

*Krystyna Rybka  
Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin w Radzikowie*

## **Polimery ściany komórkowej roślin dwuliściennych i traw**

### **Nazewnictwo i klasyfikacja**

---

Klasyfikacja polimerów ściany komórkowej opiera się na różnicach rozpuszczalności, wynikających z różnic we właściwościach fizykochemicznych [64], bądź też uwzględnia różnice w strukturze łańcuchów [3, 44].

Rozpuszczalność polimerów jest związana z ładunkiem, stopniem polimeryzacji, liczbą i wielkością podstawników, a także wynika z powiązań między polimerami. Dlatego też precyzyjna klasyfikacja oparta na rozpuszczalności oraz ekstrakcja czystych polimerów o wyżej wymienionych różnicach jest niemożliwa. Pozwala jednak na wyodrębnienie następujących grup związków [71]:

- pektyny — rozpuszczalne niemal całkowicie w roztworach związków chelatujących (np. EDTA lub szczawian amonu) oraz częściowo w wodzie,
- hemicelulozy — rozpuszczalne w środowisku zasadowym oraz częściowo w wodzie,
- celuloza — rozpuszczalna w 72% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>,
- ligniny — nierozpuszczalne w stężonym H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>,
- glikoproteiny — nierozpuszczalna ekstensyna i rozpuszczalne w wodzie glikoproteiny arabinogalaktanowe.

Wyodrębnianie polimerów oparte na różnicach rozpuszczalności jest możliwe dzięki wykorzystaniu technik chromatograficznych i elektroforetycznych [4]. Obecnie coraz częściej w preparatyce polimerów ściany komórkowej stosuje się specyficzne glikohydrolazy [42].

Klasyfikacja systematyczna polimerów, bazująca na powtarzalnych elementach struktury, uzupełniona wynikami działania glikohydrolaz [4], umożliwia podział polisacharydów na dwie podstawowe grupy, których polimery charakteryzuje polidispersyjność [4]:

#### **I. Homopolimery**

- (1→4)-β-D- glukany (celuloza)
- (1→3)-β-D- glukany (kaloza)
- (1→4)-β-D- mannany

## II. Heteropolimery

- $\beta$ -D-glukany,
- ksyloglukany,
- heteromannany,
- heteroksylany (arabinoksylany). Ze względu na występowanie w arabinoksylanach wielu tkanek małych ilości heksoz i kwasów heksuronowych ogólna nazwa heteroksylany wydaje się słuszniejsza,
- poliuroidy, arabiniany, galaktany,
- glikoproteiny,
- ligniny oraz fenolowe polimery ściany wtórnej (kutyna, suberyna, woski).

Nazwy polimerów polisacharydowych podają informację o składzie łańcuchów, o występujących podstawnikach i o wiązaniach pomiędzy monomerami [4]. W przypadku nie podstawionych polimerów (np. (1 $\rightarrow$ 3, 1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ -D-glukanu), nazwa informuje, że wiązanie glikozydowe powstaje pomiędzy węglem anomerycznym hemiacetalu ( $\beta$ -D-glukozy) i trzecim lub czwartym węglem aglikonu ( $\beta$ -D-glukozy) [65]. Heteropolimery, ze względu na ich dużą różnorodność, przeważnie nie mogą być i nie są opisywane nazwą systematyczną [44].

