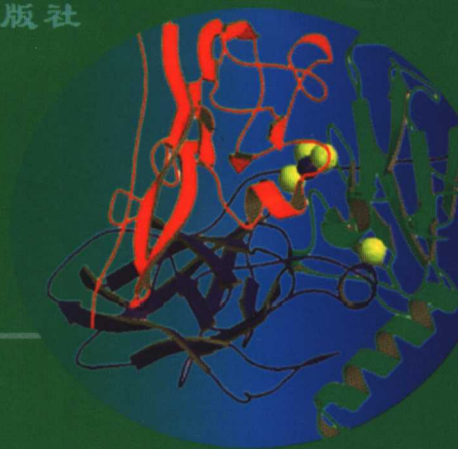


ISOLATION AND
APPLICATION OF MAIZE AND
PERENNIAL RYEGRASS
LACCASE GENES

玉米和 黑麦草漆酶基因的 分离与应用

路运才 著

黑龙江科学技术出版社



玉米和黑麦草漆酶基因的分离与应用

ISOLATION AND APPLICATION OF MAIZE AND PERENNIAL RYEGRASS LACCASE GENES

路运才 著

黑龙江科学技术出版社
中国·哈尔滨

图书在版编目 (CIP) 数据

玉米和黑麦草漆酶基因的分离与应用/路运才著.
哈尔滨: 黑龙江科学技术出版社, 2006
ISBN 7-5388-5157-7

I. 玉... II. 路 III. ①玉米-基因-分离②玉米-基因-应用③黑麦草-基因-分离④黑麦草-基因-应用 IV. Q781

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2006) 第 067452 号

责任编辑 常瀛莲
封面设计 洪 冰
版式设计 汪 涟

玉米和黑麦草漆酶基因的分离与应用
ISOLATION AND APPLICATION OF MAIZE AND
PERENNIAL RYEGRASS LACCASE GENES
路运才 著

出 版 黑龙江科学技术出版社
(150001 哈尔滨市南岗区建设街 41 号)
电话 (0451) 53642106 电传 53642143 (发行部)
印 刷 黑龙江龙新印刷有限公司
发 行 黑龙江科学技术出版社
开 本 850×1168 1/32
印 张 4.625
字 数 154 000
版 次 2006 年 6 月第 1 版·2006 年 6 月第 1 次印刷
印 数 1-1 000
书 号 ISBN 7-5388-5157-7/S·642
定 价 15.00 元

前 言

随着传统农业向现代农业的过渡,我国农作物种植结构也由二元种植结构(粮经)逐步过渡到三元种植结构(粮经饲),乃至目前的四元结构(粮经饲能)。近年来,饲料作物的种植面积和产量迅速增加,已经在种植业中占居第一位。目前,玉米已经成为超过小麦的第二大粮饲兼用作物,饲料用玉米约占全国玉米总产量的78%左右。黑麦草作为一种重要的饲用牧草,在欧洲、澳大利亚、新西兰等国家以及我国的江苏、浙江、湖南、山东等地引种良好,已成为目前农区种植最广、播种面积最大的牧草之一。优质牧草和饲料作物品种是农业和畜牧业的重要生产资料,是保障和促进畜牧业持续发展的必由之路。

木质素是地球上数量仅次于纤维素的有机物,木质素生物合成及调节在植物生长和发育中发挥重要作用;另一方面,木质素含量的多少,决定了饲料作物消化率的高低,从而会影响其饲用品质。近十几年来,人们对木质素生物合成也有了更多更深入的认识,随着木质素生物合成途径许多酶的编码基因被不断分离克隆出来,通过调控木质素生物合成途径中重要酶的编码基因的表达,抑制酶的活性,从而阻断木质素生物合成途径,降低木质素的合成量或单体组成,已经在一些转基因植株上取得了成功。漆酶是木质素生物合成中的关键酶之一,属于多铜氧化酶基因家族。因此,利用生物技术手段降低木质素含量或改变其性能,创造出高消化率的饲料作物品种,对于农业和畜牧业的可持续发展,具有十分重要的意义。

