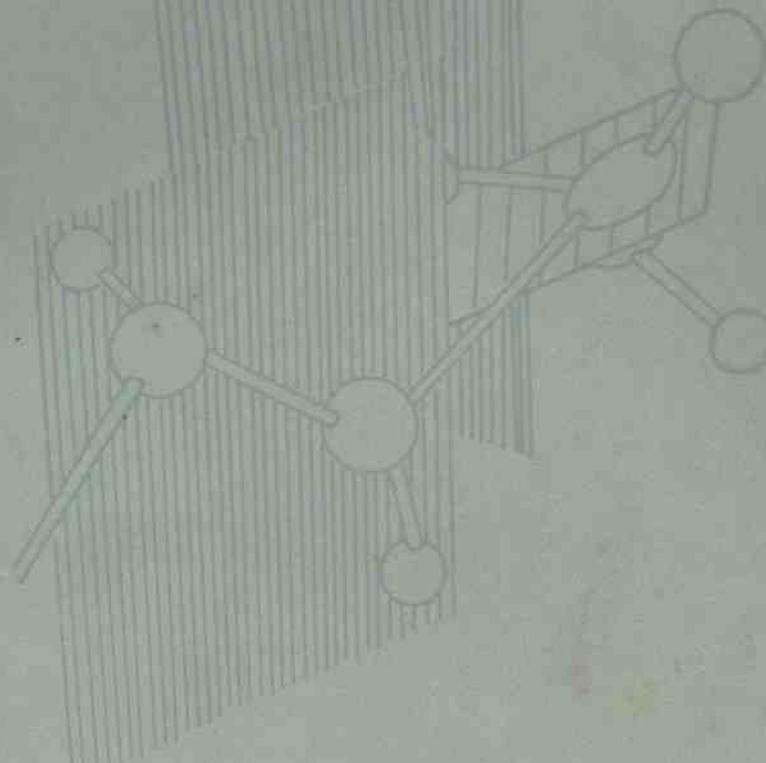


# 植物生物化学

(上册)

北京农业大学  
西北农学院主编  
山东农业大学



一九八五年二月

Q946

18/1

# 植物生物化学

## 上册

---

北京农业大学

西北农学院 主编

山东农业大学

## 主 编

华中农业大学 西北农学院

西北农学院

山东农业大学

## 编 写 单 位

(按编写章节顺序排列)

北京农业大学 贵州农学院

上海农学院

浙江农业大学宁波分校

山东农业大学

沈阳农学院

华中农学院

湖南农学院

西北农学院

南京农业大学

广西农学院

华南农业大学

## 引言

近年来生物化学发展极快，它已渗透到生物学、医学及农业科学的各个领域之中，生物化学已成为生物科学的“世界语”。在农业科学方面，作物、果树、蔬菜、遗传育种、植物病理学、昆虫学、农业化学、农业微生物学等学科越来越多地与生物化学结合起来，甚至土壤学中也产生了土壤生物化学的学科。在畜牧兽医方面生物化学与家畜营养及临床诊断的关系也极为密切。与植物有关的专业如作物遗传育种、作物栽培、果树、蔬菜、植物病理、土壤农化等学科的研究生学习生物化学是非常必要的，特别是植物生物化学，应当成为这些专业的一门重要的基础理论课。

过去植物生物化学的发展远不如微生物及动物生物化学的发展快，例如1950年以前，高等植物的许多基本代谢途径大多数引用动物或微生物作实验材料得到的资料，很少有植物本身的研究结果。但是1950年以来，植物生物化学发展较快，并且积累了大量材料，而且有些方面还是突出的，如光合作用的生化、植物病毒及根瘤菌的生化、植物凝集素、种子贮藏蛋白、植物次生物质的研究，都具有植物的特色。1981年出版的Stumpf与Conn等主编的《植物生物化学》(The Biochemistry of Plant)共计八卷，总共约有五千页，论述了植物生物化学各方面的问题，由此可见，植物生物化学内容已相当丰富了。

我们可以举一些例子说明植物生物化学的发展。以前讲述蛋白质结构时只能介绍胰岛素的一级结构及肌红蛋白与血红蛋白的空间结构，而现在我们可以举出许多种植物蛋白的一级结构，如各种凝集素(如伴刀豆球蛋白A)、豆血红蛋白、木瓜蛋白酶等。近来，几十种植物蛋白质的空间结构也已经研究清楚，如伴刀豆球蛋白A、豆血红蛋白、木瓜蛋白酶、TMV蛋白、质体蓝素、大豆胰蛋白酶抑制剂、细菌叶绿素蛋白、天花粉蛋白等等，这些大大充实了植物生物化学的内容。

现在我们对光合作用的碳循环、电子传递链及光合磷酸化等途径已经了解得越来越清楚。不但如此，植物的呼吸途径、碳水化合物代谢、脂类代谢、蛋白质及氨基酸代谢等的途径也都日益清楚，不必再借用E.Coli或动物肝脏得到的材料了，现在我们完全可以用发芽种子的代谢来阐述这些过程。

随着植物生物化学的发展，现在很多植物科学中的重要课题可以用生物化学从分子水平予以研究。例如，豆科植物与根瘤菌的共生固氮作用已经比过去了解得更为清楚，包含有下列过程：(1)首先借助于豆科植物根毛及根瘤菌胞壁荚膜上的糖蛋白使它们彼此可以相互识别。根瘤菌从而进入豆科植物的根毛，形成感染线，深入到皮层中去；(2)豆科植物在受到根瘤菌侵染后，根中的豆血红蛋白及结瘤蛋白的基因开始启动，产生大量信使RNA，当豆血红蛋白及结瘤蛋白的mRNA大量积累后，在根中翻译成蛋白质，即使根部形成根瘤。由此可见，豆科植物形成根瘤及其以后的固氮作用是由一系

