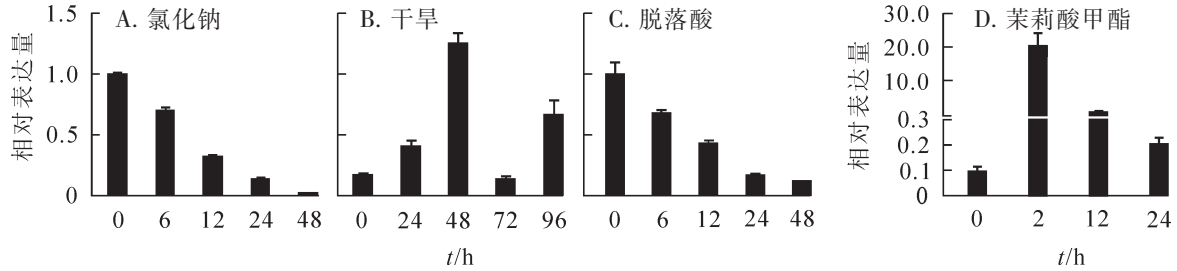


图 6 高盐、干旱、脱落酸和茉莉酸甲酯处理下巨桉中 *EgrGATL1* 基因的相对表达差异
Figure 6 Relative expression of *EgrGATL1* under salinity, drought, ABA and MeJA treatments in *Eucalyptus grandis*

3 讨论

从蛋白质序列分析可以知道 *EgrGATL1* 是一个典型半乳糖醛酸转移酶(GATL)类似基因, 在子类分类中属于 GATL-a 子组^[20]。一般认为 GATL 子类成员可能参与细胞壁中果胶或者木聚糖生物合成^[24]。如 *AtGATL1*, *AtGATL13* 和 *AtGATL16* 参与细胞次生壁形成中木聚糖生物合成^[9-10,17]; *AtGATL9* 参与果胶生物合成^[10]。这些基因的功能改变都会在一定程度上影响细胞壁的结构。也有 GATL 成员参与种皮黏液形成, *AtGATL5* 被认为调控构成种皮黏液主要成分黏性鼠李半乳糖醛酸聚糖链的大小^[25]。 *EgrGATL1* 在木质部和韧皮部中相对根和叶片的高表达现象, 也在一定程度上说明它也有可能参与植物细胞壁组分的生物合成。

不同低温(-8, -4, 0, 4, 8 °C), 低温(4 °C)不同处理时间(0, 2, 6, 12, 24, 48 h)以及干旱都能诱导 *EgrGATL1* 表达, 说明该基因在植物非生物逆境响应中可能也发挥一定作用。水稻中 7 个 GATL 基因中有 6 个受干旱诱导, 5 个受低温诱导^[19], 表明 GATL 基因参与非生物逆境胁迫响应不是孤立的现象。植物受到冷胁迫时, 细胞中混合多糖含量大幅度提高, 半乳糖醛酸和糖醛酸含量增加^[26]; 细胞壁成分中果胶和非纤维素成分往往发生积累, 其中果胶含量的提高能增强植物细胞抗压强度和细胞壁厚度, 降低细胞遭受低温危害的程度^[27-28]。干旱条件下, 植物也可能通过果胶修饰, 产生细胞壁重构作用, 提高抗旱能力^[26]。抗旱的小麦品种 *Triticum aestivum* ‘Capeiti’ 在干旱条件下, 细胞中果胶鼠李半乳糖醛酸聚糖 I (RG I) 和 II (RG II) 侧链含量大幅度增加, 而干旱敏感型品种却没有类似情况发生。果胶中 RG I 和 RG II 侧链的增加能够提高其水合能力, 增加植物的保水性能, 进而提高其抗寒性^[29]。因此, 低温、干旱条件下巨桉 *EgrGATL1* 的诱导表达极有可能是因为该基因通过参与细胞壁组分生物合成, 进行细胞壁重构来影响植物非生物逆境抗性的。细胞壁重构在植物非生物逆境响应中发挥作用的研究是目前植物抗逆研究的一个热点^[26]。在细胞壁重构过程中, 涉及大量糖代谢途径^[30-31], 低温(4 °C)不同时间处理下 *EgrGATL1* 共表达基因 KEGG 途径分析中, 各种糖代谢途径的相关共表达基因可能与 *EgrGATL1* 基因功能发挥有一定协同作用。这为 *EgrGATL1* 进一步功能研究提供了线索。

