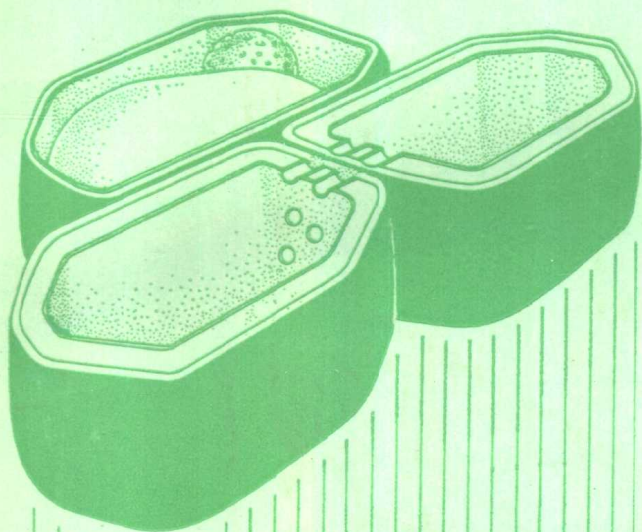


植物细胞壁

李雄彪 吴 铮 编著

北京大学出版社



植 物 细 胞 壁

李雄彪 吴 琦 编著

国家自然科学基金资助项目

新登字(京)159 号

图书在版编目(CIP)数据

植物细胞壁/李雄彪,吴锜编著. —北京:北京大学出版社,1993. 9

ISBN 7-301-02221-2

I. 植…

II. ①李… ②吴…

III. 细胞壁:植物-研究

IV. Q942. 4

植物细胞壁

李雄彪 吴 锜 编著

责任编辑:李宝屏

*

北京大学出版社出版发行

(北京大学校内)

北京大学印刷厂激光照排排版印刷

新华书店经售

*

850×1168 毫米 大 32 开本 6.625 印张 170 千字

1993 年 10 月第一版 1993 年 10 月第一次印刷

印数:0001—2500 册

ISBN 7-301-02221-2/Q · 57

定价:6.90 元

内 容 简 介

本书首先介绍初生细胞壁中纤维素、半纤维素、果胶多糖、细胞壁蛋白及次生细胞壁中木质素、栓质、角质和蜡以及花粉壁中的孢粉素等化学成分的生物化学特性及其功能,其次介绍细胞壁的多种结构模型,进而讨论细胞壁中各种组分的相互联系。在此基础上,重点讨论细胞壁的各种功能,因而不仅使细胞壁各种组分的结构特点得到进一步说明,而且在整体上形成对植物细胞壁的全面认识。最后还扼要讨论了细胞壁中几类主要化学成分的开发和利用。本书不仅注重介绍关于细胞壁研究中的新观点、新进展,而且书末附有大量重要文献,因而既可作为高等院校有关专业师生的专题教材,也可作为有关科研工作者的参考资料。

目 录

第一章 引言	(1)
一、细胞壁研究历史的回顾	(1)
二、细胞壁结构和功能概要	(6)
第二章 纤维素	(11)
一、纤维素的化学组成	(11)
二、纤维素的晶体结构	(13)
三、纤维素的生物合成	(16)
四、微纤维与细胞壁的机械强度	(27)
第三章 半纤维素	(31)
一、细胞壁中半纤维素的含量	(32)
二、半纤维素的制备和化学分析	(33)
三、半纤维素的化学结构	(35)
四、半纤维素的生物合成	(43)
五、半纤维素的生理功能	(45)
第四章 果胶多糖	(51)
一、果胶多糖的制备	(52)
二、果胶多糖的化学结构	(53)
三、果胶多糖的理化性质	(60)
四、果胶多糖的生物合成	(61)
五、果胶多糖的生物功能	(63)
第五章 细胞壁蛋白	(66)
一、伸展蛋白类	(67)
二、富含甘氨酸的细胞壁蛋白	(85)
三、细胞壁中的酶	(85)
四、其他壁蛋白	(98)