本书中的“玉米和黑麦草漆酶基因的克隆与系统发育分析”,是笔者参加和主持的中国科技部中丹(麦)政府间科技合作项目“应用基因表达谱构建技术改良饲用玉米品质(AM13 -

27NTP27)”和“玉米和黑麦草漆酶基因在饲用品质中的功能研究(AM14:12NNP8)”课题的部分研究成果,受到中国科技部和丹麦科技部 DANIDA 奖学金的资助。

所有研究结果的取得是在导师王天宇研究员、黎裕研究员的精心指导下完成的。特别是为了提高我的分子生物学理论和实验水平,积极与国外相关研究领域的研究所联系,为我提供了赴丹麦农业科学院植物生物系实验室进行合作研究的宝贵机会,为本书的顺利完成奠定了基础,积累了新的研究理论和经验。在此,谨对导师们的教导之恩表示深深谢意!在丹麦农业科学院遗传和生物技术系进行合作研究期间,Thomas Lübberstedt 博士、Torben ASP 博士在科研和生活方面给予了极大的关心和帮助,提供了实验室等一些便利条件,在实验思路、实验设计和学习上提供了悉心指导和无私帮助,在分子生物学和生物信息学的研究方法和理论上拓宽了我的视野。Thomas Lübberstedt 博士、Torben ASP 博士为人师表和平易近人的品质,更是我学习的榜样,在此表示敬意和深深谢意!另外,在异国他乡一起工作和生活的邢永忠博士后、中国农业大学的徐明良教授在实验进行中给予了极大帮助,耐心传授实验心得和经验,并在百忙中给予生活上的照顾。

在博士论文审阅和答辩时,中国农业科学院作物科学研究所的董玉琛院士、辛志勇研究员、景蕊莲研究员、王晓鸣研究员,中国科学院遗传与发育研究所的程祝宽研究员、储成才研究员,中国农业大学的李建生教授、徐明良教授,中国农业科学院生物技术研究所的王志兴研究员等,对我研究工作提出了指导性建议。借本书出版之际,向指导和帮助过我的诸位专家们,致以由衷的感谢和崇高的敬意!

全书共分六章,分别对牧草和饲料作物的消化率及木质素和漆酶的研究进展、漆酶的性质与功能、植物漆酶的系统发育关系、多年生黑麦草漆酶基因的克隆与分析、玉米漆酶基因的克

隆、定位及特征分析等方面进行了深入、系统的研究及阶段性总结,为利用遗传工程改良牧草和饲料作物的饲用品质提供理论指导。本书在内容上偏重于植物分子生物学和生物信息学,但其基本原理和方法仍具有一般性,可供从事饲料作物遗传与改良,以及植物生物技术专业研究生和研究人员参考。

本书的出版承“黑龙江大学博士文库基金”资助,为此笔者表示由衷的谢意。

由于业务水平的限制,书中一定存在一些缺点和错误,敬请有关专家、同仁和广大读者批评指正。

路运才

2006年5月

目 录

第一章 绪论	(1)
一、牧草和饲料作物的干物质体外消化率	(2)
二、木质素的组成、合成途径及其基因工程	(8)
三、生物信息学及其应用	(16)
四、分子系统发育的研究进展	(24)
第二章 漆酶的性质、功能及应用	(30)
第一节 漆酶的来源与性质	(30)
一、漆酶的来源	(31)
二、漆酶的分子与生化特性	(33)
第二节 漆酶活性位点的结构及反应机理	(34)
一、漆酶的结构特征	(34)
二、漆酶的催化机理	(38)
第三节 漆酶的功能	(40)
一、漆酶的负调控	(40)
二、植物漆酶的功能	(41)
三、漆酶与病原菌毒力及其防御功能	(42)
第四节 漆酶的应用	(43)
一、漆酶的去木质素作用	(43)
二、生物除污	(44)
三、漆酶在可再生能源中的应用	(44)
第三章 植物漆酶的比较分析	(46)
一、材料与方法	(46)
二、结果与分析	(53)
三、小结	(66)
第四章 多年生黑麦草漆酶基因的分离与分析	(68)