## **Struktura i właściwości: różnice taksonomiczne**

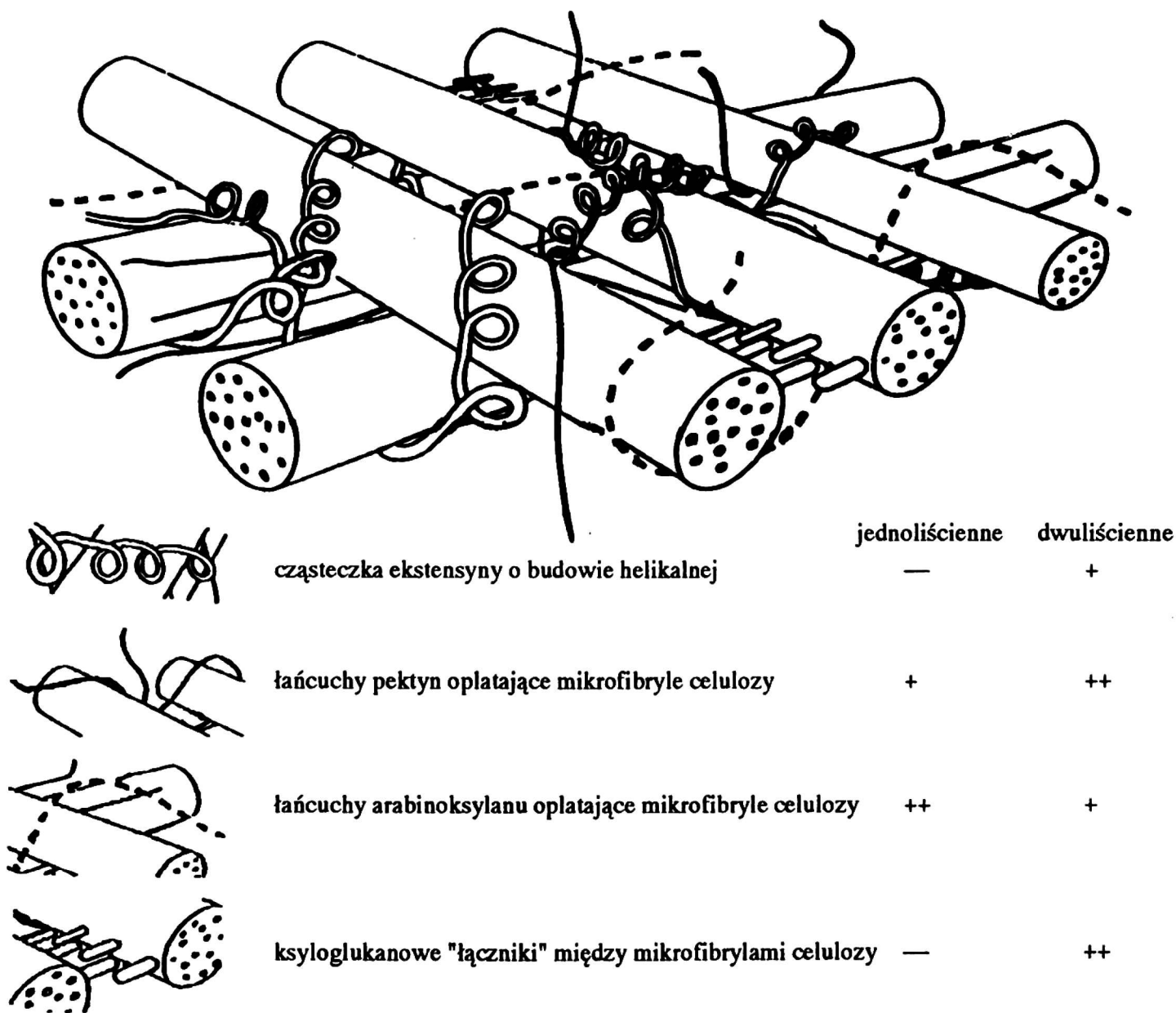
---

Podstawowa wiedza chemiczna o polimerach ściany komórkowej jest jednocześnie wiedzą o składnikach włókna pokarmowego i różnice w budowie ściany rzutują na różnice we właściwościach, w tym żywieniowych, włókna pokarmowego [15, 61, 12]. Budowa i skład ścian komórkowych zależą od gatunku rośliny, jej wieku oraz rodzaju tkanki. Schematycznie budowę ściany komórkowej można przedstawić jako "tratwę" splecioną z włókien celulozy i powiazaną polimerami, określanymi jako matriks ściany, należącymi do grupy hemiceluloz i pektyn [72] (rys. 1).

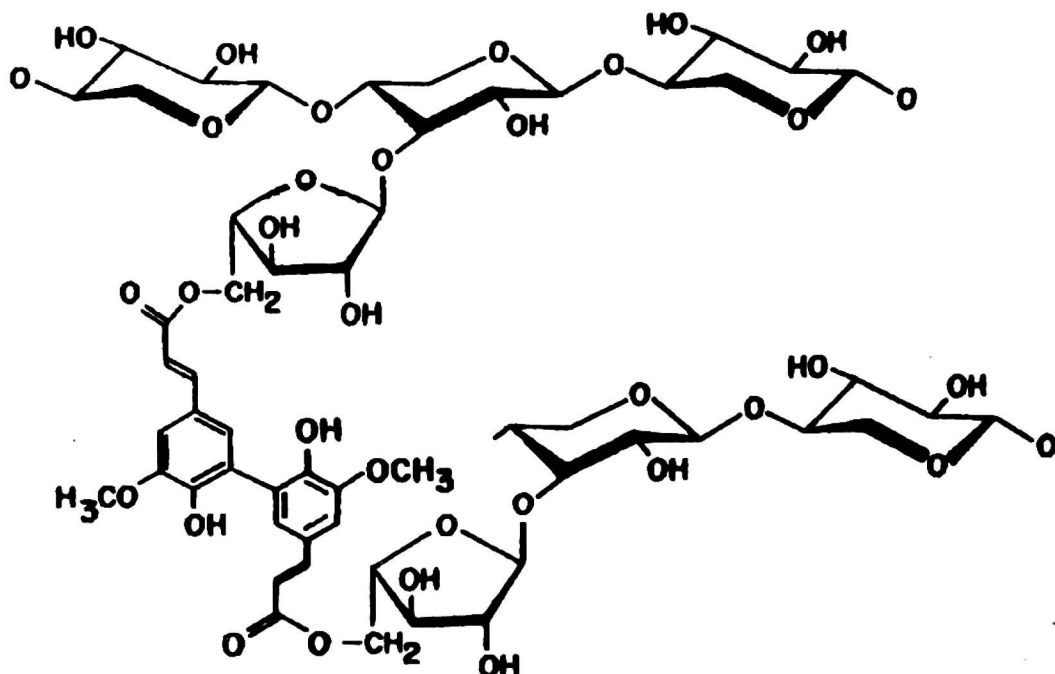
## **Polimery strukturalne, glikoproteiny**

---

Podstawowym polimerem strukturalnym ścian komórkowych jest celuloza. Stanowi ona od 2 do 4% masy bielma zbóż [20] i do 94% masy okrywy nasion bawełny [45]. Łańcuch celulozy, zbudowany z powtarzającej się sekwencji dwóch cząstek glukozy obróconych względem siebie o 180°, stabilizowany wewnątrzcząsteczkowymi wiązaniami wodorowymi, tworzy skręcone "wstążki", w których na jeden obrót wypadają dwie cząsteczki glukozy [5] (rys. 2). W ścianach pierwotnych włókna celulozy o stopniu polimeryzacji (D.P.) od 500 do 4500 [7] są splecione dosyć luźno, co umożliwia ich wzajemne przesuwanie się w czasie wzrostu rośliny. W nie rosną-



Rysunek 1. Schemat struktury ściany komórkowej



Rysunek 2. Mostki diferulowe pomiędzy łańcuchami arabinoksyłanu, powstające w reakcji katalizowanej przez peroksydazę

cych ścianach wtórnych, zazwyczaj z lignifikowanych, włókna celulozy o ustabilizowanym stopniu polimeryzacji (D.P. ok. 14000) [44], ułożone są bardzo ściśle. Ułożone równolegle i połączone wiązaniami wodorowymi tworzą miejscami sieć krystaliczną [5].