列生物化学变化组成的。

植物的抗寒性、抗旱性、抗盐性及抗病性也是植物生物化学的重要内容。以抗寒性为例，现在我们已经认识到抗寒与植物的生物膜有密切关系。生物膜上的膜脂的流动性高的品种抗寒性强，反之抗寒性弱。膜中不饱和脂肪酸高的品种抗寒性强，不饱和脂肪酸低的抗寒性弱。膜上的许多种酶如ATP酶、超氧化物歧化酶等的活性也与抗寒性有密切关系。

植物的发育过程也是生物化学的重要研究内容。从生物化学的观点看，植物的发育是植物各种性状的基因在时间上和空间上顺序表达的过程，这个问题在一种菌类——盘状网柄菌 (*Dictyostelium discoideum*) 已经得到很好的说明。在高等植物方面目前也正在进行大量研究工作。

分子生物学与生物化学具有不可分隔的关系，目前植物分子生物学也在迅速发展，并出版了专门刊物——*Plant Molecular Biology*，这方面现在也已取得不少成果。例如，1983年Hall等人已从菜豆中分离出编码菜豆球蛋白 (phaseolin) 的DNA，与Ti质粒的DNA重组后，转移到向日葵的组织中去，菜豆球蛋白基因在向日葵的组织中表达出来。以后他们又将菜豆球蛋白的DNA通过载体转移到烟草愈伤组织中，愈伤组织分化成植株后，在结出的种子中出现了菜豆球蛋白，这是植物分子生物学中很突出的成就。

植物生物化学在应用方面也有很大的发展。利用电泳技术鉴定作物的品种已经在实际中使用。过去鉴定作物品种要将种子在田间分别播种，长成植株后从形态上比较它们的性状来进行鉴定。这种方法耗用土地、人力较多、时间较长。现在可以用聚丙烯酰胺凝胶电泳等方法将不同品种中的储藏蛋白分离，染色后显现出蛋白质的区带。不同作物品种具有不同的区带。我们可将这些区带编号。在鉴定作物品种时利用蛋白质区带的不同编号就可以判断它属于哪个品种。这种方法已在欧洲一些国家应用。他们并且将各种品种的蛋白质区带的编号输进电子计算机存储，只要测定某一品种蛋白质的区带后，电子计算机就可以告知是什么品种。

随着植物生物化学的迅速发展，今后将会有更多生物科学或农业科学的问题靠生物化学来解决，在理论上可以从分子水平更好地阐明它们的机理，在实际上可以利用生化技术作为有力的工具解决实际问题。我们相信我国的植物生物化学也将随着科学的发展为我国的四化建设作出贡献。

阎 隆 飞

# 目 录

## (上 册)

第一章 植物细胞的结构与功能.....	( 1 )
第一节 植物细胞壁.....	( 1 )
一、细胞壁的组分.....	( 1 )
二、细胞壁成分的代谢.....	( 7 )
第二节 细胞膜.....	( 12 )
一、细胞膜的化学组成.....	( 13 )
二、细胞膜的分子结构.....	( 19 )
三、细胞膜的功能.....	( 24 )
第三节 细胞核.....	( 28 )
一、核的化学组成.....	( 28 )
二、核的结构.....	( 29 )
三、核的功能.....	( 31 )
第四节 叶绿体.....	( 33 )
一、叶绿体的结构.....	( 33 )
二、叶绿体的化学成分.....	( 34 )
三、光合色素.....	( 36 )
四、叶绿体的功能.....	( 36 )
五、叶绿体的自主性.....	( 36 )
第五节 线粒体.....	( 38 )
一、线粒体的结构.....	( 38 )
二、线粒体的化学组成.....	( 39 )
三、线粒体内膜的呼吸链组分及分布.....	( 40 )
四、线粒体的主要功能.....	( 43 )
五、线粒体的自主性问题.....	( 54 )
第六节 微体、溶酶体.....	( 56 )
一、乙醛酸循环体的功能.....	( 56 )
二、过氧化酶体的功能.....	( 57 )
三、溶酶体.....	( 57 )
第七节 植物液泡.....	( 60 )
一、液泡的结构与组成.....	( 60 )
二、液泡的功能.....	( 61 )

<b>第八节 核糖体</b>	( 63 )
一、核糖体的组成与结构	( 64 )
二、线粒体核糖体	( 65 )
三、叶绿体核糖体	( 66 )
<b>第九节 内质网、高尔基体</b>	( 68 )
一、内质网	( 68 )
二、高尔基体	( 71 )
<b>第十节 微管与微丝</b>	( 74 )
一、微管	( 74 )
二、微丝	( 76 )
<b>第二章 植物的蛋白质</b>	( 78 )
<b>第一节 蛋白质的分离提纯和鉴定</b>	( 78 )
一、蛋白质分离提纯工作的一般特点	( 78 )
二、沉淀技术	( 79 )
三、层析技术	( 84 )
四、电泳技术	( 90 )
五、离心技术	( 94 )
六、蛋白质的纯度及其鉴定	( 97 )
<b>第二节 蛋白质的分子量及其测定</b>	( 97 )
一、蛋白质的分子量	( 97 )
二、蛋白质分子量的测定	( 97 )
<b>第三节 蛋白质分子的一级结构</b>	( 103 )
一、蛋白质一级结构的表示方法	( 104 )
二、蛋白质一级结构的测定	( 105 )
<b>第四节 蛋白质的空间结构</b>	( 114 )
一、二级结构及超二级结构、结构域	( 114 )
二、蛋白质的三级结构和四级结构	( 118 )
三、蛋白质空间结构的研究方法	( 120 )
<b>第五节 几类植物来源的蛋白质</b>	( 128 )
一、种子贮存蛋白	( 128 )
二、植物血球凝集素	( 136 )
三、蛋白酶抑制剂	( 141 )
四、植物体中的几种功能蛋白	( 144 )
五、天花粉蛋白	( 146 )
<b>第三章 酶</b>	( 149 )
<b>第一节 概述</b>	( 149 )
一、酶的化学本质	( 149 )
二、酶的作用特点	( 153 )