第一节 黑麦草的特性及应用	(68)
第二节 多年生黑麦草漆酶基因的分离与序列分析	(69)
一、实验材料	(69)
二、实验方法	(69)
三、结果与分析	(79)
四、小结	(87)
第五章 玉米漆酶基因的分离、定位及特征分析	(88)
第一节 饲用玉米的研究进展	(88)
一、饲用玉米的种类及特点	(88)
二、国内外饲用玉米研究进展	(39)
第二节 玉米漆酶基因的分离及特征分析	(91)
一、实验材料	(91)
二、实验方法	(91)
三、结果与分析	(97)
第三节 玉米漆酶基因的染色体初步定位	(112)
一、实验材料	(112)
二、实验方法	(112)
三、实验结果	(112)
第六章 总结与讨论	(116)
一、植物漆酶基因的结构与功能分析	(116)
二、漆酶的功能与应用	(116)
三、黑麦草漆酶基因片段	(117)
四、玉米漆酶基因片段的分离及其定位	(117)
附录 主要试剂及培养基配方	(119)
参考文献	(122)

第一章 绪 论

随着传统农业向现代农业的过渡,我国农作物种植结构也由二元种植结构(粮食作物、经济作物)逐步过渡到三元种植结构(粮食作物、经济作物、饲料作物),乃至目前的四元结构(粮食作物、经济作物、饲料作物和能源),饲料作物已经在种植业中占居第一位。玉米不仅是重要的粮食作物,而且成为饲料工业及生产化工的主要原料。牧草和饲料作物品种是农业和畜牧业的重要生产资料,是保障和促进畜牧业持续发展的必由之路。近年来,饲料作物的种植面积和产量迅速增加。目前,玉米已经成为超过小麦的第二大粮饲兼用作物,饲料用玉米约占全国玉米总产量的78%左右(盛良学等,2002)。黑麦草作为一种重要的饲用牧草,在欧洲、澳大利亚、新西兰等国家以及我国的江浙、湖南、山东等地引种良好,已成为目前农区种植最广、播种面积最大的牧草之一。

牧草和饲料作物品种品质的好坏不仅影响家畜的采食量,而且还影响家畜的生长发育及生产性能。研究表明,牧草和饲料作物品种的消化率是衡量其饲用品质好坏的主要指标之一。如何提高单位面积的可消化干物质产量,提高其畜产品转化率,是今后牧草和饲料作物品种育种的重要课题。本书主要通过利用生物技术、生物信息学相关知识分离玉米和黑麦草漆酶基因及植物漆酶的比较分析,来探索影响牧草和饲料作物品种消化率的木质素生物合成机制,以期利用遗传工程进行牧草和饲料作物品种改良提供依据。

一、牧草和饲料作物的干物质体外消化率

畜牧生产实际上是家畜消化和利用饲料的各种营养成分，将饲料转变成肉、乳和其他有价值产品的一个过程。所以牧草和饲料作物的干物质体外消化率（In vitro dry matter digestibility, IVDMD）是评价牧草和饲料作物品质优劣的最主要指标之一。反刍动物的瘤胃如同一个容量巨大的发酵罐，微生物系统将细胞壁中复杂的多糖物质降解为简单的化合物，以利于哺乳动物的消化系统进一步吸收。反刍动物维持自身能量需求和瘤胃容量能力限制了每天消化的饲料数量。因此，饲料消化率的微小改良将会显著地增加动物的能量摄取效率，从而使得动物日产奶量或产肉量呈现指数增长，如图 1-1（Vogel and Moore, 2001）。由于反刍动物自身特殊的消化生理特点，其饲粮中需要有大量的粗饲料，一般占饲粮总量的 30%~100%。通常使用较多的粗饲料，包括青贮（或饲用）玉米、多年生豆科或禾本科牧草及农作物秸秆等。其中，青贮玉米又因其较高的产量、消化率、能值及易收获、易饲喂等特点，在反刍动物的粗饲料供应中占有重要地位。我国目前的养牛业中，整株玉米青贮或秸秆青贮是主要的粗饲料。在北美，1997 年美国大约有 230 万 hm^2 玉米用于青贮；在欧洲，法国和德国是最大的青贮玉米生产国，每年用于青贮的玉米分别为 157 万 hm^2 和 132 万 hm^2 ，是其玉米种植总面积的 48% 和 78%。我国大约每年有 2 亿 t 小麦秸秆，大部分被焚烧（秦世平，2001），主要是因为小麦秸秆的粗纤维含量高达 35%~50%，并且其中的纤维素和木质素的存在，使得动物难以消化和利用。多年生黑麦草的营养价值很高，在抽穗期收获，其干物质中粗蛋白含量高达 13% 以上，粗纤维在 24% 以下，适口性好，不但是牛、羊、兔、鹅等草食畜禽的优质青饲料，而且还可以用做猪、鱼等的青饲料（杨志刚，2002）。