Podobną do celulozy funkcję strukturalną pełni kaloza — polimer (1→3)-β-D-glukanowy o prawoskrętnej konfiguracji helikalnej, syntezowany w miejscach poddanych stresowi chemicznemu bądź fizycznemu [68], zamykający również rurki sitowe floemu [66].

Szkieletową funkcję strukturalną w ścianach komórkowych nasion niektórych roślin dwuliściennych pełnią również liniowe wydłużone polimery (1→4)-β-D-mannozy o D.P. od 20 do 80. Znamienne, że te same cząsteczki mannozy, zawierające podstawniki glukozyłowe i galaktozyłowe, stają się materiałem zapasowym u niektórych roślin dwuliściennych [5].

Bardzo ważną rolę strukturalną w ścianach komórek roślin dwuliściennych pełni ekstensyna oplatająca włókna celulozy i hemiceluloz [41, 72]. Glikoproteina ta, o lewoskrętnym układzie helikalnym i trzech resztach aminokwasu na jeden obrót, jest wzmocniona dodatkowo mostkami izodityrozynowymi [13]. Ekstensyna zawiera do 40% białka o znanej sekwencji aminokwasów [62], przy czym zawartość hydroksyproliny w sekwencji Ser/HyPro/4 dochodzi do 50% [70]. Ekstensyna stanowi do 7% masy ściany komórek korzeni, łodyg i okryw owocowo-nasiennych roślin dwuliściennych [51]. W roślinach jednoliściennych stwierdzono jej śladowe ilości w ścianach izolowanych z zawiesiny komórek kukurydzy [40]. W czasie wzrostu komórki ekstensyna nie hamuje rozsuwania się włókien celulozy i hemiceluloz. Po zakończeniu wzrostu komórki, na skutek katalizowanej przez peroksydazę reakcji powstawania mostków izodityrozynowych, ekstensyna usztywnia ścianę, uniemożliwia wzrost i stanowi barierę dla patogenów. Została zaliczona przez Stermera i Hammerschmidta [67] do białek szoku termicznego u ogórka, co wiąże się — zdaniem Showaltera i Varnera [62] — z nabyciem wyższej odporności na infekcje grzybowe.

Dwie inne glikoproteiny ściany komórkowej: białko arabinogalaktanowe i arabinoksyłanowe, nie mają znaczenia strukturalnego. Charakteryzują się dużą rozpuszczalnością i należy sądzić, że pełnią rolę komórkowych "klejów" i "smarów" [21], współdziałając z pektynami [62]. Występują zarówno w ścianie komórkowej roślin dwuliściennych, jak i jednoliściennych, jednakże stężenie w tych ostatnich, szczególnie u traw, jest znacznie wyższe.

W przeciwieństwie do ekstensyny składnik białkowy w glikoproteinie arabinogalaktanowej stanowi zaledwie 10%, przy czym około 1/3 łańcucha peptydowego występuje w formie drugorzędowej helisy [21, 46, 47]. W glikoproteinie arabinogalaktanowej białko jest połączone z niezbyt rozgałęzionym łańcuchem arabinogalaktanu poprzez grupy hydroksylowe tyrozyny, seryny, treoniny, a także metioniny powiązanej z podstawnikiem fenolowym arabinogalaktanu [47]. Podobnie jak w białku



arabinogalaktanowym, również w wyizolowanym ze śruty żytniej i pszennej kompleksie białka z arabinoksylianem zawartość białka wynosi około 10%. W ziarnie żyta glikoproteina ta występuje w ilości około dwukrotnie większej (1,7% śruty) niż w ziarnie pszenicy i jest odpowiedzialna za większą lepkość ekstraktów wodnych ziarna żyta [48].

## Polimery matriks ściany

Niestrukuralnymi polimerami ścian komórkowych są obok niektórych glikoprotein także pektyny, hemicelulozy i (1→3,1→4)-β-D-glukany. Ilość, skład i struktura polisacharydów matriks decydują o różnicach w budowie ścian komórkowych roślin jednoliściennych i dwuliściennych (tab. 1). Podstawowym składnikiem hemiceluloz w komórkach roślin dwuliściennych są ksyloglukany, a w jednoliściennych heteroksylany. Ponadto na szczególną uwagę zasługuje występowanie kwasów fenolowych, odgrywających zasadniczą rolę w strukturze ściany traw [23, 24].

Ściany roślin dwuliściennych charakteryzuje znaczne stężenie pektyn. W komórkach roślin jednoliściennych, w tym traw, pektyny występują w kilkakrotnie mniejszym stężeniu [33], natomiast więcej jest (1→3,1→4)-β-D-glukanu [5]. Skład chemiczny ścian komórkowych traw odbiega od składu, a tym samym i od struktury ścian u przedstawicieli innych rodzin roślin jednoliściennych.