三、酶的命名和分类	( 157 )
第二节 酶促反应的动力学	( 162 )
一、米氏方程(底物浓度对反应速度的影响)	( 162 )
二、抑制剂对酶活性的影响	( 167 )
三、激活剂对酶反应速度的影响	( 178 )
四、pH对酶反应速度的影响	( 179 )
五、温度对酶反应速度的影响	( 180 )
六、多种底物的反应	( 181 )
第三节 酶作用的机理	( 183 )
一、酶和底物作用生成酶-底物络合物	( 183 )
二、酶的活性部位	( 184 )
三、酶和底物结合的作用力	( 184 )
四、酶加速反应的机理	( 187 )
五、酶作用机理的实例	( 192 )
第四节 别构酶	( 200 )
一、别构酶的性质和别构效应	( 200 )
二、别构酶的动力学	( 201 )
三、别构酶调节酶活性的机理	( 203 )
四、别构酶的调节功能	( 205 )
第五节 酶的提纯和活力测定	( 207 )
一、酶制剂的均一性	( 207 )
二、酶的提纯	( 208 )
三、酶的活力测定	( 212 )
第六节 固定化酶及酶分析在农业上的应用	( 215 )
一、固定化酶	( 215 )
二、酶分析在农业上的应用	( 217 )
第四章 核酸	( 220 )
第一节 概述	( 220 )
一、核酸的发现和研究简史	( 220 )
二、核酸的类别和分布	( 221 )
三、核酸的重要性	( 221 )
第二节 核酸的组分	( 223 )
一、核酸的基本组成	( 223 )
二、核苷酸	( 223 )
三、核酸中核苷酸之间的连接方式	( 239 )
第三节 核酸一级结构的测定	( 241 )
一、DNA的序列分析	( 241 )
二、RNA的序列分析	( 247 )

三、常用的工具酶.....	(248)
<b>第四节 DNA的结构 .....</b>	<b>(250)</b>
一、DNA的碱基组成 .....	(250)
二、DNA的一级结构 .....	(253)
三、DNA的二级结构 .....	(254)
四、DNA的三级结构 .....	(255)
<b>第五节 RNA的结构 .....</b>	<b>(256)</b>
一、RNA的类型和碱基组成 .....	(256)
二、tRNA的结构.....	(257)
三、rRNA的结构.....	(280)
四、mRNA的结构 .....	(281)
五、病毒RNA的结构.....	(283)
<b>第六节 核酸的性质 .....</b>	<b>(284)</b>
一、一般物理性质.....	(284)
二、紫外吸收性质.....	(284)
三、酸碱性质.....	(285)
四、沉降性质.....	(285)
五、变性、复性和分子杂交.....	(286)
六、显色反应.....	(288)
<b>第七节 核酸的分离纯化和测定 .....</b>	<b>(289)</b>
一、分离纯化核酸的一般步骤.....	(289)
二、提取核酸所需的基本试剂.....	(270)
三、DNA的分离纯化 .....	(270)
四、RNA的分离纯化 .....	(272)
五、核酸含量的测定原理.....	(275)
<b>第八节 核酸的人工合成 .....</b>	<b>(275)</b>

# 第一章 植物细胞的结构与功能

细胞是生物体的结构单位，又是功能单位。生物体内各种生化反应都在细胞内进行，也可以说细胞是生物体进行新陈代谢的基本单位。这些细胞彼此联系，互相制约，形成一个完整的有机体——植物体。因此在研究植物体内的物质代谢与能量代谢时，首先要从细胞开始，从研究细胞入手，了解生物体的一切生命活动的规律。

随着电子显微镜的发展，对细胞组成有了进一步的认识。例如线粒体、叶绿体和高尔基体的内部结构，内质网在细胞质内折叠的片状结构以及核糖核蛋白体的结构等都得到了进一步的研究。近几年来又发现了微管及微粒体。并且利用新技术与方法来观察和分析细胞内各部分的亚显微结构和分子结构、以及这些结构之间的变化过程。

随着分子生物学的发展和新技术的涌现，现代研究细胞学已深入到分子水平。把细胞的整体活动水平、亚细胞水平和分子水平三方面的研究有机地结合起来，以动态的观点来考察细胞和细胞器的结构与功能，探索细胞的基本生命活动和基本规律。从功能方面，不仅叙述细胞内各个部分的化学组成和新陈代谢动态，还要阐明它们之间的相互作用，从而根据这些结构与功能来说明生物有机体的生长、分裂、运动、遗传、变异与进化等生命现象的由来。

