

植物多糖生物合成基因调控网络研究进展

宋 超

昆明医科大学药学院暨云南省天然药物药理重点实验室, 云南 昆明

收稿日期: 2025年4月8日; 录用日期: 2025年5月12日; 发布日期: 2025年5月23日

摘 要

植物多糖(Plant polysaccharides)是植物细胞壁的重要组成部分, 具有抗氧化、抗肿瘤、免疫调节等多种生物活性。近年来, 植物多糖在肠道健康、疾病防治以及全球粮食安全等方面的重要性日益凸显。本文综述了植物多糖的主要类型及其合成基因, 包括纤维素、半纤维素、果胶和淀粉, 并探讨了多糖合成基因的转录调控、激素与环境信号调控以及表观遗传调控机制。通过总结相关研究技术的创新, 本文为深入理解植物多糖的生物合成及其在植物生长发育中的作用提供了理论基础, 也为未来植物多糖的应用研究提供了参考。

关键词

植物多糖, 生物合成基因, 调控网络, 细胞壁, 表观遗传

Research Progress on the Gene Regulatory Networks for Biosynthesis of Plant Polysaccharides

Chao Song

School of Pharmaceutical Science & Yunnan Key Laboratory of Pharmacology for Natural Products, Kunming Medical University, Kunming Yunnan

Received: Apr. 8th, 2025; accepted: May 12th, 2025; published: May 23rd, 2025

Abstract

Plant polysaccharides are essential components of plant cell walls and possess various bioactivities, including antioxidant, antitumor, and immune-regulatory properties. In recent years, the significance of plant polysaccharides in gut health, disease prevention, and global food security has become increasingly evident. This review summarizes the major types of plant polysaccharides and their biosynthetic

genes, including cellulose, hemicellulose, pectin, and starch. It also explores the transcriptional regulation, hormonal and environmental signal regulation, and epigenetic regulation mechanisms of these biosynthetic genes. By summarizing innovations in related research techniques, this article provides a theoretical basis for understanding the biosynthesis of plant polysaccharides and their roles in plant growth and development, as well as references for future research on the application of plant polysaccharides.

Keywords

Plant Polysaccharides, Biosynthetic Genes, Regulatory Networks, Cell Wall, Epigenetics

Copyright © 2025 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物多糖是自然界中广泛存在的天然大分子,由多个单糖单位组成,具有抗氧化、抗肿瘤、抗病毒、免疫调节以及维护肠道菌群稳定等多种生物功能。近年来的研究表明,植物多糖不仅是药理活性化合物的重要潜在来源,还在现代药物开发和传统中药应用中展现出巨大的应用价值。例如,某些植物多糖已被证明能够通过调节免疫系统抑制肿瘤生长,或通过抗氧化作用延缓细胞衰老,甚至在抗炎、抗凝血和抗糖尿病等领域也表现出显著的药理潜力。此外,植物多糖对肠道菌群结构的显著影响使其在改善肠道微生态、维持肠道健康以及防治人类疾病方面具有重要意义。

植物多糖生物合成基因的研究不断深入,通过解析这些基因的功能与调控机制,人们可以更好地利用丰富的植物资源,应对全球粮食安全、能源危机和环境污染等重大挑战。本文将从植物多糖的类型及其合成基因、多糖合成基因的调控网络方面进行系统综述,以期对植物多糖的药理开发和生物合成研究提供理论依据和实践指导。

2. 植物多糖的主要类型及其合成基因

2.1. 纤维素(Cellulose)

纤维素是由 β -1,4-糖苷键连接的线性高分子多糖,是植物细胞壁的主要成分,赋予细胞壁机械强度并维持其结构完整性。纤维素的生物合成是一个由多种合酶共同调控的过程,涉及多个纤维素合酶(Cellulose Synthase A, CESA)基因的协同表达以及纤维素蛋白的组装[1]。在植物中,棉花纤维中的第一个 CESA 基因是根据其与细菌 CESA 基因的序列相似性鉴定出来的[2]。CESA 基因家族属于纤维素合酶样超家族,该超家族包括 CESA 家族和九个纤维素合酶样(Cellulose Synthase-Like, CSL)家族,它们均属于糖基转移酶-2(Glycosyltransferases-2, GT-2)超家族。这些基因通常具有包含 DDDQXXRW 基序的催化结构域,其中包含三个天冬酰胺残基、一个 QxxRW 基序和一个锌指结构域[2] [3]。CESA 蛋白具有跨膜结构域和催化结构域,跨膜结构域将 CESA 蛋白锚定在质膜上,而催化结构域则负责催化 UDP-葡萄糖的聚合反应[4]。CESA 酶不仅催化葡萄糖分子添加到生长的葡聚糖链中,还通过跨膜孔将该链转位到质外体中。植物 CESA 组装成纤维素合酶复合物(Cellulose Synthase Complex, CSC),CSC 是一个具有六重对称性的高阶寡聚体,每个 CSC 中可能包含 6 个 CESA 异源三聚体[5]。与此同时,CSL 基因编码的酶与 CESA 基因家族密切相关,它们合成细胞壁的非纤维素多糖成分,构成一个多基因家族[6]。例如,水稻细胞壁纤维素合