Ksyloglukany to liniowe polimery (1→4)-β-D-glukozy, podstawione przy szóstym atomie węgla cząsteczkami β-D-ksylozy, α-D-fukozy i α-D-galaktozy. Analiza metylacyjna ujawniła występowanie w strukturze ksyloglukanu powtarzających się fragmentów siedmio- i dziewięciocząsteczkowych [5]. Ściana pierwotna roślin dwuliściennych zawiera około 20% ksyloglukanu [44], natomiast jest go dziesięciokrotnie mniej w ścianie roślin jednoliściennych [37], u których ponadto nie zaobserwowano występowania podstawników fukozy. Około 60–70% cząsteczek glukozy w łańcuchu głównym tych polimerów u roślin dwuliściennych i 30–40% u traw ma podstawniki przy szóstym atomie węgla [27]. Powiązanie ksyloglukanu z celulozą, a także z pektynami sprawia, że wpływa ona na stopień plastyczności ściany pierwotnej roślin dwuliściennych. Ponadto ksyloglukany są materiałem zapasowym uruchamianym w czasie kiełkowania nasion [17; 31] oraz w trakcie wzrostu elongacyjnego komórek, indukowanego przez auksyny i wzrost stężenia jonów H<sup>+</sup> [31, 29].

Heteroksylany (arabinoksylany) są to podstawowe polisacharydy ściany pierwotnej traw, występujące także w mniejszej ilości w ścianie wtórnej dwuliściennych [5]. Łańcuch główny heteroksylianów zbudowany jest z cząsteczek β-D-ksylanu, połączonych wiązaniami pomiędzy pierwszym a czwartym atomem węgla [28]. Cząsteczki ksylozy są podstawione przy drugim lub/i trzecim atomie węgla głównie α-arabinofuranozą, a także resztami kwasów glukuronowego, 4-O-metylo-D-glukuronowego i galakturonowego, jak również (rzadziej) krótkimi oligomerami zawierającymi arabi-

nozę, galaktozę i ksylozę [16, 51, 53, 54]. Stwierdzono także występowanie pochodnych acetylowych i fenolowych połączonych wiązaniami estrowymi z arabinozą łańcucha ksylianowego [20] (tab.1). Charakterystyczną cechą arabinoksylianów jest tworzenie trwałych żeli po dodaniu w obecności peroksydazy bardzo niewielkich ilości związków utleniających, jak  $H_2O_2$ ,  $NaClO_2$  i  $NaIO_4$ , [5].

**Tabela 1.** Skład pierwotnych i wtórnych ścian komórkowych roślin dwuliściennych i traw (wg Bacica [5])

Składniki	Rośliny dwuliścienne	Trawy
<b>Ściana pierwotna</b>		
celuloza	9–40%	2–40%
polisacharydy matriks	pektyny ksyloglukany	arabinoksyliny (1→3,1→4)-β-D-glukany
glikoproteidy	ekstensyna	AGPs
kwasy fenolowe	tylko w <i>Caryophyllales</i>	ferulowy i inne pochodne kwasu szikimowego
<b>Ściana wtórna</b>		
celuloza	40–60%	35–40%
polisacharydy matriks	4-O-metyloglukuronoksyliny glukomannany ksyloglukany	glukuronoarabinoksyliny (1→3,1→4)-β-D-glukany
kwasy fenolowe	tylko w <i>Caryophyllales</i>	ferulowy i inne pochodne kwasu szikimowego
ligniny	15–25% reszty guajacylowe i syringilowe	15–25% reszty guajacylowe i p-hydroksyfenylopropanowe

Dzięki wielu połączeniom heteroksylianów z innymi składnikami ściany komórkowej, poprzez reszty kwasu ferulowego [49], oraz znacznej lepkości tych polimerów heteroksyliny w ścianach komórkowych traw pełnią rolę podobną do pektyn w ścianach roślin dwuliściennych [12].

Pektyny są najbardziej niejednorodną grupą polimerów ścian komórkowych. Są to: — polimery obojętne, ekstrahowalne wodą: arabiniany — polimery (1→2)-α-Ara i/lub (1→3)-α-Ara, D.P. < 100 [34]; galaktany — polimery (1→4)-β-D-Gal, D.P.<60 i arabinogalaktany zawierające dodatkowo 2-O-Met-Fuc i 2-O-Met-Xyl, — polimery kwaśne, ekstrahowalne związkami chelatującymi: homogalakturoniany i heterogalakturoniany (ramnogalakturoniany (1→4)-α-D-GalAc i (1→2)-α-L-Rha; D.P. do 2000) o łańcuchach bocznych rozbudowanych do 15 cząsteczek. U roślin dwuliściennych pektyny kontrolują grubość ściany, wypełniając przestrzenie między blaszkami środkowymi [33].

Ważnym niecelulozowym składnikiem ściany komórkowej są  $(1\rightarrow3,1\rightarrow4)$ - $\alpha$ -D-glukany o masie cząsteczkowej od 20 000 do 100 000 Da [20, 22]. Należą one do rodziny heteropolimerów  $\beta$ -D-glukopyranozy, w których cząsteczki połączone są wiązaniami glikozydowymi między węglem anomerycznym aglikonu i czwartym lub trzecim węglem hemiacetalu (30% wiązań to wiązania  $1\rightarrow3$ , natomiast wiązania  $1\rightarrow4$  stanowią 70%) [38]. W roztworach wodnych  $\beta$ -glukany występują w postaci wstążki o konfiguracji zakłóconej przez wiązania  $1\rightarrow3$ , co z kolei stanowi zabezpieczenie przed asocjacją międzycząsteczkową [11].