第六章 细胞壁其他化学成分	(105)
一、木质素	(105)
二、栓质	(113)
三、角质和蜡	(119)
四、孢粉素	(126)
第七章 细胞壁的形成及其结构模型	(129)
一、细胞壁的形成	(129)
二、细胞壁各种组分之间的联系	(131)
三、细胞壁的结构模型	(138)
第八章 细胞壁的功能	(152)
一、细胞壁与植物的机械强度	(153)
二、细胞壁和细胞生长的激素调控	(154)
三、细胞壁与物质运输	(162)
四、细胞壁与植物的防御功能	(164)
五、细胞壁与根瘤固氮	(168)
六、细胞壁参与细胞间的识别反应	(170)
七、细胞壁与植物的水分生理	(172)
八、细胞壁与根癌土壤杆菌的侵染	(174)
第九章 细胞壁物质的开发利用	(176)
一、纤维素的糖化	(176)
二、半纤维素的糖化	(181)
三、木质素的降解及其降解产物的利用	(183)
参考文献	(187)
作者简介	(206)

第一章 引言

全世界范围内,植物细胞壁物质的年产量约为 10^{12} 吨(R. D. Preston, 1974)。根据联合国粮农组织(FAO)1990 年的统计,人均粮食占有量为 406 公斤,若世界人口以 54 亿计,则 1990 年全球粮食产量为 21924 亿公斤,约为 2.2×10^9 吨。细胞壁物质的年产量是人类粮食年产量的 450 倍!

木材主要是由植物细胞壁物质构成的。全世界木材年产量约为 $3.3 \times 10^8 \text{m}^3$ (R. D. Preston, 1974)。如果用厚 2.5cm、宽 3m 的木板铺路,这些木材可以用来绕赤道 100 周!

以上数据足以说明自然界生产植物细胞壁物质的规模。

事实上,人类的衣食住行无一不直接或间接与植物相联系。因此,在某种意义上讲,我们的物质生活与植物细胞壁密切相关是并不夸张的。既然自然界生产植物细胞壁物质的规模是如此巨大,植物细胞壁物质和人类生活的关系是这么密切,我们理所当然地应该全面了解细胞壁,深入研究细胞壁。

一、细胞壁研究历史的回顾

关于植物细胞壁的研究,最早的记载资料是英籍物理学家、数学家兼建筑师 Robert Hooke (1635—1703) 发表的显微图(图 1.1)。这是 Hooke 在 1665 年用他自制的复式显微镜(compound microscope)观察木栓切片时制成的。利用他的显微镜,Hooke 观察了很多能够做成切片的材料,并将研究结果汇集成册,定名为“micrographia”。他在描述木栓切片的观察结果时写道:“... little

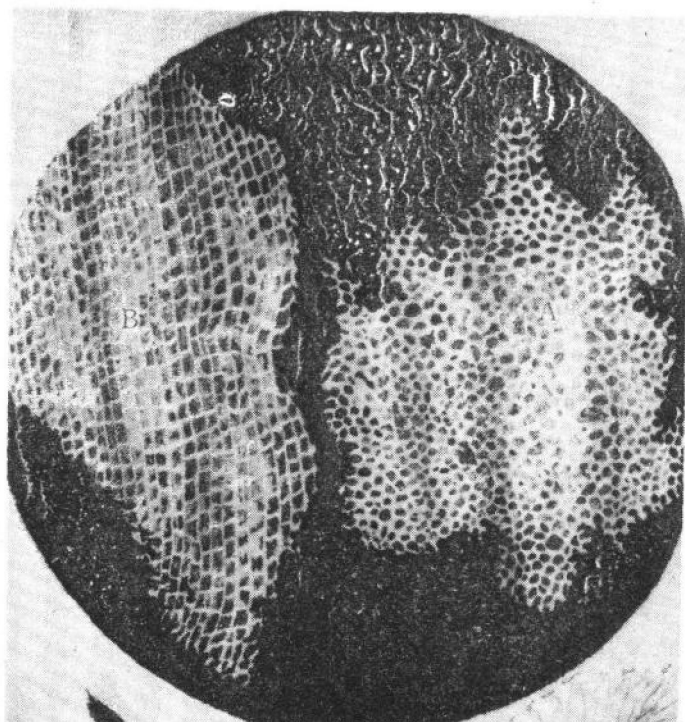


图 1.1 Robert Hooke 观察到的植物细胞壁

boxes or cells distinct from one another ... that perfectly enclosed air”。正是在这一记述中,Hooke 创造性地第一次用“细胞”(cell)一词来描述他所看到的那些“小盒子”。尽管我们今天所说的细胞与 Hooke 所见的细胞无论在观念方面还是在实际内含物方面都有很大的差别,而且 Hooke 也并不是公认的植物学家或生物学家,但是,Robert Hooke 首次发现了植物细胞已是学术界没有争议的事实。