长期以来，人们在改善秸秆的适口性、提高消化率、增加营

养价值方面进行了大量深入的研究和生产实践,取得了一定的进展,主要包括秸秆的氨化、碱化、酶制剂发酵处理、微生物发酵处理及调控动物瘤胃内环境等。这些方法虽能有效地提高秸秆的消化利用率,但成本较高,生产实践应用很少。

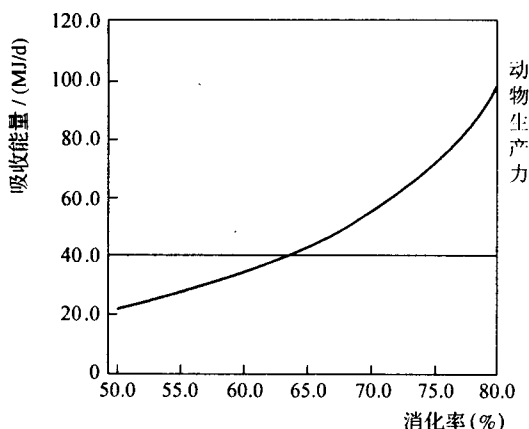


图 1-1 动物生产力随饲料消化率的提高呈指数增长

可消化能 (Digestible energy, DE) 进食量值是一个 300 kg 肉牛每天的进食量 (引自 Vogel and Moore, 2001)

Fig. 1-1 Animal productivity increase exponentially with improvements in forage digestibility

Digestible energy (DE) intake values are for a 300 kg beef steer (From Vogel and Moore, 2001)

(一) 饲料作物消化率测定方法

目前常用的粗饲料评价方法,主要有直接测定饲料营养成分评定饲料营养价值和通过饲料有效养分评定饲料营养价值,也有人划分为体内 (*In vivo*) 法和体外 (*In vitro*) 法两种。体外法与体内法相比,具有操作简易、标准化等优点,逐渐成为反刍动

物营养学家的研究重点 (唐一国等, 2002)。

1. 直接测定饲料营养成分评定饲料营养价值的方法

Van Soest (1963) 提出了洗涤系统分析法。该方法用中性洗涤纤维 (Neutral detergent fiber, NDF)、酸性洗涤纤维 (Acid detergent fiber, ADF)、酸性洗涤木质素 (Acid detergent lignin, ADL) 作为指标来代替粗纤维素。由于该方法可将不溶解的木质素和纤维素分开, 并能比较准确地把饲料按照反刍动物瘤胃微生物的可利用性分开, 因而得到了广泛应用。诸多的研究表明, 酸性洗涤纤维 (ADF) 包括木质素和纤维素, 其含量受环境因子、光周期、植株发育阶段等因素的影响。一般来说, 随着牧草生育期的推迟, 木质素含量不断增加。Walloce 等 (1970) 指出, 木质素含量与牧草消化率之间有着比其他任何成分都密切的关系, 木质素可作为测定牧草消化率的内源性指示剂。然而, 由于未成熟的木质素可以部分地被消化, 因此, 木质素作为内源性指示剂仍有一定的局限性。随着近代分析技术的进步与迅猛发展, 一些精密分析仪器, 如氨基酸自动分析仪、原子吸收光谱仪、高效液相色谱仪、紫外分光光度计等的应用, 使饲料养分的分析越来越精细、准确和快速。Norrins 等 (1976) 首次将红外反射光谱法 (near infrared reflectance spectroscopy, NIRS) 应用于牧草养分的测定, 显示出了巨大的潜力, 单色扫描仪的发明使 NIR 的测定更为精确 (Shenk & Hoover, 1976)。近红外光谱能快速准确的估测牧草成分, 它已成功地应用于估测豆科植物、草原牧草和草根的化学合成 (Marten et al., 1984) 及牧草体外瘤胃干物质和纤维素的消化率。Wilman (1996) 已成功地将 NIR 技术成功地应用到青贮饲料及其他饲料的测定中, 主要包括反刍动物对饲料的消化率及细胞壁的降解率的评价。白琪林等 (2006) 通过近红外漫反射光谱法测定玉米秸秆体外干物质消化率, 建立了适合不同品种类型、不同生长发育时期和不同部位, 而且适配范围广的近红外漫反射光谱 (NIRS) 测定玉米秸秆体外干物质消化率

