

Da planterne gik på land

- Cellevæggens opbygning og funktion

Cellevæggene er afgørende for planternes vækst og udseende. Det komplekse polysaccharid rhamnogalacturonan II (RG-II) er en vigtig bestanddel af højere planters cellevægge. Biosyntesen af RG-II har indtil for nylig været et mysterium, men nu er to gener med funktion i syntesen af denne polymer identificeret og karakteriseret. Disse resultater er publiceret i tidskriftet "The Plant Cell".

Af Bent Larsen Petersen, Iben Damager og Jack Egelund, Aarhus Universitet, Henrik Clausen, Københavns Universitet, Inga C. Bach, Planteforskning.dk og Peter Ulvskov, Aarhus Universitet

Tilpasning til et liv på land

Vi ville ikke eksistere, hvis planterne ikke var 'gået på land' for ca. 475 millioner år siden. Landjorden ville dog næppe have henligget øde ret længe – andre organismer ville i stedet have etableret sig, og evolutionen havde forløbet af et helt andet spor uden fremkomsten af *Homo sapiens*. Nu er vi her imidlertid og kan iagttage planternes succes næsten overalt på landjorden. Vi skal helt til de arktiske egne eller mere end 6000 m op i bjergene, før de giver op.

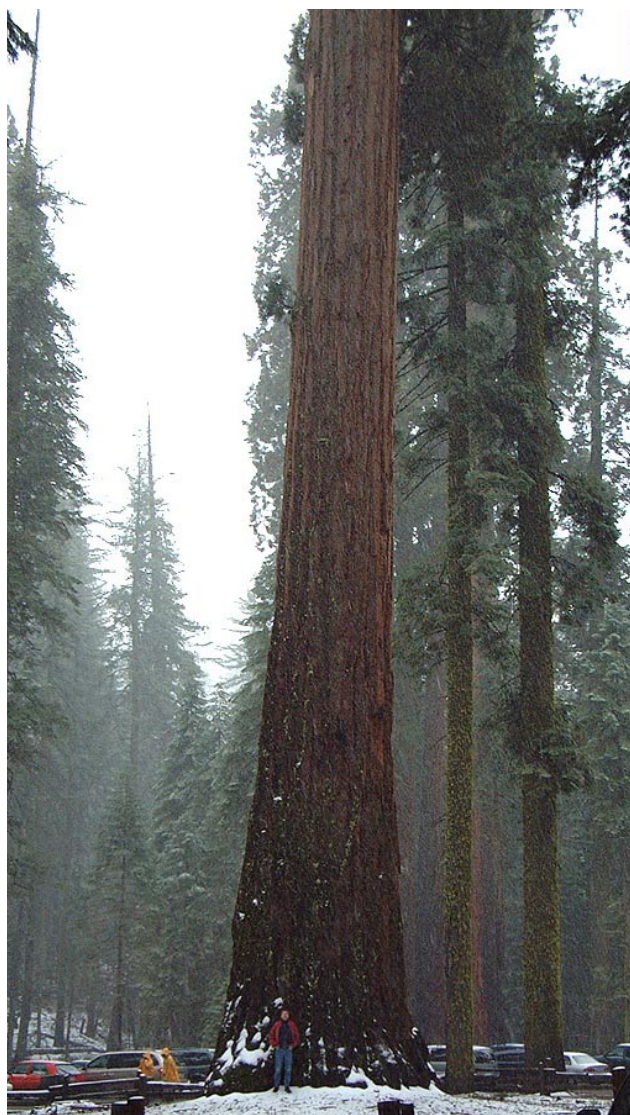
Planternes invasion af landjorden forudsatte overvindelse af store forhindringer. En handler om at holde sig oprejst uden støtte fra omgivende vand. En anden handler om at erhverve sig en vandhusholdning, så vand kan optages og fordeles til alle plantens organer. Problemerne kan løses vidt forskelligt. For eksempel har *Sphagnum*-mosserne løst vandhusholdningsproblemet ved at gøre sig selv til en slags væge. Cellevæggene er hydrofile, og *Sphagnum* kan optage store mængder vand (Figur 1). Vandet kan dog ikke transporteres ret højt op ved hjælp af vægeprincippet, og konstruktion er ikke særlig robust. *Sphagnum*-arterne bliver derfor kun få cm høje, og de kan kun gro i habitater, hvor der konstant er meget vådt.

Andre plantearter, f.eks. de såkaldte rødtræer (redwoods) fra det nordamerikanske kontinent, benytter en helt anden designløsning end mosserne, og de højeste træer kan blive mere end 100 m høje (Figur 2). Forfædrene til disse træer udviklede specialiserede celler med meget



Figur 1. Tørvemos (*Sphagnum*).

Der findes godt 300 nulevende *Sphagnum*-arter, hvoraf ca. 35 vokser i Danmark. De mangler ledningsvæv og har ingen rødder. Hele planten fungerer som en slags væge. Vandet opbevares i store tomme celler, som har med karakteristiske porer i cellevæggene.