Oprócz roli, jaką pełnią polisacharydy matryks w strukturze ściany komórkowej i ich wykorzystywaniu jako materiał zapasowy, należy wspomnieć o roli regulacyjnej fragmentów tych polisacharydów. Fragmenty te, określane mianem oligosacharyn [1, 26, 57], uwalniane są działaniem endogennych roślinnych hydrolaz lub hydrolaz patogenów atakujących roślinę. Oligosacharyny ksyloglukanowe uwalniane przez enzymy patogennych grzybów, w zależności od długości łańcucha  $(1\rightarrow4)$ - $\beta$ -D-glukanu oraz rodzaju podstawników (ksylozy, fukozy i galaktozy), hamują wzrost komórek [2, 36, 43, 74], w tym wzrost komórek indukowany przez jony  $H^+$  [29, 30], a także inicjują lignifikację ściany komórkowej [59]. Uwalniane przez roślinne gluknanazy siedmiocząsteczkowe fragmenty  $(1\rightarrow3,1\rightarrow6)$ - $\beta$ -D-glukanu patogennych grzybów, wiążąc się ze swoistymi receptorami [14] uruchamiają mechanizm obronny rośliny, stymulując syntezę fitoaleksyn [2]. Zróżnicowane działanie biologiczne wykazują oligosacharyny pektynowe [2, 8, 10, 50, 58, 73].

## Wiązania wewnątrz- i międzycząsteczkowe

---

Zasadniczym wiązaniem pomiędzy cząsteczkami zarówno w homo-, jak i heteropolimerach cukrowych ścian komórkowych jest wiązanie  $\beta$ -glikozydowe. Cząsteczki głównych łańcuchów heteroksyfanów połączone są wprawdzie wiązaniami  $\beta$ -glikozydowymi, jednakże w łańcuchach bocznych występują wiązania  $\beta$ -glikozydowe. Wiązania te występują także w głównych łańcuchach pektyn. Wiązania  $\beta$ -glikozydowe są odporne na hydrolizę w środowisku alkalicznym, w którym na skutek zrywania wiązań wodorowych następuje jedynie upłynnianie hemiceluloz [65]. Dodatkowo wiązania  $\beta$ -glikozydowe, w przeciwieństwie do  $\alpha$ -wiązań, są odporne na hydrolizę w środowisku pH około 2,0, co wykorzystano do wyodrębniania głównych łańcuchów heteroksyfanów [9]. Zarówno wiązania  $\beta$ -, jak i  $\alpha$ -glikozydowe w polimerach ściany komórkowej nie są rozkładane przez enzymy przewodu pokarmowego zwierząt i człowieka.

W glikoproteinach ściany komórkowej cząsteczki cukrów połączone są z aminokwasami wiązaniami O- lub N-glikozydowymi. W najliczniejszych O-glikozydach połączenie polisacharydów z białkami ma miejsce poprzez hydroksyaminokwasy,



głównie hydroksyprolinę (ekstensyna), w mniej licznych u roślin N-glikozydach (aglutyniny) poprzez asparaginę wbudowaną we fragment Asn-x-Ser. [13, 39].

W cząsteczkach polisacharydów, oprócz wiązań kowalencyjnych, występują również oddziaływania bliskiego zasięgu. Są to głównie wiązania wodorowe stabilizujące konformację helis celulozy, kalozy,  $\beta$ -glukanu, mannanu czy arabinoksyланu. Oddziaływania te powodują powstawanie trójwymiarowej sieci, w której są unieruchamiane cząsteczki wody w określonych domenach polisacharydów [55], co powoduje, że polimery te odznaczają się znacznymi zdolnościami żelującymi.

Wszystkie niecelulozowe polisacharydy, ze względu na chociażby częściowo rozpuszczalny w wodzie liniowy łańcuch główny, mają zdolność do tworzenia żeli [5, 35]. Pektyny, w szczególności ramnogalakturoniany, są najłatwiej żelującymi związkami o charakterze anionowym [52]. Połączenia między cząsteczkami powstają w miejscach, w których łańcuch jest niepodstawiony i niezestryfikowany [33]. W tych miejscach w helikalny układ wiązane są jony wapnia. (1 $\rightarrow$ 3,1 $\rightarrow$ 4)- $\beta$ -D-glukany żelują w stężonych roztworach, lecz po rozcieńczeniu tracą tę właściwość ze względu na zmniejszone możliwości oddziaływań wewnątrzcząsteczkowych [5]. Heteroksyłany nie tworzą żelu w środowisku wodnym, mimo że ich roztwory charakteryzują się znaczną lepkością [19].

Wiązania kowalencyjne występujące między cząsteczkami polimerów prowadzą również do zmiany właściwości polisacharydów ściany. Wiązania te powstają najczęściej w katalizowanej przez peroksydazę reakcji dimeryzacji związków zawierających pierścień fenolowy. Przykładem jest wiązanie pomiędzy dwoma pierścieniami kwasu ferulowego (kwasu 3-hydroksy-4-metoksy-cynamonowego) [25, 49, 63] z wytworzeniem mostków diferulowych. Powiązanie polimerów ściany przez kwas ferulowy ma istotny wpływ na jej właściwości mechaniczne, jej rozciągliwość, a przez to na wzrost komórki [69]. Ponadto kwas ferulowy powoduje zwiększenie usieciowania arabinoksyłanu poprzez wytworzenie międzycząsteczkowych mostków diferulowych i tym samym zwiększenie lepkości roztworów (rys. 2).

Stwierdzono również istnienie wiązań kowalencyjnych, powstających niezależnie od działania peroksydazy, pomiędzy grupami -SH cysteiny a podstawnikami fenolowymi arabinoksyłanów [32].

Wykazano także występowanie wiązań kowalencyjnych pomiędzy pektynami [24] i białkami zawierającymi hydroksyprolinę [60]. Wiązania pomiędzy białkami ściany komórkowej powstają w katalizowanej przez peroksydazę reakcji pomiędzy dwiema cząsteczkami hydroksyproliny [18], a także pomiędzy dwiema cząsteczkami tyrozyny [32, 72]. Znamienne jest również, że warunkiem wytworzenia charakterystycznej formy krystalicznej helisy celulozowej w mikrofibrylach jest jej połączenie z glukuronoksyłanem [56].