酶样 D4 蛋白(*OsCSLD4*)参与细胞壁多糖合成, 并在水稻生长发育中发挥重要作用, 进一步研究表明 *OsCSLD4* 还参与稻盐耐受性的调控[7]。此外, 研究发过表达玉米纤维素合酶基因(*ZmCESA42*)可提高玉米幼苗的耐热性, 平衡幼苗的生长与防御[8]。在毛果杨基因组数据库中, Suzuki 等人识别出 48 个基因模型, 这些模型编码跨膜和 DDDQXXRW 结构域, 包含与拟南芥 CESA 和 CSL 蛋白同源的完整蛋白序列[9]。Balakrishnan 等人的研究揭示了柚木纤维素合酶基因家族中 CESA 和 CSL 基因的位点特异性选择性限制, 并通过蛋白质-蛋白质相互作用网络分析, 确定了纤维素合酶基因与类黄酮 3',5'-羟化酶的共表达, 参与木质部花青素化合物的生物合成[10]。

2.2. 半纤维素(Hemicelluloses)

半纤维素是植物细胞壁中的多糖, 具有 β -1,4-连接骨架。它包括木葡聚糖、木聚糖、甘露聚糖和 β -(1,3,1,4)混合键合葡聚糖等。半纤维素在高尔基体中由 CSL 基因编码的膜定位酶合成, 这些基因与 CESA 家族基因的序列相似性较高[11]。半纤维素通过与纤维素或木质素相互作用, 增强植物细胞壁的稳定性的, 并与果胶多糖基质填充纤维素微纤维之间的间隙[12]。

木葡聚糖(Xyloglucan, XyG)在双子叶植物的初生构造细胞壁中是最为丰富的半纤维素, 占 20%~30%。木葡聚糖由高尔基体中的糖基转移酶(GTs)和乙酰转移酶合成, 随后在细胞壁中被糖苷酶和转糖基酶进一步修饰。植物中的 CSL 家族通常由约 30 至 50 个成员组成, 可分为九个亚组(CSLA~CSLH 和 CSLJ), 这些基因家族成员参与多种细胞壁多糖的合成[13]。例如, *CSLC4*、*CSLC5*、*CSLC6*、*CSLC8* 和 *CSLC12* (属于 CAZy 家族 GT2)负责合成木葡聚糖的葡聚糖主链。GT47 家族则参与木葡聚糖侧链的合成。Yu 等人的研究发现, 拟南芥中的木聚糖阿拉伯吡喃糖基转移酶 1 (*XAPT1*)能够催化形成 $\text{Arap-}\alpha(1\rightarrow2)\text{-GlcA}$ 键, 从而修饰木葡聚糖的侧链[14]。此外, *IRX8* 基因(Irregular xylem, 属于 GT8 家族)可能参与木葡聚糖还原四糖末端的合成, 通过催化形成 α -糖苷键连接的 GalA-Xyl 结构[15] [16]。GT47 家族中的某些成员还参与木葡聚糖主链的修饰。例如, 拟南芥中木葡聚糖 L 侧链半乳糖基转移酶 2 (*XLT2*)和 MUR3 (均属于 GT47A 亚支)能够对主链中的木糖残基进行半乳糖基化[17]。GT34 家族的酶负责将木糖基残基添加到木葡聚糖的主链上, 形成木葡聚糖的木糖基化结构[13] [17] [18]。FUT1 (属于 GT37 家族)则能够将岩藻糖基添加到木葡聚糖的半乳糖残基上, 进一步修饰木葡聚糖的侧链[17]。

甘露聚糖合成基因在植物细胞壁合成和功能中发挥重要作用。*CSLA* 基因属于糖基转移酶 2 (GT2)家族成员, 参与甘露聚糖的生物合成。甘露聚糖是植物细胞壁的重要组成部分, 具有维持细胞壁结构和调控植物生长发育的多种生物学功能[19]。*CSLA* 亚家族成员主要负责甘露聚糖主链的合成, 催化 GDP-甘露糖生成(1,4)- β -D-甘露聚糖。例如, 在拟南芥中, *CSLA* 基因被证实能够催化 β -甘露聚糖的合成。*CSLA* 基因家族的进化与植物对环境胁迫的适应密切相关。在铁皮石斛中, *CSLA* 基因家族成员在干旱和低温胁迫下表现出显著的上调表达, 表明其在植物抗逆性中具有重要作用[19]。He 等人的研究表明, 铁皮石斛中的 *CSLA* 家族基因在其甘露聚糖多糖的生物合成过程中起着相对主要的作用[20]。*DofCslA14* 和 *DofCslA15* 基因在铁皮石斛茎中表现出显著的高表达, 表明其在甘露聚糖合成中起着至关重要的作用[21]。此外, *CSLD* (如 *CSLD2*、3 和 5)蛋白也介导拟南芥中的甘露聚糖生物合成, 特别是在涉及尖端生长的组织(如根毛)中[22]。*CSLA* 基因家族在不同植物物种中表现出明显的分化特征, 单子叶植物和双子叶植物中的 *CSLA* 基因在序列和功能上存在差异, 这可能与植物细胞壁的结构和功能多样性有关。这些研究为开发具有更高抗逆性和生物量的作物品种提供了理论基础。