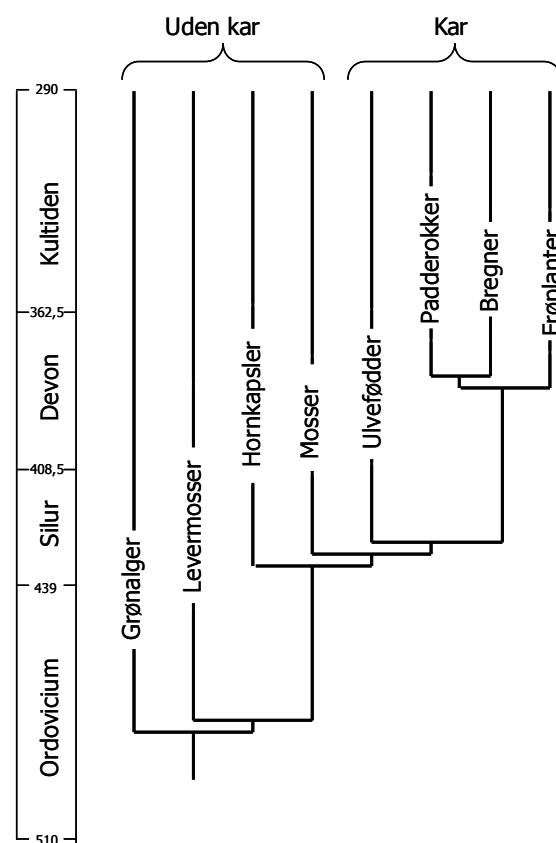


Figur 2. Verdens højeste træer

Verdens højeste nulevende træ er 112,7 m. Det er et rødtræ (*Sequoia sempervirens*) i Humboldt Redwoods State Park, Californien. Mammutræet (*Sequoiadendron giganteum*) er verdens største træ målt i volumen. Det største nulevende eksemplar er godt 83 m højt og måler 33 m i omkreds ved foden. Vandet transporteres via et omfattende karsystem, der er drevet af fordampning i plantens øverste dele. Her ses Bent Larsen Petersen (185 cm høj - med sko) foran et mammutræ i Yosemite National Park.

solide cellevægge og et karsystem til transport af vand for omkring 420 millioner år siden (Figur 3). Det har vist sig at være en effektiv løsningsmodel, og mere end 90 % af de nulevende plantearter er karplanter.

I karplanter foregår transporten af vand og næringsstoffer fra rødder til blade mm. i vedkar (xylem), mens transport af plantesaft med glucose sker i sikar (phloem). Vedkarrene består af døde celler, som tilsammen danner tynde men solide rør, som går fra den yderste rodspids til det øverste blad. Når der fordampes vand fra bladene skabes et undertryk, hvorved vandet trækkes op fra rødderne. Denne passive transport fungerer kun, hvis vandet i karrene udgør



Figur 3. Forenklet fylogenetisk træ over nulevende planter

De ældste spor af landplanter er fossile sporer, som er omkring 475 millioner år gamle. I 420 millioner år gamle aflejringer findes fossiler af karplanternes specialiserede celler (trakeider) med tykke cellevægge. .

sammenhængende søjler, og celler i karplanternes xylem har derfor meget solide cellevægge.

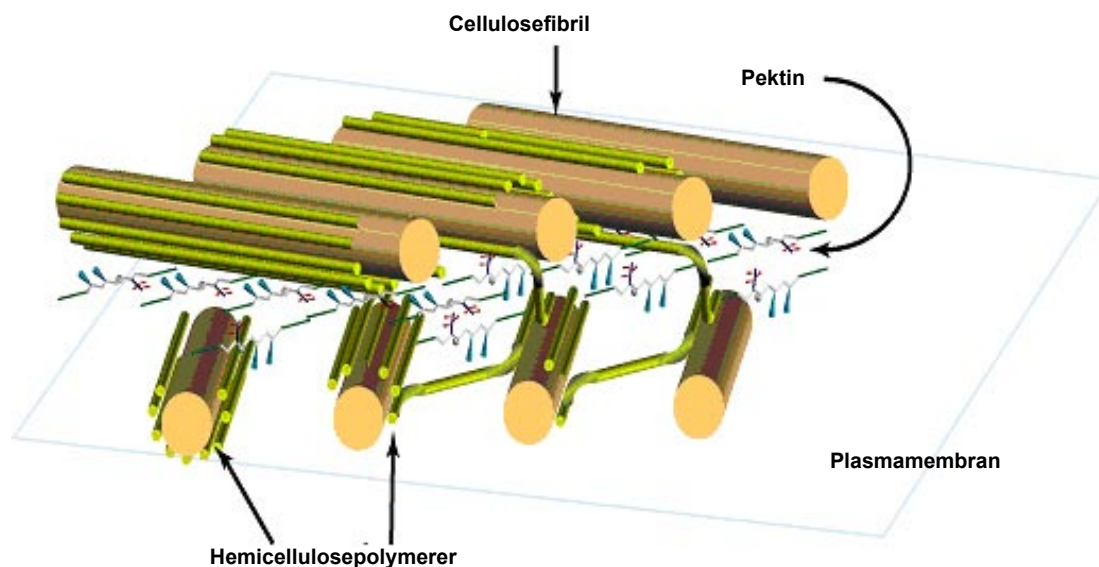
Cellevæggenes styrke og karsystemet er vigtige forudsætninger for at vokse i højden. En anden forudsætning er sekundær tykkelsesvækst. Mange plantearter har kun vækstpunkter (meristemer) i skudspidserne, men frøplanternes forfædre udviklede et vækstlag (kambium) i stænglerne, som gør det muligt at vokse i tykkelsen.