Strukturę ściany wytworzoną przez wiązania wewnątrz- i międzycząsteczkowe opisuje model żelowy ściany [5]. Struktura ta zdaniem autorów umożliwia:

— działanie enzymów warunkujących rozwój i funkcjonalność komórki,

- zmiany właściwości mechanicznych poprzez zmianę liczby i długości złączy w żelach,
- utrzymanie wysokiego ciśnienia turgorowego, decydującego o wzroście komórki,
- istnienie transportu przez ścianę komórkową cząsteczek o masie do 17 000 Da, co można wytłumaczyć porowatością zależną od ładunku i liczby oddziaływań pomiędzy polisacharydami.

Struktura ścian dojrzałych, nierosnących komórek roślinnych jest wzmacniana przez wiele oddziaływań pomiędzy polimerami polisacharydowymi a ligniną, głównie przez wiązania kowalencyjne. Oddziaływania te, ze względu na skomplikowaną i nie w pełni zbadaną strukturę lignin, nie są w pełni znane. Stwierdzono występowanie wiązań o charakterze glikozydowym, eterowym, a także estrowym pomiędzy polimerami cukrowymi a ligniną przez kwas ferulowy związany z arabinoksylianem. Wiązania pomiędzy hemicelulozą a ligniną uwidaczniane są metodami immunochemicznymi opartymi na zastosowaniu mikroskopii elektronowej i przeciwciał przeciwko arabinoksylianom [6]. Udokumentowano ponadto istnienie wiązania między ligniną a hydroksyproliną białek ściany [5].

## Podziękowanie

Pani Profesor dr hab. Konstancji Raczyńskiej-Bojanowskiej serdecznie dziękuję za wnikliwą dyskusję problemu.

## Literatura

- 
- [1] Albersheim P., Darvill A. G. 1985. Oligosaccharins. *Scientific American* **253**: 58–65.
  - [2] Aldington S., McDougall G.J., Fry S.C. 1991. Structure-activity relationship of biologically active oligosaccharides. *Plant, Cell Environ.* **14**: 625–636.
  - [3] Aspinall G.O. 1983a. Isolation and fractionation of polysaccharides. W: *The Polysaccharides*, t. 1.2634. wyd. G.O. Aspinall, Ac. Press Inc., New York.
  - [4] Aspinall G.O. 1983b. Classification of polysaccharides. W: *The Polysaccharides*, t. 2, 1-9, wyd. G.O. Aspinall, Ac. Press Inc. New York.
  - [5] Bacic A., Harris P.J., Stone B.A. 1988. Structure and function of plant cell walls. W: *The Biochemistry of Plants*, t. 14, 297-371, wyd. J. Preiss, Ac. Press Inc. New York.
  - [6] Barry P., Prensier G., Grenet E. 1988. Immunogold labelling of arabinoxylans in the plant cell walls of normal and bm3 mutant maize. *Biol. Cell.* **71**: 173–186.
  - [7] Blaschek W., Koehler H., Selmer V., Franz G. 1982. Molecular weight distribution of cellulose in primary cell walls. Investigations with regenerating protoplasts, suspension cultured cells and mesophyll of tobacco. *Planta* **154**: 550–555.
  - [8] Brace C., De Lorenzo G., Cerone F. 1988. Competitive inhibition of auxin-induced elongation by  $\alpha$ -D-oligogalacturonides in pea segments. *Physiol. Plant.* **72**: 499–504.
  - [9] Brillouet J.-M., Joseleau J.-P., Utile J.-P., Lelivere D. 1982. Isolation, purification and characterization of a complex heteroxylan from industrial wheat bran. *J. Agric. Food Chem.* **30**: 488–495.
  - [10] Bruce R.J., West C.A. 1989. Elicitation of lignin biosynthesis and isoperoxidase activity by pectic fragments in suspension cultures of castor bean. *Plant Physiol.* **91**: 889–897.