本章着重阐明细胞的组成结构与功能。为以后各章深入探讨生物大分子的结构与功能、有机体各种代谢反应机理及代谢调控等打下必要的基础。

## 第一节 植物细胞壁

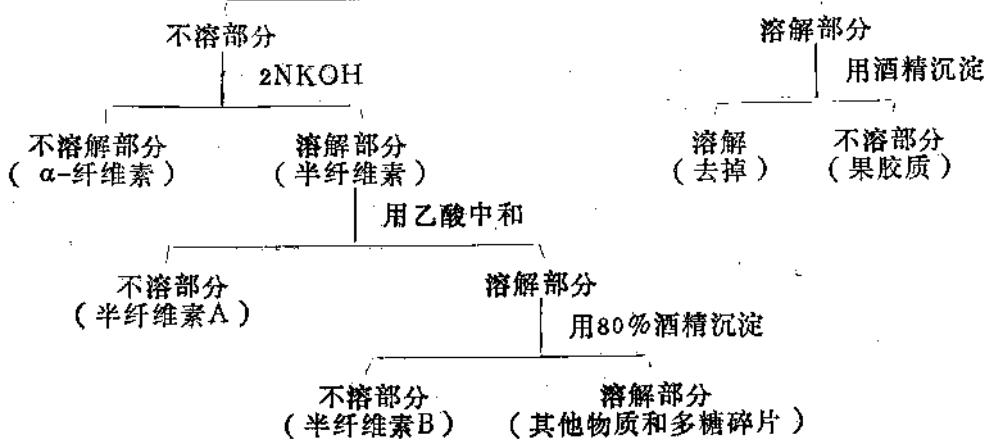
植物细胞的质膜外面有细胞壁，这是区别于动物细胞的显著特征之一。细胞壁能稳定细胞的形态，有时还复盖角质、蜡质和木栓质等物质，能减少蒸腾、防止寄生和机械损伤等，起着保护作用。

### 一、细胞壁的组成成分

植物细胞壁的化学组成可用抽提分析方法，用不同的溶剂处理，可分离出细胞壁的各种化学成分，其步骤如下：

制备细胞壁

用  $(\text{NH}_4)_2\text{C}_2\text{O}_4$  或 EDTA 溶液提取



有人分析了胚芽、鞘、茎、叶等初生壁的化学组成，得到的平均值如表 1—1 所示。

表 1—1 初生壁的化学组成

组 成	干重 (%)	鲜重 (%)
水 分		60
纤维素	30	12
半纤维素	53	21.2
果胶质	5	2
蛋白质	5	2
脂类	7	2.8

示。其中组成多糖的单糖有： $\beta$ -D-葡萄糖、 $\beta$ -D-葡萄糖醛酸、 $\beta$ -D-木糖、 $\beta$ -D-半乳糖、 $\beta$ -D-半乳糖醛酸、 $\beta$ -L-岩藻糖、 $\beta$ -D-甘露糖、 $\beta$ -L-鼠李糖、 $\beta$ -L-阿拉伯糖。其结构见图 1—1。

以上几类单糖只有 $\beta$ -L-阿拉伯糖为呋喃式环状结构，其他糖大多数为稳定的吡喃椅式构象。其中 $\beta$ -D-半乳糖、 $\beta$ -D-半乳糖醛酸和 $\beta$ -L-岩藻糖只是 $C_6$ 上基团不同（分别为 $-\text{CH}_2\text{OH}$ 、 $-\text{COOH}$ 和 $-\text{OH}$ ）。其中 $\beta$ -D-甘露糖与 $\beta$ -L-鼠李糖 $C_5$ 上的基团也不同，

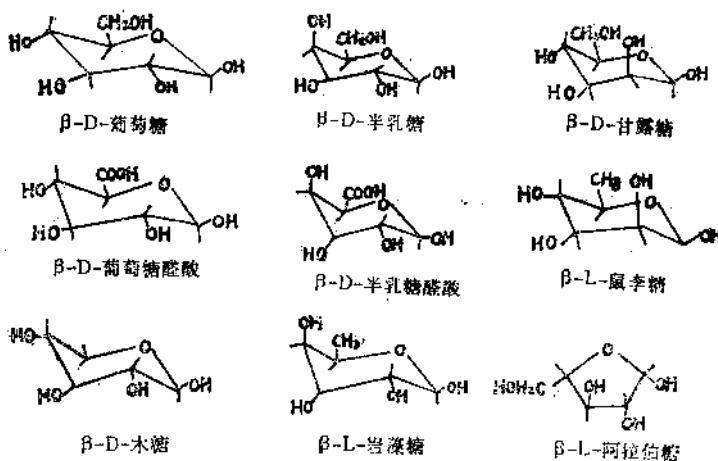


图 1—1 几种单糖的结构

前者为 $-CH_2OH$ , 后者为 $-CH_3$ 。

现将细胞壁的各种成分分别介绍如下:

### (一) 纤维素 (cellulose)

纤维素是植物细胞壁的主要成分, 是分布最广的多糖, 占植物体碳含量 5% 以上。棉花含纤维素最多, 可达 96%, 其次是亚麻、木材及各种作物的茎秆等, 都含有大量纤维素。

纤维素是由 1,000—10,000 个  $\beta$ -D-葡萄糖分子以  $\beta$ -1,4-糖苷键连接起来的一条没有分支的长链。整个分子呈带状, 又叫葡聚糖。分子量在 50,000 到 400,000 之间。大约有 40% 葡聚糖链排列极为有序。葡聚糖链是直的, 相并排列, 形成片层。同时葡聚糖链也是相互重叠的, 但在此一度空间中, 它们相互错开半个葡萄糖的长度。葡萄糖链内各葡萄糖残基通过糖苷键而相互联结, 而且葡萄糖残基前后之间是相互颠倒的, 这些链通过羟基的氢原子和氧原子之间的氢键而联结在一起, 即 C<sub>3</sub> 上的-OH 基与邻近葡萄糖残基上的环氧靠近而形成氢键。这些链间连接的稳定还靠一个葡萄糖残基上的 C<sub>6</sub>-OH 基的 H 与邻近链的葡萄糖残基之间糖苷键的 O<sub>1</sub> 之间的联接 (见图 1-2)。大量的氢键使纤维素彼此相连形成牢固的束状。每一胶束约由 60 个纤维素分子所组成, 定向排列形成网状结构, 这种结构使纤维素具有高强度和抗化学降解的能力。