糖基转移酶还可能对植物生长调节剂的作用产生影响, 进而改变植物的生长、发育及逆境响应过程。生长素(IAA), 脱落酸, 细胞分裂素(CK), 油菜素内酯(BRs)和水杨酸(SA)等都可以被糖基转移酶糖基化而改变激素活性^[32]。细胞分裂素以核糖化的形式在木质部运输^[33]; 而拟南芥中糖基转移酶 UGT71B6 则可以通过形成脱落酸糖酯的形式使脱落酸失活, 进而调控干旱、高盐等逆境下植物的响应^[34]。本研究中脱落酸和盐胁迫对 *EgrGATL1* 基因表达都有抑制作用, 而且随处理时间变化, 基因受抑制的规律几乎完全同步。这暗示 *EgrGATL1* 有可能参与巨桉盐胁迫下脱落酸的调控, 对这一推测的证实及其相应具体调控机制的研究, 将是下一步开展的重点内容。茉莉酸甲酯处理下 *EgrGATL1* 的表达也存在瞬时诱导作用, 尽管茉莉酸甲酯的信号转导作用参与了植物干旱和高盐胁迫逆境响应过程^[35], 但它与糖基转

移酶之间的关系目前仍不清楚, 同样需要进一步研究加以揭示。

4 参考文献

- [1] YIN Yanbin, MOHNEN D, GELINEO-ALBERSHEIM, *et al.* Glycosyltransferases of the GT8 Family [J]. *Annu Plant Rev*, 2011, **41**: 167 – 172.
- [2] LAIRSON LL, HENRISSAT B, DAVIES GJ, *et al.* Glycosyltransferases: structures, functions, and mechanisms [J]. *Annu Rev Biochem*, 2008, **77**: 521 – 555.
- [3] LAO J, OIKAWA A, BROMLEY J R, *et al.* The plant glycosyltransferase clone collection for functional genomics [J]. *Plant J*, 2014, **79**(3): 517 – 529.
- [4] VOGT T, JONES P. Glycosyltransferases in plant natural product synthesis: characterization of a supergene family [J]. *Trends Plant Sci*, 2000, **5**(9): 380 – 386.
- [5] CAMPBELL J A, DAVIES G J, BULONE V, *et al.* A classification of nucleotide-diphospho-sugar glycosyltransferases based on amino acid sequence similarities [J]. *Biochem J*, 1997, **326**(3): 929 – 939.
- [6] TIWARI P, SANGWAN R S, SANGWAN N S. Plant secondary metabolism linked glycosyltransferases: an update on expanding knowledge and scopes [J]. *Biotechnol Adv*, 2016, **34**(5): 714 – 739.
- [7] PALANIYANDI S A, CHUNG G, KIM S H, *et al.* Molecular cloning and characterization of the ABA-specific glycosyltransferase gene from bean (*Phaseolus vulgaris* L.) [J]. *J Plant Physiol*, 2015, **178**(2): 1 – 9.
- [8] STERLING J D, ATMODOJO M A, INWOOD S E, *et al.* Functional identification of an *Arabidopsis* pectin biosynthetic homogalacturonan galacturonosyltransferase [J]. *Proc Nat Acad Sci USA*, 2006, **103**(13): 5236 – 5241.
- [9] BROWN D M, GOUBET F, WONG V W, *et al.* Comparison of five xylan synthesis mutants reveals new insight into the mechanisms of xylan synthesis [J]. *Plant J*, 2007, **52**(6): 1154 – 1168.
- [10] RENNIE E A, HANSEN S F, BAIDOO E E, *et al.* Three members of the *Arabidopsis* glycosyltransferase family 8 are xylan glucuronosyltransferases [J]. *Plant Physiol*, 2012, **159**(4): 1408 – 1417.
- [11] COSGROVE D J. Growth of the plant cell wall [J]. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2005, **6**(11): 850– 861.
- [12] PEAUCELLE A, BRAYBROOK S, HÖFTE H. Cell wall mechanics and growth control in plants: the role of pectins revisited [J]. *Front Plant Sci*, 2012, **3**: 121. doi: 10.338g/fpls. 2012. 00121.
- [13] CHATTERJEE M, BERBEZY P, VYAS D, *et al.* Reduced expression of a protein homologous to glycogenin leads to reduction of starch content in *Arabidopsis* leaves [J]. *Plant Sci*, 2005, **168**(2): 501 – 509.
- [14] NISHIZAWA-YOKOI A, YABUTA Y, SHIGEOKA S. Galactinol and raffinose constitute a novel function to protect plants from oxidative damage [J]. *Plant Physiol*, 2008, **147**(3): 1251 – 1263.
- [15] LAO N T, LONG D, KIANG S, *et al.* Mutation of a family 8 glycosyltransferase gene alters cell wall carbohydrate composition and causes a humidity-sensitive semi-sterile dwarf phenotype in *Arabidopsis* [J]. *Plant Mol Biol*, 2003, **53**(5): 687 – 701.
- [16] COUTINHO P M, HENRISSAT B. *Annotating Carbohydrateactive Enzymes in Plant Genomes: Present Challenges* [M]. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing Ltd., 2010: 93 – 107.
- [17] LEE C H, ZHONG R Q, RICHARDSON E A, *et al.* The *PARVUS* gene is expressed in cells undergoing secondary wall thickening and is essential for glucuronoxylan biosynthesis [J]. *Plant Cell Physiol*, 2007, **48**(12): 1659 – 1672.
- [18] KONG Yingzhen, ZHOU Gongke, AVCI U, *et al.* Two poplar glycosyltransferase genes, *PdGATL1.1* and *PdGATL1.2*, are functional orthologs to *PARVUS/AtGATL1* in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant*, 2009, **2**(5): 1040 – 1050.
- [19] LIU Jinlong, LUO Mansi, YAN Xin, *et al.* Characterization of genes coding for galacturonosyltransferase-like (GATL) proteins in rice [J]. *Genes Genom*, 2016, **38**(10): 917 – 929.
- [20] YIN Yanbin, CHEN Huiling, HAHN M G, *et al.* Evolution and function of the plant cell wall synthesis-related glycosyltransferase family 8 [J]. *Plant Physiol*, 2010, **153**(4): 1729 – 1746.
- [21] ULVSKOV P. *Annual Plant Reviews, Plant Polysaccharides: Biosynthesis and Bioengineering* [M]. New Jersey: John Wiley & Sons, 2011. DOI: 10.1002/9781444391015
- [22] 魏晓玲, 程龙军, 窦锦青, 等. 巨桉 *EgrDREB2A* 基因结构及表达特性分析[J]. 林业科学, 2015, **51**(2): 80 – 89.
- WEI Xiaoling, CHENG Longjun, DOU Jinqing, *et al.* The structure and expression characteristics of *EgrDERB2A*