- [11] Buliga G.S., Brant D.A., Fincher G.B. 1986. The sequence statistics and solution configuration of a barley [1-3,1-4]- $\beta$ -D-glucan. *Carbohydr. Res.* **157**: 139–156.
- [12] Carpita N.C. 1990. The chemical structure of the cell walls of higher plants. W: "New Development in Dietary Fiber" wyd. I. Furda i C.J. Brine, Plenum Press, N. York.
- [13] Cassab G.J., Varner J.E. 1988. Cell wall proteins. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol.* **39**: 321–353.
- [14] Cosio E. G., Frey T., Verduyn R., Van Boom J., Ebel J. 1990. High-affinity binding of a synthetic heptagluco-side and fungal  $\beta$ -glucan phytoalexin elicitors to soybean membranes. *FEBS Lett.* **271**: 223–226.
- [15] Darvill A. G., McNeill M., Albersheim P., Delmer D.P. 1980. The primary cell walls of flowering plants. W: The Biochemistry of Plants. t. 1., 92–162; wyd. N.E. Talbot, Ac. Press., New York.
- [16] Ebringerova A., Hromadkova Z., Petrakova E., Hricovini M. 1990. Structural studies of a water-soluble L-arabino-D-xylan from rye bran. *Carbohydr. Res.* **207**: 57–56.
- [17] Edwards M., Dea J.C.M., Bulpin P.V., Grant Reid J. S. 1985. Xyloglucan [amyloid] mobilization in the cotyledons of *Tropaeolum majus* L. seeds following germination. *Planta* **161**: 133–140.
- [18] Epstein L., Lamport D.T.A. 1984. An intramolecular linkage involving isodityrosine in extensin. *Phytochem.* **23**: 1241–1246.
- [19] Fincher G.B., Bawyer W.H., Stone B.A. 1974. Chemical and physical properties of arabinogalactan-peptide from wheat endosperm. *Biochem. J.* **139**: 535–545.
- [20] Fincher G.B., Stone B.A. 1986. Cell walls and their components in cereal grain technology. *Adv. Cereal Sci. Technol.* **8**: 207–295.
- [21] Fincher G.B., Stone B.A., Clarke A.E. 1983. Arabinogalactan proteins: structure, biosynthesis and function. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **34**: 47–70.
- [22] Forrest J.S., Wainwright T., 1977. The mode of binding of  $\beta$ -glucans and pentosans in barley endosperm cell walls. *J. Inst. Brew.* **83**: 279–286.
- [23] Fry S.C. 1982. Isodityrosine, a new cross-linking aminoacid from plant cell-wall glycoprotein. *Biochem. J.* **204**: 449–455.
- [24] Fry S.C. 1983. Feruloylated pectins from the primary cell wall: Their structure and possible functions. *Planta* **157**: 111–123.
- [25] Fry S.C. 1986. Cross-linking of matrix polymers in the growing cell walls of angiosperms. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **37**: 165–186.
- [26] Fry S.C. 1989a. Celluloses, hemicelluloses and auxin-stimulated growth: a possible relationship. *Physiol. Plant.* **75**: 532–536.
- [27] Fry S.C. 1989b. The structure and functions of xyloglucan. *J. Exp. Bot.* **40**: 1–11.
- [28] Goldschmid H.R., Perlin A.S. 1963. Interbranch sequences in the wheat arabino-xylan. Selective enzymolysis studies. *Can. J. Chem.* **41**: 2272–2277.
- [29] Hayashi T. 1989. Xyloglucans in the primary cell wall. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec. Biol.* **40**: 139–168.
- [30] Hayashi T., Wong Y., Maclachlan G. 1984. Pea xyloglucan and cellulose. II. Hydrolysis by pea endo-1,4- $\beta$ -D-glucanases. *Plant Physiol.* **75**: 605–610.
- [31] Hensel A., Brummel D.A., Hanna R., Maclaghan G. 1991. Auxin dependent breakdown of xyloglucan in cotyledons of germinating *Nasturtium* seeds. *Planta* **183**: 321–326.
- [32] Hosene R.C., Faubion J.M. 1981. A mechanism for the oxidative gelation of wheat flour watersoluble pentosans. *Cereal Chem.* **58**: 421–424.
- [33] Jarvis M. C. 1984. Structure and properties of pectin gels in plant cell walls. *Plant Cell Environ.* **7**: 153–164.
- [34] Joseleau J.P., Chambat G., Vignon M., Baranoud F. 1977. Chemical and carbon <sup>13</sup> NMR studies of the two arabinoxylans from the inner bark of young stems of *Rosa glauca*. *Carbohydrate Res.* **58**: 165–175.
- [35] Kato Y., Iki K., Matsuda K. 1988. Characterization of an acidic arabinoxylan from cell walls of immature barley plants. *Agric. Biol. Chem.* **52**: 533–538.