如果说 Hooke 当时并不是着意研究植物结构,因而其细胞的发现多少具有一点偶然性的话,那么,意大利的解剖学家 Marcello Malpighi (1628—1694) 和英格兰的解剖学家 Nehemiah Grew (1641—1712) 则是系统地研究了植物的组织结构,奠定了植物解剖学基础的两位学者。他们的有关专著被作为标准著作的时间持续了将近一个世纪。他们在其著作中都比较详细地描述了植物的固体框架(solid framework),亦即我们今天所指的细胞壁。Grew 甚至深信所有固体框架都是由细丝状结构交织而成的。他认为丝状结构的直径仅为马鬃的千分之一。我们知道,马鬃的直径大约为 0.2mm,由此计算,丝状结构的直径当是 200nm。通过电子显微镜观察,我们现在测得的纤维素微纤丝的直径在 3—20nm 之间。在没有任何现代化测试手段的 300 多年前,Grew 就获得了在他 200 年之后的研究者才得到的研究结果,这的确是在简要回顾细胞壁研究史时值得一提的重要事件。

Robert Hooke 发现细胞以后,他及其后来者把细胞壁看作是一种“间隙物质”(interstitial substance),或简称为间质。由于显微镜的不断改进,组织化学家们对这种间质的研究兴趣日渐增加。1812 年,Moldenhawer 首次利用组织离析法分离了细胞和纤维,并对其进行了显微研究。他发现 Hooke 所指细胞之间的间质是两层而不是一层。用今天的概念来说,就是每个细胞都具有它自己的细胞壁。这一发现具有重要意义,对于后来关于细胞壁的性质、起源和加厚的方式等研究有深远的影响。比如,细胞不再被认为就是那些“微洞”(minute cavity),而细胞内的一切物质被统称为细胞内含物(cell contents)或营养液(nutrient sap)、生命汁(vital juice)等,从而细胞壁与细胞内含物也开始有了概念上的区别。

细胞学说是 19 世纪自然科学的三大发现之一。这一学说发展过程中的几件有关史料应该得到充分重视。

第一是早在 1772 年意大利植物学家 Bonaventuri Corti

(1729—1813) 观察到轮藻 (Chara) 细胞的原生质环流现象, 这可能是关于细胞中存在生命物质的最早记载。第二是捷克动物学家 Johannes Purkinje (1787—1869) 在 1840 年用“原生质”(protoplasm) 一词来描述动物幼胚的形成物质 (formative substance)。第三是德国植物学家 Hugo von Mohl (1805—1872) 在 1846 年借用原生质一词来描述植物细胞中的生命物质。

细胞学说的理论基础是德国植物学家 Matthias Jacob Schleiden (1804—1881) 于 1838 年发表的《植物发生论》和德国动物学家 Theodor Schwann (1810—1882) 于 1839 年发表的《关于动植物的结构和生长的一致性的显微研究》。正是由于在 19 世纪中期, 细胞学说渐臻完备, 植物细胞研究中有了不少新发现, 所以在这个时期对于细胞的认识不断深化, 细胞壁和细胞内含物的研究也开始出现各自的侧重点。

1830—1850 年期间, 细胞壁两种生长模式的提出是细胞壁研究的里程碑之一。德国植物学家 Hugo von Mohl 继提出细胞初生壁和次生壁的概念之后, 又提出细胞壁生长时, 新形成的细胞壁物质是以敷着 (apposition) 方式加到细胞壁之上的。也就是说, 细胞壁形成过程中, 新物质是“粘贴”在细胞壁的内方, 从而使细胞壁不断加厚。另一种模式, 即内填 (intussusception) 生长是由和 Hugo von Mohl 同时代的 Carl von Nägeli 提出的。这种观点认为细胞壁生长时, 新形成的细胞壁物质填充在旧壁之中, 所以称为内填生长。自从提出这两种模式之后, 有些学者往往偏执一端, 因而常有争辩。其实, 细胞生长时, 这两种方式相辅相成, 兼而有之。但可能因生长时期的不同或植物细胞的差异而有此多彼少或彼强此弱的现象, 这就是为什么现代的细胞壁模型并不排斥敷着生长和内填生长这两种模式的原因。