大约 42 条并列的纤维素分子链组成一条直径为 35 埃的基本微纤维。细胞壁的细微结构如图 1-3 所示。

植物体内纤维素以  $\alpha$ -、 $\beta$ -、 $\gamma$ -三种形式存在。 $\alpha$ -纤维素不溶于 17.5% 的 NaOH, 为纯粹纤维素; $\beta$ -纤维素不溶于 17.5% 的 NaOH, 加酸则沉淀; $\gamma$ -纤维素溶于碱而加酸不沉淀。故可将它们彼此分离之。这种差别可能是由于纤维素结构单位的结合程度和型式不同所致。

纤维素经酸水解形成  $\beta$ -D-葡

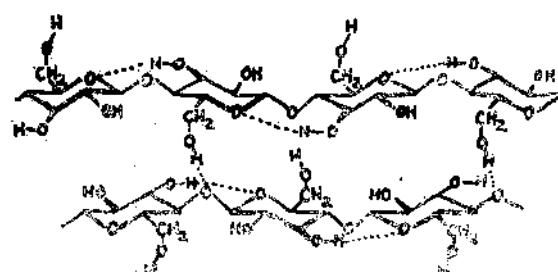


图 1-2 纤维素的  $\beta$ -1,4 连接葡聚糖链

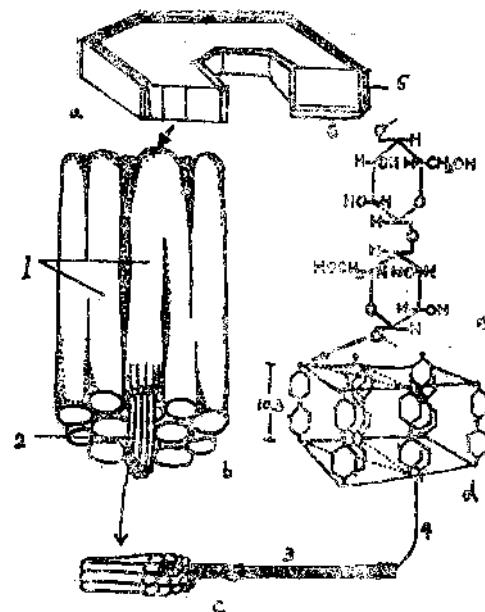


图 1-3 细胞壁的亚显微结构

a. 细胞的一部分具次生壁; b. 微丝束; c. 微纤维的一部分; d. 纤维素的二个单位细胞; e. 两个葡萄糖基; 1. 微丝束; 2. 微纤维; 3. 基本纤丝; 4. 纤维素分子; 5. 初生壁; 6. 次生壁

葡萄，经纤维素酶水解为纤维二糖，然后再在纤维二糖酶作用下，水解为 $\beta$ -D-葡萄糖。种子萌发时，纤维素酶降解种皮纤维素，有利幼苗生长。当细胞壁用酸或碱方法破碎时，除去果胶和半纤维素，残渣即为 $\alpha$ -纤维素。最近研究指出，在 $\alpha$ -纤维素水解液中不仅含有葡萄糖，还发现有蛋白质，这种蛋白质与多糖以共价键结合。

## (二) 半纤维素 (hemicellulose)

半纤维素也是细胞壁的主要成分之一。它与纤维素在化学结构上没有关系。半纤维素不溶于水，能溶于稀碱。半纤维素的成分比较复杂。不同来源的半纤维素，它们的成分也各不相同，如用稀酸水解则产生己糖和戊糖，如葡萄糖、半乳糖、甘露糖、木糖、阿拉伯糖以及葡萄糖醛酸、半乳糖醛酸和甘露糖醛酸等。有的半纤维素由一种单糖缩合而成，有的由几种单糖缩合而成。由一种单糖缩合而成的有聚甘露糖、聚半乳糖。聚甘露糖存在于谷类茎秆、松柏科木材中，聚半乳糖在次生壁中分布很多。多缩戊糖也广泛存在于细胞壁中，比较普遍的有聚木糖，存在于芦苇、松柏科木材中，可水解产生D-木糖。聚阿拉伯糖在初生壁中与果胶结合。

这些多缩戊糖和多缩己糖都是以 $\beta$ -1,4糖苷键相连接。其结构见图1—4。

此外在植物体内还存在混合聚糖，是由几种单糖缩合而成的。常见的类型有阿拉伯木聚糖、半乳甘露聚糖，葡萄糖聚糖、木葡聚糖以及阿拉伯糖半乳聚糖和鼠李糖半乳糖醛酸聚糖等。这些多糖的化学性质要比纤维素复杂得多，因为含有两种以上的糖单位，通过几种不同的糖苷键互相连接，所以结构十分复杂。它们在分子中的排列顺序尚不十分清楚。Albersheim等利用裂解细胞壁多聚物的各种酶对糖苷键具有专一性的特点进行了分析。如从一种真菌绿色木霉(*Trichoderma-Viride*)中分离出来的葡萄糖内切酶处理多糖，此种酶只作用于葡萄糖第6个C原子上无侧链的葡萄糖 $\beta$ -1,4连接键。此酶处理木葡聚糖，可裂解为二种碎片，一种碎片含有7个糖单位，另一种含有9个糖单位。然后用凝胶过滤和气相层析法分析这些碎片，发现含7个糖单位的碎片为4个葡萄糖单位和3个木糖单位，9个糖单位碎片除4个葡萄糖单位和3个木糖单位外，还有岩藻糖半乳糖各一个单位。根据以上分析可以推测葡萄糖内切酶是作用于直线联结的葡萄糖 $\beta$ -1,4糖苷键，带有木糖侧链的葡萄糖不被酶作用。