(IVDMD)的稳定校正模型。应用 NIR 分析技术作为一种定量分析法,有很多优点:一是测定时无需称样,可以连续地进行分析;二是样品制备简单,只需粉碎,对样品无损耗;三是测定速度快,只需几秒钟或几分钟即可完成,且一次可完成多个成分的测定等。因此, NIR 分析技术,已引起化学和分析测试工作者的普遍重视。但由于 NIR 法的仪器价格昂贵,数据处理相对复杂,使得其应用领域受到了限制。

2. 通过饲料有效养分评定饲料营养价值的方法

饲料中各营养物质的含量只代表饲料本身,而不能反映饲料进入动物体内。因此,通过动物活体消化试验和体外瘤胃发酵两步法等评价饲料营养价值,则显得更为客观、真实。但因操作烦琐、费用高、测定时间长等不足和理论上的缺陷,加上受家畜种类等的影响,所以受到限制。

5

(二) 饲料作物细胞壁的组成、发育与分布

Van Soest (1967) 研究发现,由于细胞内容物是可以 100% 消化的成分,牧草的消化率主要取决于细胞壁的可消化性。大部分草本植物的生物质能量位于植物细胞壁中。由于作物的成熟度和种类的差异,细胞壁包含了 40%~80% 的生物质能源 (Vogel and Moore, 2001)。细胞壁主要包括纤维素、半纤维素、果胶等多糖类物质以及少量的蛋白质和矿物质。多酚聚合物木质素是细胞壁中另一类主要的成分。牧草细胞壁中含有 1%~2% 的羟基肉桂酸 (阿魏酸和 *p*-香豆酸),其中阿魏酸和阿拉伯木聚糖相互交连形成木质素。随着植株的成熟,细胞壁成分发生了较大变化,蛋白质含量由 10% 到非常低的浓度,而木质素由最初几乎未到 20%~30% 的水平。纤维素是组成草本植物细胞壁的主要成分,代表了约 50% 的多糖类物质。在此必须强调的是,由于采用的分析方法的差异,使得很多关于农业生产上重要的牧草和豆科类物种的细胞壁浓度和组成的文献是不准确的。较早的有关细胞壁组成的数据,主要是利用酸水解和色谱法测定中性糖以及