Karplanter, heraf især frøplanterne, har haft stor succes, og de har udkonkurreret mange af de øvrige plantearter. Der findes dog stadig primitive plantearter, som klarer sig glimrende, selvom de ikke fik alle evolutionære fremskridt med.

Plantecellevægge fra urtiden

Evolutionsmæssigt er cellevæggenes grundstruktur en gammel opfindelse. Cellulose, hemicellulose og pektin er hovedbestanddele i cellevæggene hos både landplanter og deres forfædre, grønalgene, som lever i vand (Figur 4-8). Cellulose kendes i ren form fra bomuldsfrøenes flyvehår, men disse specialiserede cellevægge er en undtagelse. Normalt er cellulosen indlejret i hemicellulose og pektin.

Når planteceller vokser, løsnes nogle af bindingerne i netværket, så turgortrykket kan strække cellevæggen. Når



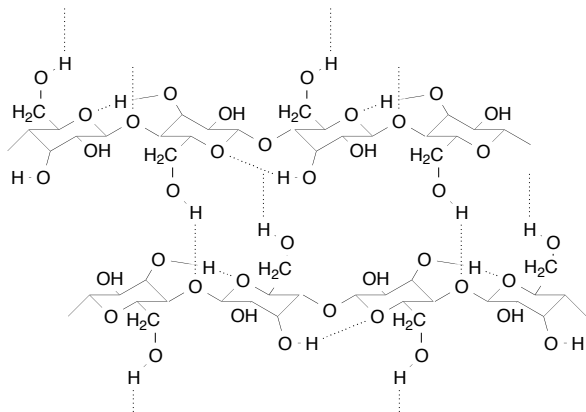
Figur 4. Plantecellevæggenes grundstruktur

Polysacchariderne i planternes primære cellevæg opdeles i tre hovedgrupper: cellulose, hemicellulose og pektin. Cellulosemolekylerne krystalliserer og danner fibriller, som bindes sammen af hemicellulose og pektin. Mange planterarter danner også en sekundær cellevæg med den aromatiske polymer lignin.

cellerne ikke længere vokser, bliver cellevæggene ofte krydsbundet med lignin, en aromatisk polymer, som fikserer væggene og gør dem delvist vandskyende.

Cellulose findes i alle plantecellevægge, og det er det mest udbredte organiske stof i verden. Lignin findes også i meget store mængder og kommer på en andenplads. Lignin findes især omkring planternes karsystem.

Én gruppe planter har udviklet en særlig type cellevægge,



Figur 5. Cellulose.

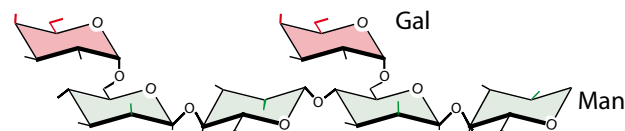
Cellulose består af lange uforgrenede kæder af glucose, som er forbundet med $\beta(1,4)$ -glycosidbindinger. En $\beta(1,4)$ -binding er en binding, der holder to monosaccharider sammen via 1-stillingen på det ene til 4-stillingen på det andet. En binding kan enten være en alpha eller en beta (bindingens stereo-kemi) afhængigt af, hvilken vej, den vender, dvs. hvilket plan den ligger i. De lange kæder af glucose binder til hinanden ved hjælp af brintbindinger som vist i figuren ovenfor. Kæderne passer så godt sammen, at cellulosen krystalliserer som mikrofibriller bestående af mindst 35 kæder.

som adskiller sig radikalt fra cellevæggene i alle andre karplanter. Det er græsserne, herunder alle kornarterne, og de plantefamilier, som står græsserne nær. Disse arter har meget lidt pektin og cellulose i deres cellevægge. I stedet indeholder cellevæggene mere af hemicelluloserne betaglucan og arabinoxylan.

De mest primitive landplanter: levermosser, hornblade og mosser mangler nogle af de byggesten, der skal til for at danne de solide cellevægge, som er forudsætningen for et transportsystem og for evnen til at stå oprejst. Disse arter danner ikke lignin, og de gik også glip af rhamnogalacturonan II, som er en anden vigtig byggesten i de højere planter cellevæg.

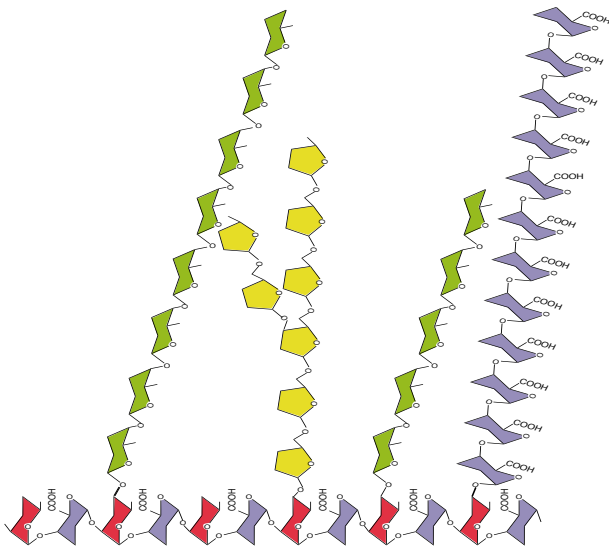
Rhamnogalacturonan-II og Bor

Rhamnogalacturonan II (RG-II) udgør en lille, men væsentlig bestanddel af cellevægge i alle karplanter.