半纤维素在纤维素的基本微纤维之间搭桥，使之成为互相交织的网状结构，并且把微纤丝逐级组合起来，形成细胞壁内的高级层次上的结构(图1—5)。

不同植物体所含的半纤维素成分也不同。如小麦桔杆所含的半纤维素是由木糖、阿

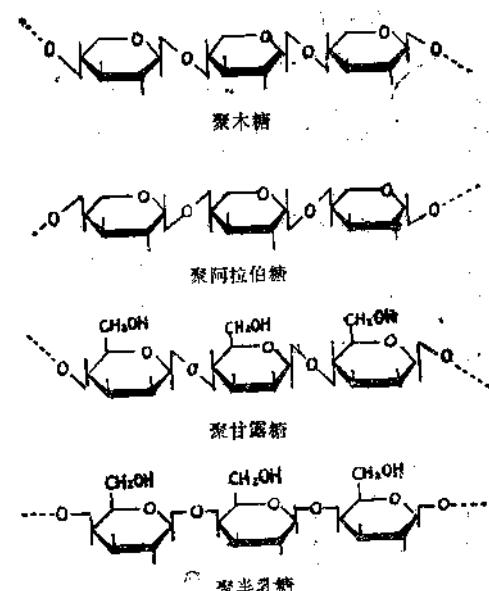


图1—4 多缩戊糖和多缩己糖的结构

拉伯糖、糖醛酸组成，其比例为 $28:1:1$ 。

半纤维素作为细胞壁的成分一起起着骨架作用。当种子发芽时，半纤维素在酶的作用下可以水解生成具有营养作用的单糖。

### (三) 果胶质 (pectins)

果胶质是细胞壁的组成部分。中胶层基本上是由果胶质组成，相邻的细胞壁被果胶质粘合在一起。如果植物组织中果胶质被分解，就会使细胞离散。在初生壁中含量很少，次生壁中更少。在水果及蔬菜中含量较多。果胶质是一类成分复杂的多糖。其化学组成因来源不同而有差别：根据其结合情况和理化性质，可把果胶质分为三类：即原果胶、果胶和果胶酸。

#### 1、原果胶 (protopectin)

主要存在于初生壁中，特别是薄壁细胞及分生细胞的胞壁。不溶于水，其结构可能是可溶性果胶与纤维素结合而成的高分子化合物。原果胶在稀酸或原果胶酶的作用下可转变为可溶性果胶。未成熟的水果是坚硬的，这与原果胶的存在有关。

#### 2、果胶 (pectin)

果胶是半乳糖醛酸甲酯及少量半乳糖醛酸通过 $1,4$ -糖苷键连接而成的长链高分子化合物。水解后产生半乳糖醛酸，分子量在 $25,000\sim 50,000$ 之间。结构见图1—6。

果胶能溶于水，水果成熟后由硬变软，其原因之一是原果胶转变为果胶。果胶在稀酸或果胶酶的作用下，在半乳糖醛酸的甲酯部分水解生成果胶酸和甲醇。

#### 3、果胶酸 (pectic acid)

果胶酸是由许多半乳糖醛酸通过 $1,4$ -糖苷键结合而成的多糖，其结构见图1—7。

果胶酸分子中含有游离的羧基，因此能与 $\text{Ca}^{++}$ 或 $\text{Mg}^{++}$ 生成不溶性的果胶酸钙或果胶酸镁沉淀，

利用这个反应可测定果胶酸的含量。水果成熟过程中，原果胶由原果胶酶作用，果胶酸盐也由酶作用，二者由不溶解状态转变成水溶性果胶，因此水果由坚变软成为成熟水果。

### (四) 木质素 (lignin)

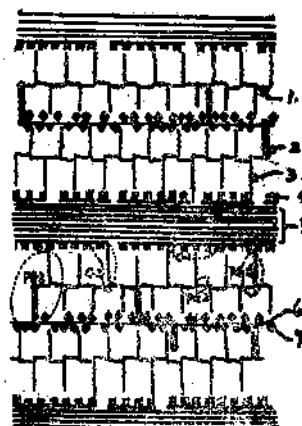


图1—5 半纤维素在组合纤维素分子中的作用 (C—1, C—2, PG—1B, PG—2, 及 PR—2为结构分析时获得的分解片段) 1、鼠李糖-半乳糖醛酸聚糖；2、阿拉糖-半乳糖聚糖；3、聚半乳糖；4、木葡聚糖；5、纤维素微丝；6、蛋白质；7、四阿拉伯糖苷。