在对细胞壁结构进行研究的同时, 关于细胞壁化学的研究也相当活跃。例如, 早在 1825 年就已经知道, 可提取的“纤维素”是纤

纤维素(cellulose)和果胶糖(pectose)的混合物。到19世纪30年代, Anselme Payen 从绿色植物中分离出纤维素并对其进行了广泛研究。果胶(Pectin)这个词是 Braconnot 在1825年创用的。但是关于果胶的研究进展并不快。直到19世纪90年代才知道它们由酸性和中性两类化合物所组成,并且往往和我们现在称之为半纤维素的多糖相结合。1891年, E. Schulze 创造了半纤维素(hemicellulose)这个名词,用来指以碱性溶液从植物中提取出的多糖。当时认为这些多糖是生物合成纤维素的前体物质,因此称为半纤维素。

关于次生壁中化学成分的研究也开始较早,例如,1838年 Payen 就已发现木材(wood)不是均匀一致的单一成分,而是由酸不溶性碳水化合物和一类化学性质上完全不同的物质共同组成的。所谓化学性质上完全不同的物质,就是我们今天所指的木质素。木质素(lignin)这一名词也是由 Schultze 创用的。由于木质素的化学结构极其复杂, H. Erdtman 在1957年指出,推测(speculation)在木质素化学中起了极大的作用。即便是到了1990年, N. G. Lewis 和 E. Yamamoto 在植物生理学及植物分子生物学年评中一篇关于木质素的综述中依然认为推测仍在木质素化学中继续起作用。这就从一个侧面说明还有许许多多关于木质素的问题有待深入研究。

细胞外的某些特化结构,例如角质层,也早在19世纪初就被研究。到1847年, von Mohl 就已提出了角质层的结构模型,开辟了关于角质、栓质和植物蜡等的研究领域。

尽管20世纪之前就已经发现并研究了纤维素、半纤维素、果胶和木质素等细胞壁中的化学组分,然而,细胞壁蛋白的发现,特别是对它的普遍承认却是“姗姗来迟”。实际上, R. M. Tuppy-Carey 和 J. H. Priestley 在1924年已经发现在分离的细胞初生壁中有蛋白质与其相结合。但是他们的工作及其后30多年中的有关研究都受到怀疑和挑战,细胞壁蛋白总被看作是细胞壁制备过程

中没有纯化彻底的细胞质蛋白。直到1960年,英国的Derek T. A. Lamport 和 D. H. Northcote 与美国的 D. K. Dougall 和 K. Shimbayashi 两个研究组都独立地在细胞壁中发现了一种富含羟脯氨酸的糖蛋白,即伸展蛋白(extensin),细胞壁中存在蛋白质才得到了普遍承认。

在植物细胞被发现 330 多年后,我们对于细胞壁的形态结构、化学组成和生物功能等方面的认识在解剖学、细胞学、生理学、生物化学及分子生物学等不同层次不断积累和深化,关于细胞壁的研究正日趋广泛和深入,而细胞壁研究的成果则正在不同程度地被用来造福于人类。

二、细胞壁结构和功能概要

植物细胞是构成植物组织、器官和整体植物的基本单位,是一种高度有序的结构(图 1.2)。一般而言,它们都有细胞核、细胞质和包围细胞质的细胞质膜。细胞质内还包含有各种细胞器(表 1.1)。光合组织中的细胞则含有叶绿体。植物细胞与动物细胞最显著的差异之一是前者具有细胞壁(图 1.2, 1.3)。细胞壁是具有一定弹性和硬度、存在于细胞质外并界定细胞形状的复杂结构。细胞壁可分为初生壁(primary wall)和次生壁(secondary wall),前者在外,后者居内。细胞与细胞之间,或者说相邻两个细胞的初生壁之间存在中层(图 1.3)。构成细胞壁的物质包括纤维素、半纤维素、果胶、蛋白质、酚类和脂肪酸等几大类化合物(表 1.2)。植物细胞壁具有提供机械强度、维持细胞形状、调节细胞生长、控制胞间运输、抵御病菌侵染、参与细胞识别等多种功能。然而,植物细胞壁怎样执行其各种功能? 每一特定功能的分子基础是什么? 细胞壁中各类化合物具有怎样的分子结构? 它们在体内是如何被合成的? 它们之间具有什么样的联系? 植物体内的各种因素以及环境条件