2.3. 果胶(Pectin)

果胶是植物细胞壁中结构复杂的多糖, 含有 1,4-连接的 α -D-吡喃半乳糖醛酸残基。与纤维素和半纤

纤维素类似,果胶是构成初生细胞壁的主要成分,占双子叶植物和部分单子叶植物细胞壁成分的 35% [23] [24]。在细胞壁中,果胶多糖包括同型半乳糖醛酸聚糖(HG)、木醛酸聚糖(XGA)、非半乳糖醛酸酯、鼠李糖半乳糖醛酸聚糖 I(RGI)和鼠李糖半乳糖醛酸聚糖 II(RGII)等[25]。其中, HG 是最丰富的多糖,约占果胶的 65%,而 RGI 占 20%~35%。XGA 和 RGII 是次要成分,各占不到 10% [26]。GAUT 基因编码的半乳糖醛酸转移酶(Galacturonyltransferases)是果胶多糖合成的关键酶,属于 GT8 基因家族[27] [28]。Yin 等人的研究发现,GT8 基因家族的氨基酸结构中含有一个 Glyco-transf-8 结构域,其中一些基因可能参与植物细胞壁的生物合成[29]。拟南芥中的 GAUT1 被鉴定为果胶生物合成的核心酶,其功能缺失会导致细胞壁结构异常[30]。Atmodjo 等人的研究证明,GAUT1 与 GAUT7 形成的复合体是 HG 合成的催化核心,通过蛋白质复合物实现细胞壁基质多糖的生物合成[31]。GAUT 基因家族在植物细胞壁合成、生长发育以及逆境胁迫响应中具有重要作用。拟南芥中 GAUT13 和 GAUT14 可能通过参与花粉管壁的果胶生物合成发挥冗余功能。双突变体表现出花粉管细胞壁变薄和果胶分布异常,可能导致通过雄性或雌性配子的基因传递缺陷,而回补实验则恢复了其正常表型[32]。此外,GAUT10 在拟南芥初级根中对正常果胶和半纤维素的组成至关重要,其在初级根细胞壁内合成及维持果胶多糖中也起着关键作用[33] [34]。在番茄中,GAUT4 基因的沉默导致果胶组成改变和碳分配异常,进而影响果实发育[35]。这些研究表明,GAUT 基因家族在果胶合成和细胞壁结构调控中具有重要作用。果胶是植物细胞壁的重要组成部分,其修饰过程涉及多种酶的参与。这些酶通过调节果胶的聚合度、甲酯化程度和分支结构,影响细胞壁的物理和化学性质。果胶修饰酶在植物细胞壁合成、生长发育和逆境胁迫响应中具有重要作用。通过基因敲除、回补实验、细胞壁成分分析和转录组分析等方法,可以有效验证果胶修饰酶的功能。未来的研究需要进一步探索果胶修饰酶在不同植物中的功能多样性,以发挥其在农业生产中的应用潜力。

2.4. 淀粉(Starch)

淀粉是由脱水葡萄糖残基通过分子间缩合形成的大分子,其基本单元为 α -(1,4)-连接的葡萄糖单元链,偶尔由 α -(1,6)-键支化。这些链被组织成两种聚合物:直链淀粉和支链淀粉[36]。直链淀粉的合成过程相对简单,由颗粒结合淀粉合酶(Granule Bound Starch Synthase, GBSS)通过持续延伸线性链形成。支链淀粉是淀粉中的主要聚合物,具有 α -1,4-连接的葡萄糖链,由可溶性淀粉合酶(SSs)、分支酶(BEs)和异淀粉酶型去分支酶(ISA)共同合成[37] [38]。在诸多陆地生长植物的淀粉中,直链淀粉的含量可能会根据种间差异和器官类型而出现不同。在种子、根和块茎一类的储存器官中淀粉通常含有 5%~35%的直链淀粉含量[39]。GBSS 属于葡萄糖基转移酶的淀粉合酶类,包含相互关联的 GT-1、GT-5 催化结构域,这些结构域能使用 ADP-葡萄糖作为糖基供体来延长 α -1,4-葡聚糖链[40]。GBSS 基因在不同植物中表现出显著的时空表达特异性[41]。在谷物中,GBSS 由两种亚型组成,即 GBSSI 和 GBSSII。在谷物中,GBSS 由两种亚型组成,即 GBSSI 和 GBSSII。例如,水稻中 OsGBSSII 主要在叶片中表达,其蛋白仅与水稻叶片中的淀粉颗粒结合,表明水稻叶片中的直链淀粉是由 OsGBSSII 合成的[42]。禾本科植物包含两个 GBSS 旁系同源物,即 GBSS1 和 GBSS2,其中 GBSS1 的表达仅限于胚乳和花粉粒,而 GBSS2 在营养组织和果皮中表达[43]。豌豆的 GBSSI 由两种亚型组成,即 GBSSIa 和 GBSSIb。GBSSIa 基因主要在胚中表达,而 GBSSIb 基因在叶片中高度表达。因此,GBSSIa 和 GBSSIb 基因的表达谱与谷物中 GBSSI 基因的表达谱不同[44]。淀粉合酶(SS)是淀粉生物合成途径中的核心酶之一,属于糖基转移酶 5 (GT5)家族,包含催化 Glyco_transf_5 结构域。在苦荞中,研究发现 15 个 SS 基因,包括 5 个颗粒结合型淀粉合成酶基因(GBSS)和 10 个可溶性淀粉合成酶基因(SSS)。其中,FtGBSSII-4 和 FtGBSSII-5,以及 FtSSII-2、FtSSIII-1 和 FtSSIV-2 是苦荞种子淀粉合成途径的主要同工型基因。这些基因在种子发育过程中高表达,表明其在淀粉积累中发挥重要作用。研究还发现,FtNF-YB2 可能是 FtSSs 的重要调控因子[45]。近年来,对 GBSS 和 SS 基