Figur 6. Hemicellulose.

Hemicellulose er ligesom cellulose opbygget af lange kæder af monosaccharider, men kæderne er mere eller mindre forgrenede og kan ikke danne mikrofibriller. Der indgår flere forskellige monosaccharider i hemicellulose, f.eks. glucose, xylose, mannose, galactose og arabinose. Figuren viser en galactomannan. Det er en specialiseret hemicellulose, som tjener til oplagsnæring i frø fra f.eks. johannesbrød. Galactomannaner anvendes som fødevaringredienser bl.a. i flødeis.



Figur 7. Pektin (RG-I)

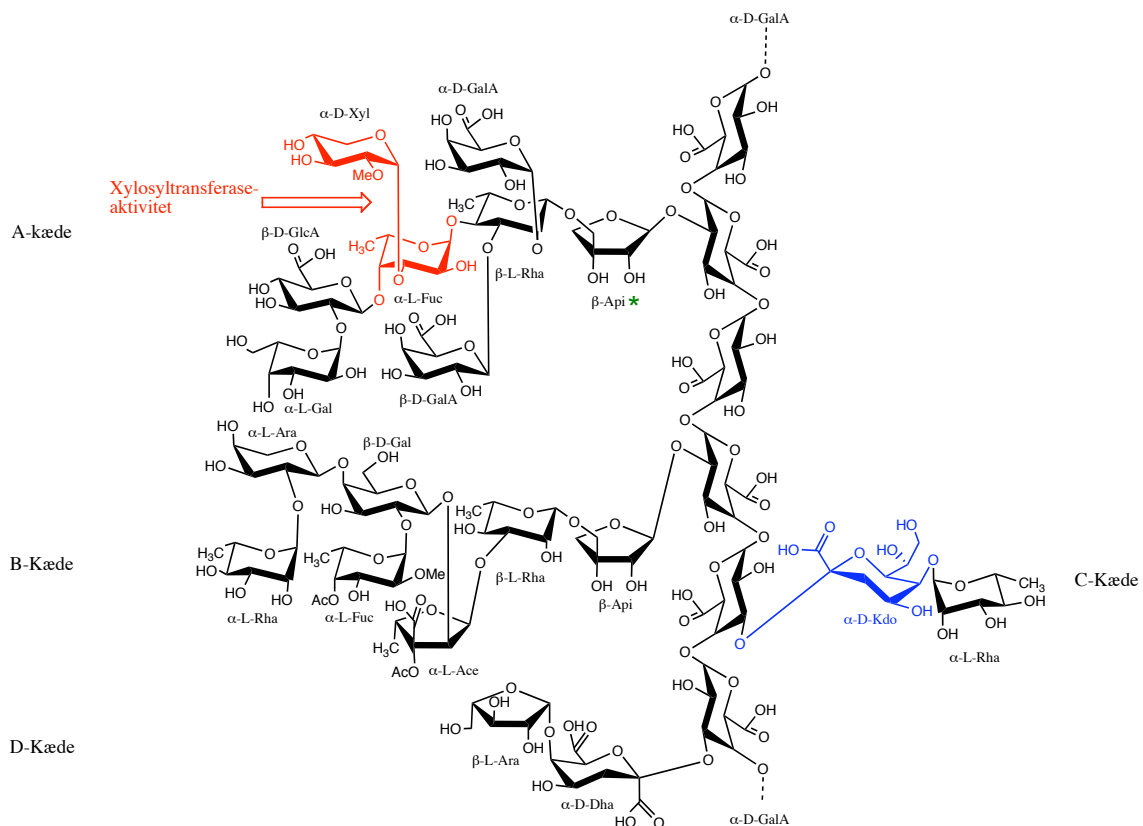
Pektin opdeles i tre meget forskellige typer: homogalacturonan, rhamnogalacturonan I (også kaldet RG-I) og rhamnogalacturonan II (RG-II). Homogalacturonan består af kæder af monosaccharidet D-galacturonsyre. Her ses RG-I, som består af fire forskellige monosaccharider, som er organiseret i en kæde af L-rhamnose (rød) og D-galacturonsyre (violet) med sidekæder af L-arabinan (gul) og D-galactan (grøn). RG-II (Se fig. 8), er et meget forgrenet polysaccharid, hvori der indgår 11 forskellige monosaccharider.

RG-II er et uhyre indviklet polysaccharid, som hører til cellevæggens pektinfraktion. Faktisk er RG-II en af de mest komplekse kemiske strukturer, naturen har opfundet samt den mest komplicerede biopolymer i planter. Hvor cellulose udelukkende er opbygget af glucosemolekyler, består RG-II af hele 11 forskellige monosaccharider, som er kombineret i en kort, men meget forgrenet kæde. Grundstrukturen i RG-II består af en kæde af mindst 8 galacturonsyremolekyler, som er sat sammen med (1-4)-bindinger, og fire forskellige sidekæder (Figur 8).