- gene in *Eucalyptus grandis* [J]. *Sci Silv Sin*, 2015, **51**(2): 80 – 89.
- [23] 王亚红, 刘缙, 王玉国. 高质量提取银杏种仁 RNA 的改良方法[J]. 中国农学通报, 2010, **26**(15): 48 – 52. WANG Yahong, LIU Jin, WANG Yuguo. An improved method for RNA isolation from seeds of *Ginkgo biloba* L. [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2010, **26**(15): 48 – 52.
- [24] KONG Yingzhen, ZHOU Gongke, YIN Yanbin, *et al.* Molecular analysis of a family of Arabidopsis genes related to galacturonosyl transferases [J]. *Plant Physiol*, 2011, **155**(4): 1791 – 1805.
- [25] KONG Yingzhen, ZHOU Gongke, ABDEEN A A, *et al.* GALACTURONOSYLTRANSFERASE-LIKE5 is involved in the production of Arabidopsis seed coat mucilage [J]. *Plant Physiol*, 2013, **163**(3): 1203 – 1217.
- [26] TENHAKEN R. Cell wall remodeling under abiotic stress [J]. *Front Plant Sci*, 2015, **5**: 771. doi: 10.3389/fpls. 2014. 00771.
- [27] QU Tangdong, LIU Rugao, WANG Weilin, *et al.* Brassinosteroids regulate pectin methylesterase activity and *AtPME41* expression in Arabidopsis under chilling stress [J]. *Cryobiology*, 2011, **63**(2): 111 – 117.
- [28] DOMON J M, BALDWIN L, ACKET S, *et al.* Cell wall compositional modifications of *Miscanthus ecotypes* in response to cold acclimation [J]. *Phytochemistry*, 2013, **85**(2): 51 – 61.
- [29] LEUCCI M R, LENUCCI M S, PIRO G, *et al.* Water stress and cell wall polysaccharides in the apical root zone of wheat cultivars varying in drought tolerance [J]. *J Plant Physiol*, 2008, **165**(11): 1168 – 1180.
- [30] PAULY M, KEEGSTRA K. Cell-wall carbohydrates and their modification as a resource for biofuels [J]. *Plant J*, 2008, **54**(4): 559 – 568.
- [31] le GALL H, PHILIPPE F, DOMON J M, *et al.* Cell wall metabolism in response to abiotic stress [J]. *Plants*, 2015, **4**(1): 112 – 166.
- [32] GACHON C M M, LANGLOIS-MEURINNE M, SAINDRENAN P. Plant secondary metabolism glycosyltransferases: the emerging functional analysis [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, **10**(11): 542 – 549.
- [33] BEVERIDGE C A, MURFET I C, KERHOAS L, *et al.* The shoot controls zeatin riboside export from pea roots: evidence from the branching mutant rms4 [J]. *Plant J*, 1997, **11**(2): 339 – 345.
- [34] DONG Ting, XU Zhengyi, PARK Y M, *et al.* Abscisic acid uridine diphosphate glucosyltransferases play a crucial role in abscisic acid homeostasis in Arabidopsis [J]. *Plant Physiol*, 2014, **165**(1): 277 – 289.
- [35] RIEMANN M, DHAKAREY R, HAZMAN M, *et al.* Exploring jasmonates in the hormonal network of drought and salinity responses [J]. *Front Plant Sci*, 2015, **6**: 1077. doi: 10. 3389/fpls. 2015. 01077.