因的研究不断深入,揭示了其在不同植物中的表达模式和调控机制。这些研究为理解淀粉合成的分子机制提供了理论基础,也为改良作物淀粉品质提供了新的思路。

3. 植物多糖生物合成基因的调控网络

植物多糖在植物的生长发育、逆境响应和物质代谢过程中具有重要作用,其生物合成基因的表达受到多层次的精细调控。近年来,随着分子生物学和表观遗传学的发展,植物多糖生物合成基因调控网络的复杂性逐渐被揭示。

3.1. 转录水平调控

在植物多糖合成中,会有相应转录因子通过与基因启动子区域进行特异性的结合,从而起到调控生物合成基因表达的作用。在转录因子家族中,MYB 是植物中最大的多功能转录因子家族之一,其成员根据 MYB 重复序列的数量和位置分为四大类:1R-MYB、2R-MYB、3R-MYB 和 4R-MYB。这些成员广泛参与植物的整个生长发育过程,包括细胞的次生代谢、植物体内外激素信号转导、部分抗病性与其他非生物胁迫耐受性[46]-[48]。古往今来,研究者们通过对玉米展开研究,发现了第一个 MYB 基因,结果表明它还与花青素的生物合成有关。例如,在黄精属植物中,通过加权共表达网络分析(WGCNA)发现,某些 MYB 转录因子与多糖合成通路中的关键基因存在显著的共表达关系,表明它们可能通过调控这些基因的表达来影响多糖的合成[49]。NAC 转录因子家族同样在植物多糖合成中发挥重要作用。研究表明,NAC 转录因子可以通过与多糖合成基因启动子区域的顺式作用元件结合,激活或抑制基因的转录。这种调控机制在植物的细胞壁合成、逆境响应和发育过程中具有重要意义。此外,转录因子的调控功能还可能依赖于其自身的磷酸化水平和与其他转录中介复合体亚基的相互作用[50]。Wang 等人在水稻转录因子研究中发现,OsNAC25 是 OsNAC20/26 的上游调节因子和相互作用蛋白。研究结果表明,OsNAC25 和 OsNAC20/26 之间的促进和抑制机制对于维持淀粉合成相关基因的稳定表达和正常的淀粉积累至关重要[51]。

3.2. 激素与环境信号调控

植物多糖合成基因的表达不仅受到内在的转录调控,还受到激素和环境信号的精细调控。植物激素如生长素、赤霉素和乙烯等在植物的生长发育中起着关键作用,它们通过与相应的受体结合,激活下游信号通路,进而影响多糖合成基因的表达。例如,生长素可以通过调控细胞壁松弛蛋白的表达,间接影响细胞壁多糖的合成和重塑[52]。此外,环境因素如光照、温度和营养胁迫也会对植物多糖合成基因的表达产生显著影响。研究表明,植物能够通过感知外界环境信号,激活特定的信号通路,进而调节多糖合成基因的表达,以适应环境变化[53]。

近年来的研究进一步揭示了环境胁迫对多糖合成基因的调控机制。例如,在干旱胁迫条件下,植物通过调控胞外多糖合成相关基因的表达,增强抗旱能力。此外,黄精属植物中,FBA (Fructose-Bisphosphate Aldolase)和 GOLS (Galactinol Synthase)基因在叶片和根状茎中的表达差异与环境信号密切相关,表明这些基因在多糖合成中具有重要的调控作用[54]。这些发现为理解植物多糖合成基因在环境适应中的功能提供了新的视角。

3.3. 表观遗传调控

表观遗传调控在不改变物种 DNA 序列的前提下,通过核糖核酸甲基化、组蛋白的一系列修饰等来调控基因表达。近年来,表观遗传学在植物多糖合成基因调控中的作用逐渐受到关注。DNA 甲基化是一种常见的表观遗传修饰,主要通过添加甲基基团来抑制基因的转录。研究表明,植物基