RG-II er et forholdsvis lille molekyle, men det har en betydningsfuld funktion for cellevæggens sammenhængskraft. Monosaccharidet apiose i A-kæden krydsbinder to RG II molekyler via et Bor-atom. Den Bor-afledte krydsbinding af cellevæggen er grunden til, at bor er et mikronæringsstof i planter. Bor-mangel giver en række karakteristiske symptomer, f.eks. nekroser i vækstpunkterne, fortykkede og skrøbelige stængler og blade samt reduceret frø- og blomstersætning. Man opdagede Bor-mangel i sukkerroer, hvor symptomerne er særligt markante.

Biosyntese af cellevæggen

Cellevægskomponenternes biosyntese har interesseret plantebiologer siden Darwins dage. Charles Darwin forstod cellevæggens centrale rolle for planternes vækst, men



Figur 8. Strukturen af pektinkomponenten rhamnogalacturonan-II (RG-II).

Forkortelser for monosaccharider, der indgår i RG II: GalA, Galacturonic acid; Kdo, 3-deoxy-D-manno-oct-2-ulosonic acid; Rha, Rhamnose; Dha, 3-deoxy-D-lyxo-heptulosaric acid; Ara, Arabinose; Api, Apiose; Ace, Aceric acid; Fuc, Fucose; Gal, Galactose; Xyl, Xylose; GlcA, Glucuronic acid. * Monosaccharidet Apiose i A-kæden indgår som regel i en kovalent Bor-binding mellem to RG-II molekyler.

han havde næppe fantasi til at forestille kompleksiteten af cellevæggens struktur og biosyntese.

Det har vist sig overraskende vanskeligt at finde de gener, som er involveret i biosyntesen af planters cellevægge. Først for 10 år siden lykkedes det at identificere det første gen og det tilhørende enzym med en rolle i cellevæggsbiosyntesen.

Planter bruger mange forskellige enzymer, når de bygger deres cellevægge, og hvert enzym findes kun i meget lav koncentration. Det er uhyre vanskeligt at oprense disse enzymer i en mængde, der er stor nok til, at man kan karakterisere dem. I stedet må man bruge alternative metoder.

Ca. 500 forskere verden over bruger en del af deres tid på at lede efter enzymer fra cellevæggs biosyntesevej, men alligevel bliver kun ca. to gener identificeret om året, og denne hastighed er først opnået efter år 2000, hvor DNA-sekvensen for modelplanten *Arabidopsis thaliana* (Gåsemad) blev offentliggjort. Selvom man i dag kender DNA-sekvensen for ris, er *Arabidopsis* stadig den foretrukne plante til arbejdet med at opklare cellevæggenes mysterier. Det er også den lille *Arabidopsis* der bruges i jagten på gener med betydning for biosyntesen af RG-II.

Nye glycosyltransferaser

De 11 forskellige monosaccharider i RG-II er forbundet ved hjælp af 22 forskellige glycosylbindinger (Figur 8). Den type enzymer, som katalyserer dannelsen af polysaccharider ud fra monosaccharider, kaldes glycosyltransferaser. Man kender sekvensen på mere end 440 glycosyltransferaser i *Arabidopsis*. Hovedparten af disse enzymer menes at indgå i syntesen af cellevæggen, men den præcise funktion er ukendt for langt de fleste.

Det antages, at der indgår ligeså mange forskellige glycosyltransferaser i syntesen af RG-II, som antallet af forskellige bindinger, dvs. at planten skal bruge 22 forskellige glycosyltransferaser for at fremstille RG-II.

Første skridt mod identification af enzymer, der syntetiserer RG-II var at gennemse DNA-sekvensen for de ca. 28600 gener, der findes i *Arabidopsis*. Målet var at finde gener, som burde have været klassificeret som glycosyltransferase-kodende gener, men som hidtil var

blevet overset. Idéen var, at RG-II er så særegen for højere planter, at de tilhørende enzymer også må være så specielle, at man, kun ved at se rigtig godt efter i enzymets aminosyresekvens, kan gætte sig til, hvilken type det må tilhøre. Ved at studere *Arabidopsis*-plantens DNA-sekvens lykkedes det at finde 27 gener, som har fællestræk med kendte glycosyltransferase-kodende gener, men som ikke tidligere var klassificeret.

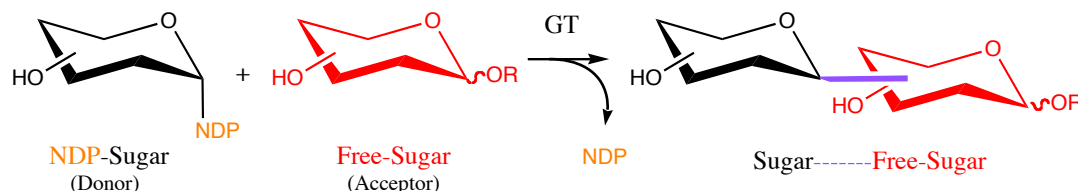
Man kan inddele proteiner i familier efter, hvor meget proteinernes aminosyresekvenser ligner hinanden. En oversigt over de hidtil identificerede glycosyltransferaser og deres opdeling i familier findes i en database ved navn CAZy (CarbohydrateActiveEnZYmes), som er offentlig tilgængelig (<http://afmb.cnrs-mrs.fr/CAZY/>). To af de 27 nye glycosyltransferaser passede ikke ind i de eksisterende glycosyltransferase-familier. De dannede grundlag for etablering af en ny familie, som kaldes GT-77. En nærmere undersøgelse af glycosyltransferaserne i GT-77-familien skulle afsløre, om disse enzymer kunne være involveret i syntesen af RG-II.