分光光度法测定酸性糖来计算总细胞壁中的多糖 (Theander et al. 1995)。木质素浓度是基于非水解残留物多少来确定 (Klason lignin, 硫酸木质素)。非常典型的是, 农业科学家们在牧草和豆科作物上应用的洗涤系统分析法 (Van Soest, 1994)。大多数果胶通过洗涤系统中的第一步被溶解掉, 使得中性洗涤纤维 (Neutral Detergent Fiber, NDF) 分离出来。大部分纤维素、半纤维素和木质素是通过 NDF (中性洗涤纤维), ADF (酸性洗涤纤维) 和 ADL (酸性洗涤木质素) 含量的差异来测定。在 NDF (中性洗涤纤维), ADF (酸性洗涤纤维) 操作步骤中, 由于蛋白质和半纤维素的不完全溶解, 使得通过污染物来计算二者的含量存在一定误差。由于牧草中果胶的含量较低, 使得 NDF 的评价基本准确; 而豆科作物中果胶含量较高, 使得 NDF 方法过低地评价了细胞壁浓度。由于污染物问题的存在, 在利用洗涤系统进行评价纤维素和半纤维素时必须引起注意。然而, 更严重的错误是, 与 Klason lignin (硫酸木质素) 方法相比, 通过测定 ADL 的洗涤系统, 在牧草中低估了木质素含量 2~4 倍, 在豆科作物中则低估了 30%~100%。诸多的研究表明, 硫酸木质素是进行草本植物木质素定量分析较准确的方法 (Kondo et al., 1987; Hatfield et al., 1994; Lowry et al., 1994; Jung et al., 1999)。

一般说来, 随着植株的成熟, 草本植物生物质也随着细胞壁浓度和木质素比例的变化而增加。但是, 这种变化并不是发生在所有的组织中。紫花苜蓿的一些组织, 如表皮、厚角组织、绿色组织、次级韧皮部、形成层、原生木质部薄壁组织等从不发生木质化 (Engels and Jung, 1998)。然而, 其中一些组织, 如表皮和厚角组织, 确实在成熟过程中使细胞壁变厚。紫花苜蓿拥有一个独特的组织——初级韧皮部, 能够形成非常厚的次级壁, 含有极其丰富的纤维素, 却没有木质素。紫花苜蓿的厚角组织中富集果胶。豆科作物的茎组织细胞壁中的大部分物质位于木质部组织, 该部位含有大量的纤维素、半纤维素和木质素形成厚壁。该木质

部组织随着双子叶植物形成层的形成,在茎组织中所占的比例也持续增加。如果豆科作物经过遗传改良后可以改变包括茎在内的组织比例,那么细胞壁的组成就将发生显著的改变。一些作物中,例如豆科作物的叶组织比茎的 IVDMD 高,因此增加整个植株牧草的品质选拔,会造成叶与茎比例的改变。豆科作物中低木质素的选拔,会造成 IVDMD 增加,但茎/叶比会增加 18% ~ 53%,使得牧草产量减少 11% ~ 22% (Kephart et al., 1989)。相反,禾本科牧草得叶与茎的 IVDMD 类似,于是选拔对叶/茎比例基本不产生影响。

在可消化干物质水平基本相同时,家畜对禾本科牧草的采食量及其日增重都较苜蓿草低,这是因为禾本科牧草的可消化养分多来自纤维的消化,其过程比吸收可溶性养分慢;而苜蓿的进食、消化和吸收过程较快。所以两种日粮相比,家畜每天从苜蓿草获得的消化养分要更多一些。

7

(三) 高消化率饲料作物育种研究现状

随着现代生物学技术、分析化学及瘤胃发酵技术的快速发展与应用,使得从遗传学的角度来改良饲料作物的营养价值成为可能。育种人员可以在短时间内筛检数以千计的大量样品,且能重复印证其实验结果。提升 IVDMD 有 2 种主要方法:有性繁殖品种的表型轮回选择与无性繁殖物种杂交的后代营养株或杂种的单株选择。在我国已经选育出了一大批优质的饲料作物品种,如中国农业大学选育的高油 115、高油 116、中农大 67 等;吉林省农业科学院玉米所选育的高油新品种吉油 119、吉油 1 号、吉油 18 等品种。Smith 等 (1993) 在美洲狼尾草和象草的杂交后代群体中标记出 15 个数量性状位点,其中 9 个位点分别同 IVDMD、纤维含量、蛋白质相关;另外 6 个位点与多个性状相关。Lübberstedt 等 (1997) 在玉米中标记出 11 个数量性状位点与 IVDMD 有关,并标记出有 13 个数量性状位点与粗蛋白含量有关。