因组的甲基化水平在发育和逆境响应中具有重要的调控作用[55]。组蛋白修饰也是表观遗传调控的重要机制之一。主要可以通过甲基化、乙酰化和磷酸化等修饰方法改变组蛋白的染色质结构，从而影响基因的表达性质。此前就有研究发现，拟南芥中的组蛋白修饰酶通过改变关键基因的染色质状态，调控开花时间。此外，表观遗传调控还可能通过非编码 RNA 和染色质重塑因子等机制，进一步影响多糖合成基因的表达[52]。

综上所述，植物多糖生物合成基因的表达受到多层次的精细调控，包括转录水平的调控、激素与环境信号的整合以及表观遗传机制的作用。这些调控机制相互协作，共同维持植物多糖合成的动态平衡，以适应植物的生长发育和环境变化。未来的研究需要进一步整合多组学数据，深入解析这些调控网络的分子机制，为植物多糖的生物合成和应用提供理论基础。

4. 总结与展望

植物多糖作为植物细胞壁的重要组成成分，不仅在维持植物细胞结构和功能方面发挥关键作用，还在抗氧化、抗肿瘤、免疫调节等生物活性方面展现出巨大的潜力。本文系统综述了植物多糖的主要类型及其合成基因，包括纤维素、半纤维素、果胶和淀粉，并详细探讨了这些多糖合成基因的转录调控、激素与环境信号调控以及表观遗传调控机制。纤维素、半纤维素和果胶作为细胞壁的主要成分，其合成基因通过复杂的调控网络确保细胞壁的稳定性和功能性；而淀粉作为植物的主要储能物质，其合成基因的精细调控则与植物的生长发育和逆境适应密切相关。近年来，随着分子生物学和表观遗传学的快速发展，植物多糖生物合成基因的调控机制逐渐被揭示，为深入理解植物多糖的合成过程提供了重要的理论基础。

尽管已有研究取得了显著进展，但植物多糖生物合成及其基因调控网络仍存在许多未知领域，亟待进一步探索。未来研究需关注以下关键方向：利用基因编辑技术精准改良多糖产量和品质。例如，通过编辑影响直链淀粉和支链淀粉比例的基因，可提高植物多糖的产量和品质，满足不同工业的需求；利用转录组学、蛋白质组学和代谢组学等多组学技术，深入解析多糖合成过程中的关键调控节点，构建更为全面的基因调控网络；随着合成生物学的不断发展及应用，研究者们可以设计并构建高效的多糖合成途径，以实现植物多糖的异源合成。如在微生物中构建植物多糖合成途径，为大规模生产更高价值的植物多糖提供新策略；环境响应机制：深入探究植物多糖合成基因在不同环境胁迫下的响应机制，挖掘与抗逆性相关的多糖合成关键基因。例如，研究干旱缺水、盐碱等胁迫条件下多糖合成基因的表达调控，为培育抗逆性强的作物品种提供理论依据；多糖功能开发方面，可进一步探索植物多糖在食品、医药、能源等领域的新功能应用，开发具有特定免疫调节功能的多糖类型，或利用多糖构建新型生物材料。总之，未来的研究应进一步整合多组学数据，解析这些调控网络的分子机制，并探索植物多糖在农业生产和医学领域的应用潜力，以应对全球粮食安全、能源危机和环境污染等挑战。

参考文献

- [1] Kumar, M. and Turner, S. (2015) Plant Cellulose Synthesis: CESA Proteins Crossing Kingdoms. *Phytochemistry*, **112**, 91-99. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2014.07.009>
- [2] Pear, J.R., Kawagoe, Y., Schreckengost, W.E., Delmer, D.P. and Stalker, D.M. (1996) Higher Plants Contain Homologs of the Bacterial Celsa Genes Encoding the Catalytic Subunit of Cellulose Synthase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**, 12637-12642. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.22.12637>
- [3] Nawaz, M.A., Lin, X., Chan, T., Imtiaz, M., Rehman, H.M., Ali, M.A., *et al.* (2019) Characterization of Cellulose Synthase a (CESA) Gene Family in Eudicots. *Biochemical Genetics*, **57**, 248-272. <https://doi.org/10.1007/s10528-018-9888-z>
- [4] Qiao, Z., Lampugnani, E.R., Yan, X., Khan, G.A., Saw, W.G., Hannah, P., *et al.* (2021) Structure of *Arabidopsis* CESA3 Catalytic Domain with Its Substrate UDP-Glucose Provides Insight into the Mechanism of Cellulose Synthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **118**, e2024015118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2024015118>
- [5] Ramírez-Rodríguez, E.A. and McFarlane, H.E. (2021) Insights from the Structure of a Plant Cellulose Synthase Trimer.