- [36] Kato Y., Matsuda K. 1980. Structure of oligosaccharides obtained by hydrolysis of mung bean xyloglucan by *Trichoderma viride* cellulase. *Agr. Biol. Chem.* **44**: 1759–1766.
- [37] Kato Y., Matsuda K. 1985. Xyloglucan in cell walls of suspension-cultured rice cells. *Plant Cell Physiol.* **26**: 437–445.
- [38] Kato K., Nevins D.J. 1984. Enzymic dissociation of *Zea* shoot cell wall polysaccharides. *Plant Physiol.* **75**: 740–765.
- [39] Kaushal G. P., Szumilto T., Elbain A.D. 1988. Structure and biosynthesis of plant N-linked glycoproteins. *The Biochemistry of Plants* **14**: 421–463.
- [40] Kieliszewski M., Lamport D.T. 1987. Purification and partial characterization of a hydroxyproline rich glycoprotein in a graminaceous monocot, *Zea mays*. *Plant Physiol.* **85**: 823–827.
- [41] Lamport D.T.A. 1969. The isolation and partial characterization of hydroxyproline-rich glycoproteins obtained by enzymic degradation of primary cell walls. *Biochem.* **8**: 1155–1163.
- [42] Matheson N.K., McCleary B.V. 1985. Enzymes metabolizing polysaccharides and their application to the analysis of structure and function of glycans. W: *The Polysaccharides*, t. 3. Wyd. G.O. Aspinall, Ac. Press Inc., N. York, 1–94.
- [43] McDougall G.J., Fry S.C. 1989. Anti-auxin activity of xyloglucan oligosaccharides: the role of groups other than the terminal  $\alpha$ -L-fucose residue. *J. Exp. Bot.* **40**: 233–238.
- [44] McNell M., Darvill A. G., Fry S.C., Albersheim P. 1984. Structure and function of the primary cell walls of plants. *Ann. Rev. Biochem.* **53**: 625–663.
- [45] Meinert M.C., Delmer D.P. 1977. Changes in biochemical composition of the cell wall of the cotton fiber during development. *Plant Physiol.* **59**: 1088–1097.
- [46] Meuser F., Suckov P. 1985. Non-starch polysaccharides in chemistry and physics of baking. No 56, pp. 42–46 wyd. J.M.V. Blashard, P.J. Frazier, T. Dalliard. The Royal Society of Chemistry, Burlington House, London.
- [47] Meuser F., Suckov P., Abdel-Gawad A. 1982. Charakterisierung von Pentosanfraktionen aus Weizen 1. Mitt.: Untersuchungen der Gelierbarkeit von Pentosanen und Glycoproteinen aus Weizensorten Diplomat und Maris Huntsman. *Getreide Mehl und Brot* **36**: 1–5.
- [48] Meuser F., Suckov P., Abdel-Gawad A. 1986. Chemisch-physikalische Charakterisierung von Roggenpentosanen. *Getreide Mehl und Brot* **40**: 198–204.
- [49] Muller-Harvey J., Hartley R.D., Harris P.J., Curzon E.H. 1986. Linkage of p-coumaroyl and feruloyl groups to cell wall polysaccharides of barley straw. *Carbohydrate Res.* **148**: 71–85.
- [50] Nothnagel E.A., Mcneil M., Albersheim P., Dell A. 1983. Host-pathogen relations XXII. A galacturonic acid oligosaccharide from plant cell walls elicit phytoalexins. *Plant Physiol.* **71**: 916–926.
- [51] O'Neill M. A., Selvendran R.R. 1980. Glycoproteins from the cell wall of *Phaseolus coccineus*. *Biochem. J.* **187**: 53–63.
- [52] Panchev J.N., Kirtchew N.A., Kratchanow M., Praicher T. 1988. On the molecular weight of pectin substances and its relation to their gel strengths. *Carbohydr. Polymers* **8**: 257–269.
- [53] Perlin A.S. 1951a. Isolation and composition of the soluble pentosans of wheat flour. *Cereal Chem.* **27**: 60–66.
- [54] Perlin A.S. 1951b. Structure of the soluble pentosans of wheat flours. *Cereal Chem.* **28**: 370–381.
- [55] Rees D. A. 1979. *Comprehensive Organic Chemistry*, t. 5. Biological Compounds. Wyd. Haslam, Pergamon, Oxford, **26**(4): 817–830.
- [56] Reiss D., Vian B., Chanzy H., Roland J.C. 1991. Liquid crystal type assembly of native cellulose-glucuronarabinoxylans extracted from plant cell wall. *Biol. Cell.* **73**: 173–178.
- [57] Ryan C.A. 1987. Oligosaccharide signalling in plants. *Ann. Rev. Cell Biol.* **3**: 295–317.
- [58] Ryan C.A. 1988. Oligosaccharins as recognition signals for the expression of the defensive genes in plants. *Biochemistry* **27**: 8879–8883.
- [59] Ryan C.A., Farmer E.E. 1991. Oligosaccharide signals in plants: a current assesment. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Molec Biol.* **40**: 139–168.

- [60] Selvendran R.R. 1985. The chemistry of plant cell walls. W: Dietary Fibre, 95–147, wyd. G.G. Birch, K.J. Parker, Applied Science Publishers, London.
- [61] Selvendran R.R., Stevens B.J.H., Dupont M.S. 1987. Dietary fiber, chemistry, analysis and properties. W: Advance in Food Research, II, Ac.Press, 117–209.
- [62] Showalter A.M., Varner J.E. 1989. Plant hydroxyproline-rich glycoproteins. W: *The Biochemistry of Plants* 15: 485–520.
- [63] Smith M.M., Hartley R.D. 1983. Occurrence and nature of ferulic acid substitution of cell wall polysaccharides in gramianaceous plants. *Carbohydr. Res.* 118: 65–80.
- [64] Southgate D.A.T. 1982. Definitions and terminology of dietary fiber. W: Dietary Fiber in Health and Disease. 45–52; wyd. G.V. Vahouny, D. Kritchevsky, Plenum Press, N.York.
- [65] Stacy G.W. 1975. Organic chemistry: A background for life science. Harper and Row Publishers, NY, Evanston, San Francisco, London, 242–244.
- [66] Stephen A.M. 1983. Other plant polysaccharides. W: The Polysaccharides, t. 2, 104–105, wyd. G.O. Aspinnall, Ac. Press Inc. New York.
- [67] Stermen B.A., Hammerschmidt P. 1985. Cellular and molecular biology of plant stress 291–302. wyd. J.L. Key, T.Kosupe, A. Liss Plenum Press, N.Y.
- [68] Stone B.A. 1989. Cell walls in plant microorganisms association. *Aus J. Plant Physiol.* 16: 6–17.
- [69] Tan Kah-siew, Hosson T., Masuda Y., Kamisaka S. 1992. Involvement of cell-wall bound ferulic acid in light-induced decrease in growth rate and cell-wall extensibility of *Oryza* coleoptile. *Plant Cell Physiol.* 33: 103–108.
- [70] Van Holst G.J., Varner J.E. 1984. Reinforced polyproline II conformation in hydroxyproline-rich cell-wall glycoprotein from carrot root. *Plant Physiol.* 74: 247–251.
- [71] Wilkie K.C.B. 1979. The hemicelluloses of grasses and cereals. *Adv. Carbohydr. Chem. Biochem.* 36: 215–264.
- [72] Wilson L.G., Fry J.C. 1986. Extensin - a major cell wall glycoprotein. *Plant Cell and Environment* 9: 239–260.
73. Yamasaki N., Fry S.C., Darvill A.G., Albersheim P. 1983. Host-pathogen interactions. XXIV. Fragments isolated from suspension cultured sycamore cell walls inhibit the ability of the cells to incorporate [<sup>14</sup>C] leucine into proteins. *Plant Physiol.* 72: 864–869.
- [74] York W.S., Darvill A.G., Albersheim P. 1984. Inhibition of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid-stimulated elongation of pea stem segments by a xyloglucan oligosaccharide. *Plant Physiol.* 75: 295–297.