DNA-sekvenserne og den genetiske position for de to gener, som herefter kaldes hhv. *RGXT1* og *RGXT2*, fremgik af den samlede DNA-sekvens for *Arabidopsis*. Begge gener er placeret på kromosom 4 med relativt kort afstand. Polypeptiderne *RGXT1* og *RGXT2* består af henholdsvis 362 og 368 aminosyrer, og størrelserne beregnes til hhv. 41175.0 og 41799.0 Daltons. Aminosyresekvenserne i de to polypeptider er 90 % identiske. Ligheden antyder, at det ene gen er opstået som en dublikation af det andet, og at begge gener evt. kan have samme funktion i planten.

Det næste trin i processen var at finde ud af, hvad de enkelte glycosyltransferaser rent faktisk lavede. Det kræver en bred vifte af metoder at bestemme den præcise funktion af en ny glycosyltransferase, så det var lidt af et detektivarbejde.

Analyse af enzymaktivitet

For at kunne karakterisere et enzym, er det nødvendigt at have en vis mængde af enzymet til rådighed. Da RG-II kun udgør en meget lille del af planters tørstof, kunne man forvente, at de gener, som er involveret i syntesen af RG-II,



Figur 9. Glycosyltransferase-assay (Free sugar assay)

En glycosyltransferase er et enzym, der kan sætte et monosaccharid (donormolekyle, markeret med sort) på et andet monosaccharid eller et polysaccharid (acceptormolekyle, markeret med rødt). Reaktionen kræver energi, og derfor skal donormolekylet være aktiveret, dvs. at det f.eks. skal have en UDP-enhed. Når en potentiel glycosyltransferase er isoleret, kendes hverken donor- eller acceptor-molekylet. Det klarlægges ved at teste forskellige donor-sukre med en række af mono- eller polysaccharider som acceptorer i glycosyltransferase-assayet. Glycosyltransferaser navngives efter donor-molekylets saccharid-del, som enzymet overfører.

har meget lav aktivitet. De enzymer, som generne koder for, ville dermed findes i så lav koncentration i planterne, så det ikke kunne lade sig gøre at oprense dem fra plantevæv. Tidligere forsøg på at isolere proteinfraktioner med enzymaktivitet, der kunne danne glycosidbindingerne i RG-II var da også mislykkedes. For at få nok enzym til analyserne blev de to glycosyltransferasegener fra *Arabidopsis* udtrykt i en særlig type insektceller, som kan dyrkes i laboratoriet.

Enzymaktiviteten for de autentiske planteenzymer, som blev oprenset fra insektceller, blev testet i en serie enzymassays med henblik på at afdække enzymernes basale katalytiske egenskaber (Figur 9). Vi bestemte derefter den præcise struktur for den dannede binding mellem monosacchariderne ved hjælp af biokemiske analysemetoder.

Analyserne viste, at RGXT1 og RGXT2 er to meget ens enzymer. De er xylosyltransferaser, som sætter en xylose på en fucose. Netop dette motiv, xylose på fucose, kendes kun fra én bestemt position i planters polysaccharider, nemlig A-kæden i RG-II. Motivet er markeret med rødt i fig. 8. Imidlertid kan det ikke udelukkes, at der findes andre endnu uopdagede polysaccharidstrukturer i planter med dette motiv.

Arabidopsis-mutanter

Arabidopsis-planter, hvor et protein mangler, er et vigtigt redskab til at klarlægge af proteinets funktion. For at bevise, at de to xylosyltransferaser medvirker til biosyntesen af RG-II, blev jagten indledt på *Arabidopsis*-planter med ødelagte *RGXT1* og *RGXT2* gener. Indtil for få år siden krævede det både held og stor tålmodighed at finde en plante med en spontant opstået mutation i et bestemt gen. Tusindvis af planter måtte screenes for at finde individer med afvigende fænotype, og derefter måtte man finde frem til den genetiske årsag til den afvigende fænotype. At finde *Arabidopsis*-planter med naturligt opståede mutationer i de to gener med en formodet funktion i RG-II-biosyntesevejen ved hjælp af denne strategi ville være en næsten umulig opgave. I stedet søgte vi efter *Arabidopsis*-planter med inducerede mutationer i de to gener.

En offentligt tilgængelig database indeholder informationer om mere end 360.000 forskellige mutanter af *Arabidopsis* (<http://signal.salk.edu/cgi-bin/tdnaexpress>). Disse mutanter er fremstillet ved at indsætte DNA-fragmenter tilfældige steder i planternes genom. I de tilfælde hvor et DNA-fragment rammer et af plantens egne gener, ødelægges genet (Figur 10). For hver af disse gensplejsede *Arabidopsis*-linier findes information om den præcise placering af det indsatte DNA i plantens genom.