- Trends in Plant Science*, **26**, 4-7. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.09.010>
- [6] Daras, G., Templalexis, D., Avgeri, F., Tsitsekian, D., Karamanou, K. and Rigas, S. (2021) Updating Insights into the Catalytic Domain Properties of Plant *Cellulose synthase (CesA)* and *Cellulose synthase-like (Csl)* Proteins. *Molecules*, **26**, Article 4335. <https://doi.org/10.3390/molecules26144335>
 - [7] Zhao, H., Li, Z., Wang, Y., Wang, J., Xiao, M., Liu, H., *et al.* (2021) Cellulose Synthase-Like Protein OsCSLD4 Plays an Important Role in the Response of Rice to Salt Stress by Mediating Absciscic Acid Biosynthesis to Regulate Osmotic Stress Tolerance. *Plant Biotechnology Journal*, **20**, 468-484. <https://doi.org/10.1111/pbi.13729>
 - [8] Li, Z., Li, Z., Ji, Y., Wang, C., Wang, S., Shi, Y., *et al.* (2024) The Heat Shock Factor 20-HSF4-Cellulose Synthase A2 Module Regulates Heat Stress Tolerance in Maize. *The Plant Cell*, **36**, 2652-2667. <https://doi.org/10.1093/plcell/koae106>
 - [9] Suzuki, S., Li, L., Sun, Y. and Chiang, V.L. (2006) The Cellulose Synthase Gene Superfamily and Biochemical Functions of Xylem-Specific Cellulose Synthase-Like Genes in *Populus trichocarpa*. *Plant Physiology*, **142**, 1233-1245. <https://doi.org/10.1104/pp.106.086678>
 - [10] Balakrishnan, S., Bhasker, R., Ramasamy, Y. and Dev, S.A. (2024) Genome-Wide Analysis of Cellulose Synthase Gene Superfamily in *Tectona grandis* L.f. *3 Biotech*, **14**, Article No. 86. <https://doi.org/10.1007/s13205-024-03927-6>
 - [11] Yin, Y., Johns, M.A., Cao, H. and Rupani, M. (2014) A Survey of Plant and Algal Genomes and Transcriptomes Reveals New Insights into the Evolution and Function of the Cellulose Synthase Superfamily. *BMC Genomics*, **15**, Article No. 260. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-260>
 - [12] Scheller, H.V. and Ulvskov, P. (2010) Hemicelluloses. *Annual Review of Plant Biology*, **61**, 263-289. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112315>
 - [13] Wilson, L.F.L., Neun, S., Yu, L., Tryfona, T., Stott, K., Hollfelder, F., *et al.* (2023) The Biosynthesis, Degradation, and Function of Cell Wall β -Xylosylated Xyloglucan Mirrors That of Arabinoxylglucan. *New Phytologist*, **240**, 2353-2371. <https://doi.org/10.1111/nph.19305>
 - [14] Yu, L., Wilson, L.F.L., Terrett, O.M., Wurman-Rodrich, J., Lyczakowski, J.J., Yu, X., *et al.* (2024) Evolution of Glucuronoxylan Side Chain Variability in Vascular Plants and the Compensatory Adaptations of Cell Wall-Degrading Hydrolases. *New Phytologist*, **244**, 1024-1040. <https://doi.org/10.1111/nph.19957>
 - [15] Liu, D., Tang, W., Huang, X., Hu, J., Wang, J., Yin, J., *et al.* (2022) Structural Characteristic of Pectin-Glucuronoxylan Complex from *Dolichos lablab* L. Hull. *Carbohydrate Polymers*, **298**, Article ID: 120023. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2022.120023>
 - [16] Sterling, J.D., Atmodjo, M.A., Inwood, S.E., Kumar Kolli, V.S., Quigley, H.F., Hahn, M.G., *et al.* (2006) Functional Identification of an *Arabidopsis* Pectin Biosynthetic Homogalacturonan Galacturonosyltransferase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 5236-5241. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600120103>
 - [17] Julian, J.D. and Zabortina, O.A. (2022) Xyloglucan Biosynthesis: From Genes to Proteins and Their Functions. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 920494. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.920494>
 - [18] Drula, E., Garron, M., Dogan, S., Lombard, V., Henrissat, B. and Terrapon, N. (2021) The Carbohydrate-Active Enzyme Database: Functions and Literature. *Nucleic Acids Research*, **50**, D571-D577. <https://doi.org/10.1093/nar/gkab1045>
 - [19] Fu, W., Wang, Z., Liusui, Y., Zhang, X., Han, A., Zhong, X., *et al.* (2024) Genome-Wide Analysis of the Cotton Cobra-Like Gene Family and Functional Characterization of *GhCOBL22* in Relation to Drought Tolerance. *BMC Plant Biology*, **24**, Article No. 1242. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-05965-x>
 - [20] He, C., Wu, K., Zhang, J., Liu, X., Zeng, S., Yu, Z., *et al.* (2017) Cytochemical Localization of Polysaccharides in *Dendrobium officinale* and the Involvement of Docsla6 in the Synthesis of Mannan Polysaccharides. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article 173. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00173>
 - [21] Wang, Y., Zhao, K., Chen, Y., Wei, Q., Chen, X., Wan, H., *et al.* (2022) Species-Specific Gene Expansion of the *Cellulose synthase* Gene Superfamily in the Orchidaceae Family and Functional Divergence of Mannan Synthesis-Related Genes in *Dendrobium officinale*. *Frontiers in Plant Science*, **13**, Article 777332. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.777332>
 - [22] Verhertbruggen, Y., Yin, L., Oikawa, A. and Scheller, H.V. (2011) Mannan Synthase Activity in the CSLD Family. *Plant Signaling & Behavior*, **6**, 1620-1623. <https://doi.org/10.4161/psb.6.10.17989>
 - [23] Xiang, T., Yang, R., Li, L., Lin, H. and Kai, G. (2024) Research Progress and Application of Pectin: A Review. *Journal of Food Science*, **89**, 6985-7007. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.17438>
 - [24] Caffall, K.H. and Mohnen, D. (2009) The Structure, Function, and Biosynthesis of Plant Cell Wall Pectic Polysaccharides. *Carbohydrate Research*, **344**, 1879-1900. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2009.05.021>
 - [25] Zablackis, E., Huang, J., Muller, B., Darvill, A.G. and Albersheim, P. (1995) Characterization of the Cell-Wall Polysaccharides of *Arabidopsis thaliana* Leaves. *Plant Physiology*, **107**, 1129-1138. <https://doi.org/10.1104/pp.107.4.1129>
 - [26] Harholt, J., Suttangkakul, A. and Vibe Scheller, H. (2010) Biosynthesis of Pectin. *Plant Physiology*, **153**, 384-395. <https://doi.org/10.1104/pp.110.156588>