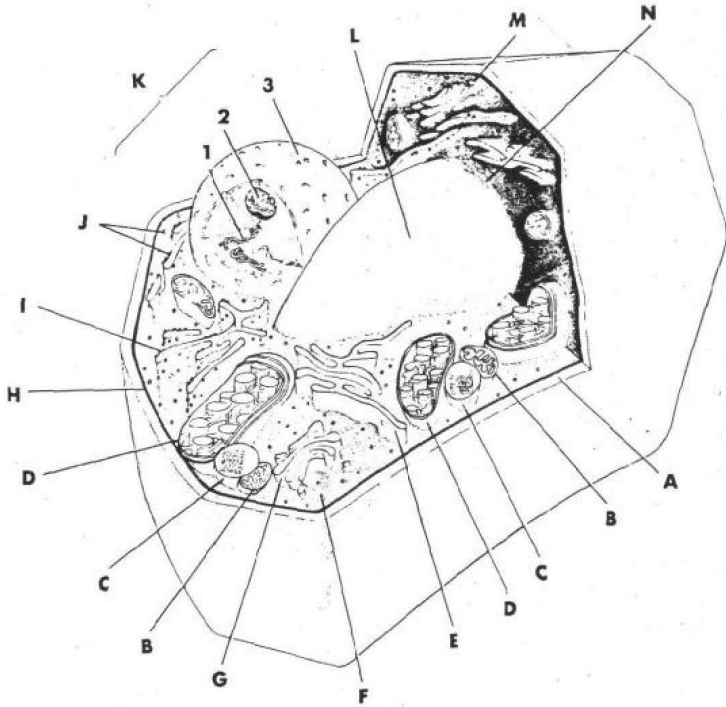


图 1.2 植物细胞模式图

A: 细胞壁; B: 线粒体; C: 过氧化物体; D: 叶绿体; E: 光滑内质网;
F: 细胞质; G: 高尔基体; H: 质膜; I: 粗糙内质网; J: 核糖体; K: 核,
其中1, 2, 3分别为染色体、核仁、核膜; L: 液泡; M: 囊泡; N: 液泡膜。

怎样影响细胞壁的结构和功能？诸如此类的问题就是以下各章将要分别叙述的内容。在进行讨论之前，应当特别说明，本书讨论的是高等植物，主要是种子植物的细胞壁，基本上没有涉及藻类、真菌和细菌的细胞壁。希望读者注意此点，以免引起误解或混淆。

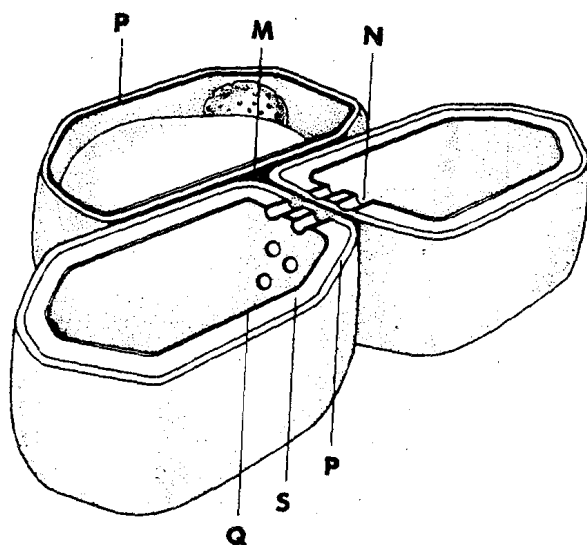


图 1.3 植物细胞的初生壁(P)、次生壁(S)和中层(M)