To interessante *Arabidopsis*-linier dukkede op ved søgning i databasen. Den ene har et T-DNA i det fjerde og sidste exon af *RGXT1* og den anden har et T-DNA i det andet intron (Figur 11). Frø af disse linier blev rekvireret til nærmere analyse. Afkomsplanter, som var homozygotiske mht. enten *RGXT1*- eller *RGXT2*-mutationen, blev evalueret mht. fænotype, men de var ikke umiddelbart forskellige



Figur 10. T-DNA mutant i *Arabidopsis*

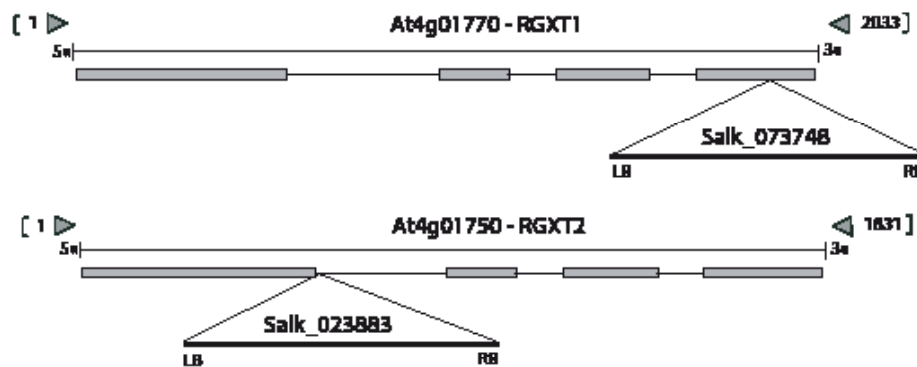
Der findes ca. 28.600 proteinkodende gener i modelplanten *Arabidopsis thaliana*. For at opklare genernes funktion er der fremstillet gensplejsede *Arabidopsis*-planter, som har fået indsat et ekstra stykke DNA, kaldet T-DNA (Transfer-DNA), et tilfældigt sted i plantens genom. Der findes mere end 360.000 af disse T-DNA mutanter. Langt hovedparten af de ca. 28.600 gener, der er i *Arabidopsis*, vil således have mindst én tilhørende *Arabidopsis*-mutant, hvor det pågældende gen er ødelagt af det indsatte T-DNA. Samlingen af eksisterende T-DNA mutant planter med tilhørende information om den præcise placering af T-DNAet i plantens genom er registreret og disse data er tilgængelige via internettet (<http://signal.salk.edu/cgi-bin/tdnaexpress>).

fra vildtypen. Det tyder på, at et intakt *RGXT1*-gen kan kompensere helt eller delvist for et defekt *RGXT2*-gen og omvendt.

Analyse af oprenset RG-II fra mutanter

Medmindre enzymerne *RGXT1* og *RGXT2* kompenserer 100% for hinanden, vil der mangle en xylose på A-kæden i nogle RG-II-molekyler fra planter med en mutation i enten *RGXT1* eller *RGXT2*-generne. Biokemiske analyser af oprenset RG-II fra disse planter viste dog ingen signifikante forskelle, og for at komme videre i bevisførelsen måtte mere følsomme analysemetoder tages i brug for at bekræfte eller afkræfte de to geners funktion i biosyntesen af RG-II.

Enzymassays er mere følsomme end de biokemiske analyser, så derfor blev det undersøgt, om oprenset RG-II fra mutanterne kunne modtage et xylosemolekyle. Oprenset RG-II blev blandet med radioaktivt mærket xylose



Figur 11. RGXT1 og RGXT2 generne med indsat T-DNA

Salk_073748 og Salk_023883 betegner T-DNA mutant linier for hhv. *RGXT1* og *RGXT2*. De interne gen-navne for *RGXT1* og *RGXT2* i *Arabidopsis* er hhv. At4g01770 og At4g01750, 'At' er en forkortelse for *Arabidopsis thaliana*, tallet før 'g' angiver, hvilket kromosom (kromosom nr), genet ligger på, og tallet efter 'g' angiver positionen af genet på det pågældende kromosom. LB (Left Border) og RB (Right Border) angiver hhv. venstre og højre side af T-DNAet.

og enten *RGXT1*- eller *RGXT2*-enzym, som var produceret i insektceller, blev tilsat. Omsider tonede beviset frem. *RG-II* fra begge mutanter kunne optage xylose, mens wildtypen ikke kunne. Det beviser, at en del af *RG-II*-molekylerne i begge mutanter mangler det xylose-molekyle, som enten *RGXT1*- eller *RGXT2*-enzymet sætter på fucosen. Data fra forsøget viser også, at begge enzymer er i stand til at sætte xylose på et iøvrigt intakt *RG-II*-molekyle. Det er hermed vist, hvordan en enkelt af de 22 glycosid-bindinger i *RG-II* dannes. De japanske kollegaer har formentlig opklaret, hvordan en af de andre bindinger dannes, så nu er der "kun" 20 sukkerbindinger tilbage, før der er styr på biosyntesen af *RG-II*.