- [27] Cantarel, B.L., Coutinho, P.M., Rancurel, C., Bernard, T., Lombard, V. and Henrissat, B. (2009) The Carbohydrate-Active Enzymes Database (CAZy): An Expert Resource for Glycogenomics. *Nucleic Acids Research*, **37**, D233-D238. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn663>
- [28] Anderson, C.T. (2016) We Be Jammin': An Update on Pectin Biosynthesis, Trafficking and Dynamics. *Journal of Experimental Botany*, **67**, 495-502. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv501>
- [29] Yin, Y., Chen, H., Hahn, M.G., Mohnen, D. and Xu, Y. (2010) Evolution and Function of the Plant Cell Wall Synthesis-Related Glycosyltransferase Family 8. *Plant Physiology*, **153**, 1729-1746. <https://doi.org/10.1104/pp.110.154229>
- [30] Mohnen, D. (2008) Pectin Structure and Biosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, **11**, 266-277. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.03.006>
- [31] Atmodjo, M.A., Sakuragi, Y., Zhu, X., Burrell, A.J., Mohanty, S.S., Atwood, J.A., *et al.* (2011) Galacturonosyltransferase (GAUT)1 and GAUT7 Are the Core of a Plant Cell Wall Pectin Biosynthetic Homogalacturonan: Galacturonosyltransferase Complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 20225-20230. <https://doi.org/10.1073/pnas.1112816108>
- [32] Wang, L., Wang, W., Wang, Y., Liu, Y., Wang, J., Zhang, X., *et al.* (2013) Arabidopsis Galacturonosyltransferase (GAUT) 13 and GAUT14 Have Redundant Functions in Pollen Tube Growth. *Molecular Plant*, **6**, 1131-1148.
- [33] Pu, Y., Walley, J.W., Shen, Z., Lang, M.G., Briggs, S.P., Estelle, M., *et al.* (2019) Quantitative Early Auxin Root Proteomics Identifies GAUT10, a Galacturonosyltransferase, as a Novel Regulator of Root Meristem Maintenance. *Molecular & Cellular Proteomics*, **18**, 1157-1170. <https://doi.org/10.1074/mcp.ra119.001378>
- [34] Dash, L., Swaminathan, S., Šimura, J., Gonzales, C.L.P., Montes, C., Solanki, N., *et al.* (2023) Changes in Cell Wall Composition Due to a Pectin Biosynthesis Enzyme GAUT10 Impact Root Growth. *Plant Physiology*, **193**, 2480-2497. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad465>
- [35] de Godoy, F., Bermúdez, L., Lira, B.S., de Souza, A.P., Elbl, P., Demarco, D., *et al.* (2013) Galacturonosyltransferase 4 Silencing Alters Pectin Composition and Carbon Partitioning in Tomato. *Journal of Experimental Botany*, **64**, 2449-2466. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert106>
- [36] Xie, H., Ying, R., Tang, Z., Wu, C. and Huang, M. (2023) Effects of Cereal Grain Cell Wall Composition and Structure on Starch Digestion. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, **103**, 5831-5838. <https://doi.org/10.1002/jsfa.12666>
- [37] Seung, D. (2020) Amylose in Starch: Towards an Understanding of Biosynthesis, Structure and Function. *New Phytologist*, **228**, 1490-1504. <https://doi.org/10.1111/nph.16858>
- [38] Pfister, B. and Zeeman, S.C. (2016) Formation of Starch in Plant Cells. *Cellular and Molecular Life Sciences*, **73**, 2781-2807. <https://doi.org/10.1007/s00018-016-2250-x>
- [39] Waterschoot, J., Gomand, S.V., Fierens, E. and Delcour, J.A. (2014) Production, Structure, Physicochemical and Functional Properties of Maize, Cassava, Wheat, Potato and Rice Starches. *Starch-Stärke*, **67**, 14-29. <https://doi.org/10.1002/star.201300238>
- [40] Brust, H., Orzechowski, S., Fettke, J. and Steup, M. (2013) Starch Synthesizing Reactions and Paths: *In Vitro* and *in Vivo* Studies. *Journal of Applied Glycoscience*, **60**, 3-20. https://doi.org/10.5458/jag.jag.jag-2012_018
- [41] Cheng, J., Khan, M.A., Qiu, W., Li, J., Zhou, H., Zhang, Q., *et al.* (2012) Diversification of Genes Encoding Granule-Bound Starch Synthase in Monocots and Dicots Is Marked by Multiple Genome-Wide Duplication Events. *PLOS ONE*, **7**, e30088. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030088>
- [42] Dian, W., Jiang, H., Chen, Q., Liu, F. and Wu, P. (2003) Cloning and Characterization of the Granule-Bound Starch Synthase II Gene in Rice: Gene Expression Is Regulated by the Nitrogen Level, Sugar and Circadian Rhythm. *Planta*, **218**, 261-268. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1101-9>
- [43] Vrinten, P.L. and Nakamura, T. (2000) Wheat Granule-Bound Starch Synthase I and II Are Encoded by Separate Genes That Are Expressed in Different Tissues. *Plant Physiology*, **122**, 255-264. <https://doi.org/10.1104/pp.122.1.255>
- [44] Edwards, A., Vincken, J., Suurs, L.C.J.M., Visser, R.G.F., Zeeman, S., Smith, A., *et al.* (2002) Discrete Forms of Amylose Are Synthesized by Isoforms of GBSSI in Pea. *The Plant Cell*, **14**, 1767-1785. <https://doi.org/10.1105/tpc.002907>
- [45] Wang, L., Liu, L., Wu, H., Li, C., Zhao, H. and Wu, Q. (2023) Evolutionary and Expression Analysis of Starch Synthase Genes from Tartary Buckwheat Revealed the Potential Function of *FtGBSSII-4* and *FtGBSSII-5* in Seed Amylose Biosynthesis. *Crop Science*, **63**, 2925-2940. <https://doi.org/10.1002/csc2.21059>
- [46] Xiao, R., Zhang, C., Guo, X., Li, H. and Lu, H. (2021) MYB Transcription Factors and Its Regulation in Secondary Cell Wall Formation and Lignin Biosynthesis during Xylem Development. *International Journal of Molecular Sciences*, **22**, Article 3560. <https://doi.org/10.3390/ijms22073560>
- [47] Katiyar, A., Smita, S., Lenka, S.K., Rajwanshi, R., Chinnusamy, V. and Bansal, K.C. (2012) Genome-Wide Classification and Expression Analysis of *MYB* Transcription Factor Families in Rice and Arabidopsis. *BMC Genomics*, **13**, Article No. 544. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-13-544>