N:简单纹孔;Q:质膜。

表 1.1 植物细胞的组成

1. 细胞壁

- A. 初生壁,厚约 $1-3\mu\text{m}$,含约 $1/4$ 纤维素
- B. 次生壁,厚约 $4\mu\text{m}$ 以上,含约 $1/2$ 纤维素和 $1/4$ 木质素
- C. 中层,以果胶化合物为主
- D. 胞间连丝,直径 $30-100\text{nm}$
- E. 简单纹孔和具缘纹孔

2. 原生质体,直径 $10-100\mu\text{m}$

- A. 细胞质

-
- i. 质膜, 厚约 10nm
 - ii. 内膜系统
 - a. 内质网, 厚约 7.5nm
 - b. 高尔基体, 膜厚约 7.5nm
 - c. 核膜, 具双层单位膜, 厚 25—57nm
 - d. 液泡膜, 厚约 7.5nm
 - e. 微体, 直径 0.3—1.5 μ m
 - f. 油质体(圆球体)和蛋白体, 直径 0.5—2.0 μ m
 - iii. 细胞骨架
 - a. 微管, 粗约 24—25nm
 - b. 微丝, 粗约 5—7nm
 - iv. 核糖体, 直径 15—25nm
 - v. 线粒体, 直径 0.5—1.0 μ m, 长约 1—4 μ m
 - vi. 质体
 - a. 前质体(未成熟质体)
 - b. 叶绿体, 直径 2—4 μ m, 长约 5—10 μ m
 - c. 白色体
 - d. 造粉体
 - e. 造油体
 - f. 有色体
 - vii. 细胞溶质
- B. 细胞核, 直径约 5—15 μ m
- i. 核仁, 直径 3—5 μ m
 - ii. 核质
 - iii. 染色质
- C. 液泡(体积最大时可达细胞总体积的 95%以上)
- D. 后含物
- i. 晶体, 如草酸钙
 - ii. 丹宁(鞣质)
 - iii. 脂肪或油(常在造油体内)
 - iv. 淀粉粒(常在淀粉体和叶绿体内)
-

表 1.2 细胞壁的化学成分

1. 纤维素(β -1,4 葡聚糖)	4. 蛋白质
2. 半纤维素	伸展蛋白(HRGPs)
木聚糖	富含甘氨酸的蛋白
葡萄糖甘露聚糖	阿拉伯半乳聚糖蛋白
甘露聚糖	富硫蛋白
半乳糖醛酸甘露聚糖	酶
葡萄糖醛酸甘露聚糖	5. 酚类化合物
木葡聚糖	木质素
胍胍质(β -1,3 葡聚糖)	阿魏酸
β -1,3, β -1,4 葡聚糖	香豆酸
阿拉伯半乳聚糖 I	6. 脂肪酸
3. 果胶多糖	角质
鼠李半乳糖醛酸聚糖 I	栓质
鼠李半乳糖醛酸 II	蜡
阿拉伯聚糖	7. 矿物质
半乳糖	硅的氧化物
阿拉伯半乳聚糖 I	草酸钙
同型半乳糖醛酸聚糖	碳酸钙

第二章 纤 维 素

纤维素是植物细胞壁中的重要化学成分之一。以干重为基础计算,初生细胞壁中约 1/4 为纤维素,而次生细胞壁中的纤维素则在 50% 以上。不同植物的相同部位,或同一植物的不同组织或器官的细胞壁中,纤维素的含量存在差异(表 2.1)。这种含量上的差异在一定程度上反映了植物细胞壁在其结构和功能上的不同。突出的例子是玉米的子粒和穗轴,尽管二者在空间位置上十分相近,但其纤维素的含量相差悬殊。显然,这与它们的生物学功能互不相同具有十分密切的联系。

一、纤维素的化学组成

表 2.1 不同植物材料中的纤维素含量

植物	取材部位	纤维素含量(W/W %)
小麦	茎秆	47.0
大麦	茎秆	41.9
黑麦	茎秆	41.7
燕麦	茎秆	49.3
高粱	茎秆	39.6
玉米	茎秆	34.4
	穗轴	34.9
	子粒	3.5
大豆	茎秆	46.3
棉花	种皮毛	89.0
桦树		44.9
云杉		46.1