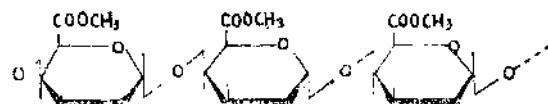


图1—6 果胶结构

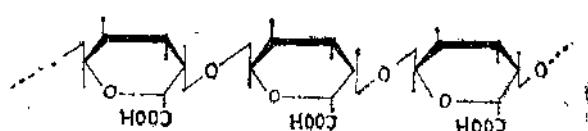


图1—7 果胶酸结构

木质素是植物木质化组织的成分，在初生壁和次生壁中的木质化地方也发现有木质素，其结构并非碳水化合物，而是芳香烃的衍生物构成的聚合物，其详细结构因植物种类而异，尚未完全清楚。它们的生物合成，都是以苯丙氨酸和酪氨酸为前体。木质素的单体为三种醇，即对-香豆醇、松柏醇和白芥子醇。木质素就是这三种醇的聚合体。其结构见图1—8。

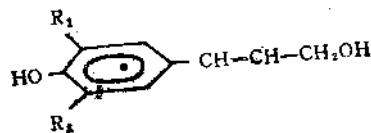


图1—8 木质素结构

$R_1 = H \quad R_2 = H$  对-香豆醇 (conmaryl alcohol)

$R_1 = H \quad R_2 = OCH_3$  松柏醇 (coniferyl alcohol)

$R_1 = OCH_3 \quad R_2 = OCH_3$  白芥子醇 (synapyl alcohol)

裸子植物以白芥子醇为主，而被子植物以对-香豆醇和松柏醇为主。木质素就是由这些单体聚合而成的网状大分子，如图1—9所示。

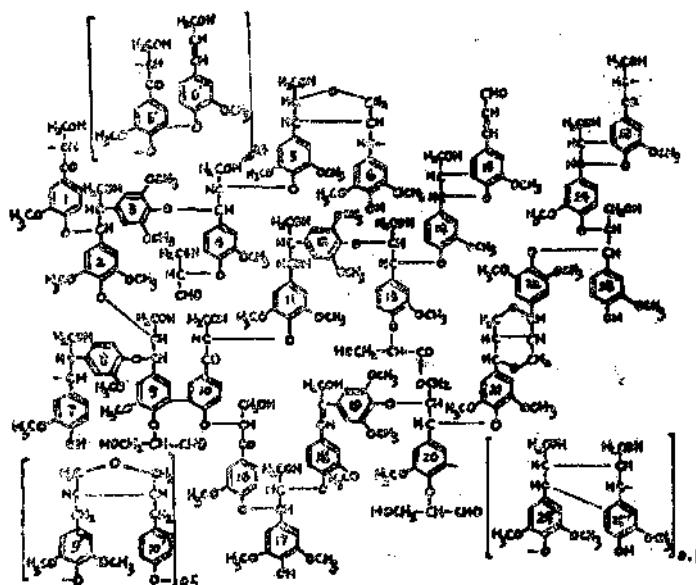


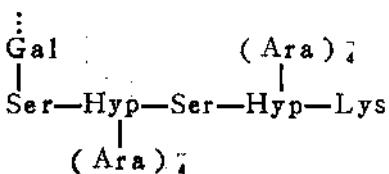
图1—9 山毛榉木质素的化学结构

具有25个不同的九碳单位，其中某些能够被括号中的双聚体所代替。  
括号下的数字为代替的比例。

### (五) 蛋白质

细胞壁蛋白质的氨基酸组成与动物体的胶原蛋白和白明胶一样，羟脯氨酸含量最高，达25%，占氨基酸残基的 $\frac{1}{4}$ 。脯氨酸的羟基化作用是在脯氨酸被结合到肽链上以后进行

的。其次是丝氨酸，约占10.62%，赖氨酸为8.7%，谷氨酸为7.34%，门冬氨酸为6.7%，脯氨酸为8.44%。1973年 Lampert等提出下面的糖与蛋白质的结合模式：



阿拉伯糖与羟脯氨酸残基以糖苷键结合，丝氨酸残基是与半乳糖基团结合。由于糖基的结合，此种蛋白能抵抗蛋白酶的降解。

Keegstra等人曾设计一个图解说明细胞壁组成成分之间的相互关系(图1—10)。

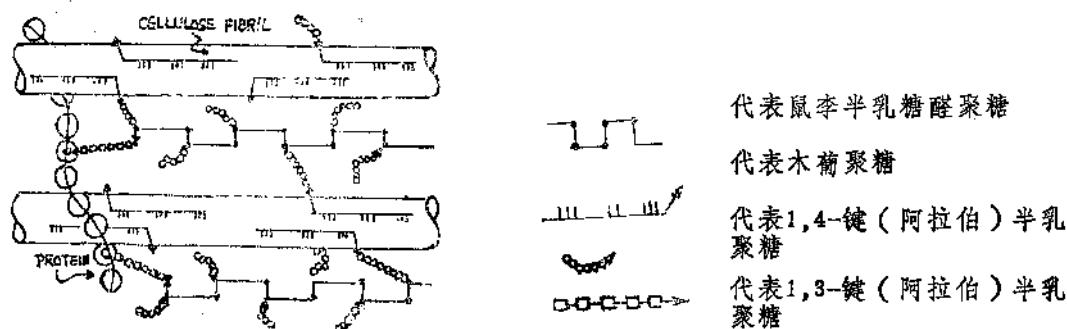


图1—10 榕树初生壁的多聚物组成成分及它们之间的相互关系

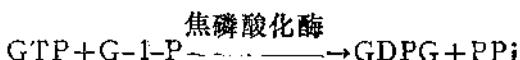
图说明：半纤维素的木葡聚糖聚合体与纤维素的葡聚糖链共结晶在二个微纤维的平面上。一些木葡聚糖链的还原性末端(不是全部的)糖苷与一些鼠李半乳糖醛聚糖的半乳聚糖侧链以 $\beta$ -1,4-键连接。鼠李半乳糖醛聚糖和结构蛋白是以半乳聚糖为桥相连接。