-
- [48] Paz-Ares, J., Ghosal, D., Wienand, U., Peterson, P.A. and Saedler, H. (1987) The Regulatory C1 Locus of Zea Mays Encodes a Protein with Homology to MYB Proto-Oncogene Products and with Structural Similarities to Transcriptional Activators. *The EMBO Journal*, **6**, 3553-3558. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1987.tb02684.x>
 - [49] Wang, R., Meng, R., Chen, X. and Meng, Y. (2023) Key Genes for Polysaccharide Synthesis Pathway from Polygonatum Based on WGCNA. *Journal of Jishou University (Natural Sciences Edition)*, **44**, 64-71.
 - [50] Zhao, S., Mo, L., Li, W., Jiang, L., Meng, Y., Ou, J., *et al.* (2023) Arginine Methyltransferases PRMT2 and PRMT3 Are Essential for Biosynthesis of Plant-Polysaccharide-Degrading Enzymes in *Penicillium oxalicum*. *PLOS Genetics*, **19**, e1010867. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010867>
 - [51] Wang, J., Zhang, H., Wang, Y., Meng, S., Liu, Q., Li, Q., *et al.* (2024) Regulatory Loops between Rice Transcription Factors OsNAC25 and OsNAC20/26 Balance Starch Synthesis. *Plant Physiology*, **195**, 1365-1381. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae139>
 - [52] Yung, W., Chan, T., Kong, F. and Lam, H. (2023) *The Plant Genome* Special Section: Epigenome and Epitranscriptome in Plant-Environment Interactions. *The Plant Genome*, **16**, e20404. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20404>
 - [53] Liu, S., He, M., Lin, X. and Kong, F. (2023) Epigenetic Regulation of Photoperiodic Flowering in Plants. *The Plant Genome*, **16**, e20320. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20320>
 - [54] Yang, L., Zhao, X., Tao, Y., Yang, Y. and Li, D. (2025) Comparative Transcriptomics Analysis-Guided Metabolic Engineering Improved Exopolysaccharide Yield by *Bacillus subtilis* HJ-1 and Its Characteristics. *Food Bioscience*, **65**, Article ID: 106055. <https://doi.org/10.1016/j.fbio.2025.106055>
 - [55] Lucibelli, F., Valoroso, M.C. and Aceto, S. (2022) Plant DNA Methylation: An Epigenetic Mark in Development, Environmental Interactions, and Evolution. *International Journal of Molecular Sciences*, **23**, Article 8299. <https://doi.org/10.3390/ijms23158299>