二、木质素的组成、合成途径及其基因工程

木质素是地球上在数量上仅次于纤维素的有机物，占生物圈有机碳的 30% (Boerjan et al 2003)，广泛存在于维管植物中。木质素是木质部细胞壁的主要成分之一，单子叶植物（禾本科植物）为 14%~25%。木质素大量存在于纤维、木质导管和管胞次生细胞壁中，与纤维素及半纤维素一起形成植物骨架的主要成分 (Boerjan et al 2003)。木质素可由环境因子，如机械胁迫和病虫害侵袭等合成；树木为了结构支持和长距离水分运输，也合成大量的木质素。木质素含量是造纸业的一个重要指标，因为必须通过剧烈的化学处理才能将木质素从纤维素中除去。该过程耗费大量的人力、物力和财力，且造成较大的环境污染。因此，进行林木遗传改良，以减少木质素就变得尤为关键。同样，细胞壁木质化程度也是食草动物消化率的限制因子，木质素的存在降低了饲料的营养价值。当然，高的木质素含量能增加木材的热值，所以，当木材作为燃料使用时，木质素又是一个优良特征。由此可见，深入探索并掌握木质素生物合成的机制及途径，具有重要的社会价值和经济效益。

截至目前，开展木质素生物合成途径的研究已经有一个世纪之多，但是在过去的 10 年中经历了多次修正 (Boerjan et al., 2003)。20 世纪 90 年代以后，利用分子生物学技术研究木质素的生物合成，是木质素研究最为活跃的领域，尤其是如何调控细胞壁中木质素的含量和组成，以及在木质素生物合成途径中一些关键酶的作用成为研究者极为关注的焦点 (Whetten and Sederoff, 1995; Baucher et al., 1998; Boudet, 2000; Boerjan et al., 2003)。近些年来，大量的研究证实，漆酶及其漆酶类氧化酶的活性与细胞壁的木质化有关 (Bao et al., 1993; Davin et al., 1992; Driouich et al., 1992; Katayama et al., 1992; Savidge and Udagama-Randenlya, 1992; Sterjiades et al., 1992)。来源

于苯丙氨酸的木质素前体——肉桂醇，经过聚合成为一个复杂的酚类聚合体，在细胞壁，尤其是维管束组织形成基质 (Dean and Eriksson, 1992; Lewis and Yamamoto, 1990)。研究表明，木材中也有大量的木质素存在，给造纸工业带来了极大的麻烦，通常利用化学方法才能除去。因此，木质素的化学特性和降解也具有很大的商业意义。

(一) 木质素的分布与组成

大量的研究证实，在维管类植物（蕨类植物、被子植物和裸子植物）中均有木质素存在。根据木质素单体甲基化位置及程度的不同分为香豆醇 (coumaryl alcohol)、松柏醇 (coniferyl alcohol) 和芥子醇 (sinapyl alcohol)。微量自动放射术和紫外微量光谱测定法表明，不同木质素单体也分为 3 种类型：由紫丁香基丙烷结构单体聚合而成的紫丁香基木质素 (Syringyllignin, S-木质素)、由愈创木基丙烷结构单体聚合而成的愈创木基木质素 (Guaiacyllignin, G-木质素) 和由对-羟基苄基丙烷结构单体聚合而成的对羟基苯基木质素 (Hydroxy-phenyllignin, H-木质素)。裸子植物主要为愈创木基木质素 (G)；双子叶植物主要含愈创木基-紫丁香基木质素 (G-S)；单子叶植物则为愈创木基-紫丁香基-对-羟基苯基木质素 (G-S-H)。从表 1-1 可以看出，木质素在不同物种中所占比例各不相同。对树木而言，木质素占木材干重的 15%~36% (Baucher et al., 2003)。多酚类物质也具有与木质素相似的功能。植物在发育和特殊条件下，特有的苯丙醇类代谢物在特殊的组织和细胞差异积累。

(二) 木质素生物合成途径

木质素的生物合成途径主要指木质素单体的生物合成途径，即将苯丙氨酸或酪氨酸转化为 3 种木质素单体中的 1 种。木质素的 3 种单体只是在芳香环上取代基不同，它们的含量、组成及总木质素含量随植物种类差异而变化。尽管木质素单体生物合成