## 二、细胞壁成分的代谢

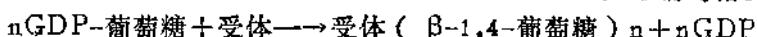
### (一) 纤维素的合成与分解

#### 1、合成

以前研究纤维素的合成都是以微生物为材料，而且参与多糖合成有关的酶也是从微生物得到的。如从链霉菌(*Streptomyces* QMB 814sp)得到 $\beta$ -1,4-葡聚糖酶。高等植物纤维素的合成至今尚未分离出纤维素合成酶，其合成途径与淀粉合成途径类似。纤维素合成的葡萄糖供体是鸟苷二磷酸葡萄糖(GDP-葡萄糖)，它由GTP与一磷酸葡萄糖反应生成：



合成中的受体是由 $\beta$ -1,4-糖苷键联结起来的小分子多聚葡萄糖。合成反应如下：

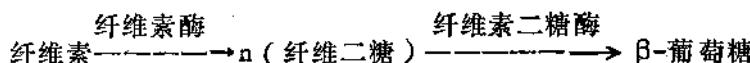


除GDP-葡萄糖外，UDP-葡萄糖也可作为供体合成纤维素。Villemez用凝胶

透过色谱法证明，在活体中纤维素的合成有核苷酸糖的参与。当次生壁发育时，将离体的棉花纤维进行培养，用放射性渗入方法发现从 UDPG 进入细胞壁纤维达到最高值。Van de Woude 等用洋葱茎实验，发现 UDPG 浓度高主要生成  $\beta$ -1,3-葡聚糖，浓度降低时合成  $\beta$ -1,4-葡聚糖，其量为  $\beta$ -1,3-葡聚糖的 10 倍。Dehmen 等人认为从 UDPG 和 GDPG 合成纤维素的有关酶存在于原生质膜上或质膜之外侧。纤维素的合成前体葡萄糖先与 GDP 结合，送出胞外，纤维素聚合酶是附着在胞膜外侧上的颗粒，酶蛋白分子的排列较有规则，这对决定纤维素在细胞壁上的走向有关（图 1-11）。

## 2、降解

天然纤维素可用无机酸水解成葡萄糖，有些微生物能产生纤维素酶分解纤维素。但是高等植物体很少发生纤维素的分解，只有少数发芽种子及其幼苗（如菠菜、玉米等）中发现有纤维素酶分解纤维素。反应如下：



### (二) 半纤维素的合成

半纤维素的合成中核苷酸的作用已得到证实，合成途径大概是由相应的 UDP- 糖合成的，产生多种聚糖物质。其合成过程的酶已有许多报导如脱氢酶、脱羧酶及异构酶。其合成过程如下：

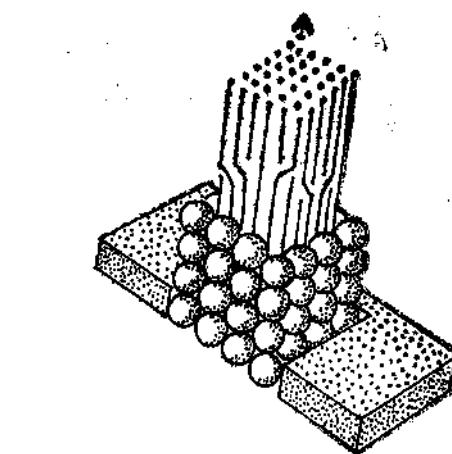
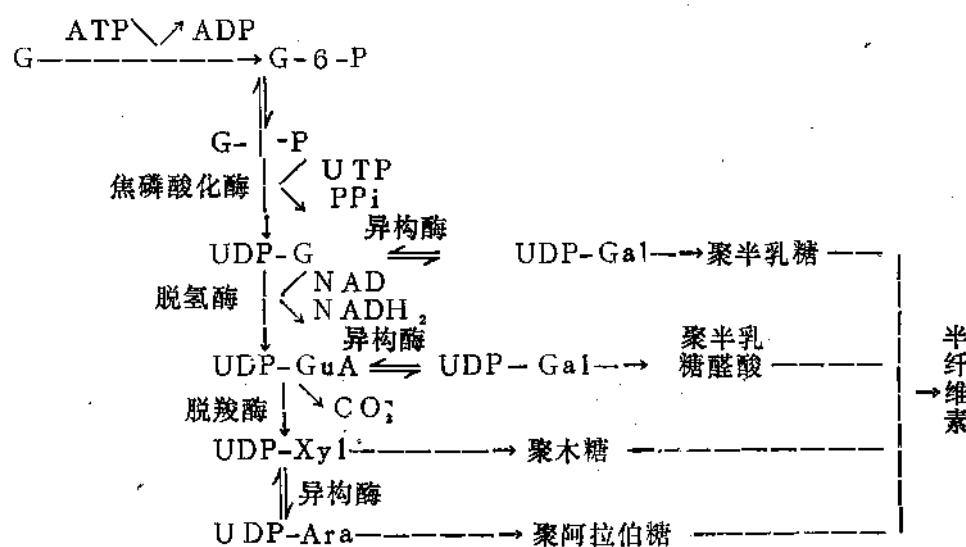


图 1—11 纤维素聚合酶在细胞膜外面的排列及纤维素分子的定向合成  
圆球表示酶蛋白分子；纵行线条为合成的纤维素分子链；上端为横切面，示纤维素分子的晶格排列；箭头为纤维素分子的走向；基部为细胞膜的一小片段。