Oprindelse af *RG-II*

RG-II findes i samtlige karplanter, som er undersøgt hidtil, men man har aldrig fundet *RG-II* i de primitive landplanter (levermosser, hornkapsler og mosser). Nogle af de sjældne monosaccharider, som indgår i *RG-II*, forekommer, men kun i meget små mængder. Muligvis indeholder de et *RG-II*-lignende polysaccharid, men i så fald udgør det mindre end 1 % af den mængde *RG-II*, som findes i karplanter. Da disse plantearter mangler *RG-II*, har de ikke behov for Bor til krydsbinding af cellevæggene. De primitive landplanter indeholder da også meget små mængder Bor i forhold til karplanterne.

RG-II er essentielt for karplanternes vækst og udvikling, men det er uklart, hvordan planterne har udviklet en så kompliceret biosyntesevej, som er nødvendig for at danne dette molekyle. Der er 22 forskellige bindinger i et *RG-II* molekyle, som kræver hver sin enzymaktivitet. Nogle af de enzymer, som er nødvendige for at danne *RG-II*, har karplanternes forfædre 'optaget' fra bakterier – en sjælden hændelse, der betegnes horisontalt gene flow. Et af de 'lånte' gener katalyserer dannelsen af byggestenen Kdo (Markeret med blå i figur 8). Kdo bruges kun ét sted i planten og det er i *RG-II*. I dette tilfælde kan genets oprindelse spores mere end 400 millioner år senere som svage ligheder

mellem aminosyresekvensen for det bakterielle enzym og det tilsvarende enzym i planter.

Cellevægge og bioethanol

Umiddelbart har klarlægningen af biosyntesen af *RG-II* ikke anvendelsesmæssige aspekter, men ofte optræder cellevægsbiologien direkte i samfundets tjeneste.

Der er stor fokus på fremstilling af biobrændstoffer, som ikke tærer på de begrænsede olieresourcer i undergrunden. Produktionen af bioethanol baserer sig i dag på forgæring af stivelse og sukker, som stammer fra majs eller sukkerrør. Den energimæssige gevinst ved denne produktion er begrænset, fordi produktion af afgrøderne og transport er energikrævende, og fordi kun en del af afgrødernes kulhydrater udnyttes. Desuden finder mange det forkert at bruge spiselige afgrøder til produktion af energi.

Anden generation af bioethanolproduktionen handler om at lave planternes cellevægge om til ethanol. I stedet for at bruge fødevarer til energifremstilling, kan man f.eks. bruge affaldsprodukter fra fødevarereproduktionen. Man kan imidlertid også forestille sig at udnytte viden om cellevæggens opbygning i bioteknologisk planteforædling med det sigte at udvikle energiplanter, som er specielt egnede til produktion af andengenerations-bioethanol.

Cellevæggens komplicerede polysaccharider er teknisk meget vanskeligere at omsætte til ethanol end stivelse, men energiregnskabet er meget mere fordelagtigt. Forarbejdningen efter høst vil i vid udstrækning ske ved hjælp af tekniske enzymer - et område hvor Danmark står meget stærkt, idet både Novozymes og Danisco er ledende på verdensmarkedet for industrielle enzymer.

Cellevægskomponenter i mad og drikke

Forståelse af plantecellevæggens biologi er nyttig i mange sammenhænge. Mange forskellige polysaccharider fra planternes cellevægge bruges i fødevarerindustrien. For eksempel er pektin i mange år blevet brugt til at stivne syltetøj, så mængden af tilsat sukker kan reduceres.

Også forskellige typer af hemicellulose bruges som fødevaringredienser, omend i mindre omfang end pektin. Xyloglucan fra tamarindfrø og galactomannan fra guar og johannesbrødfør er hemicelluloser, som bruges til stabilisering af forarbejdede fødevarer. Galactomannan bruges f.eks. til stabilisering af flødeis.

Fødevaringredienser, som bruges som stabilisatorer, emulgatorer eller fortykningsmidler, får tildelt E-numre ligesom farvestoffer og konserveringsmidler. F.eks. kaldes pektin også E440. Fødevaringredienser med et E-nummer betragtes af mange som "noget usundt" i maden, men en del af de tilsætningsstoffer, som er udvundet fra planter, kan være direkte sundhedsfremmende. Det gælder både for nogle af farvestofferne og for nogle af polysacchariderne. For eksempel kender vi betaglucan som de sunde fibre i havre og byg. Danske virksomheder står meget stærkt på dette område, og de udvikler mange fødevaringredienser på basis af planters cellevægge.

Rester af plantecellevægge findes også, hvor man ikke umiddelbart forventer at finde dem. De mange usædvanlige bindinger i RG-II gør det til et svært nedbrydeligt polysaccharid, så gær og de øvrige mikroorganismer, som er i spil ved vinfremstilling, kan ikke nedbryde det. RG-II er det eneste polysaccharid, der er tilbage i vin. Når du næste gang nyder et glas vin, så nyder du samtidig ca. 15 mg af en meget gammel og raffineret opfindelse. ■

Hvem, hvad og hvor?

Størstedelen af det beskrevne forskningsarbejde er udført af forskere i Bioteknologigruppen, som hører til Det Jordbrugsvidenskabelige Fakultet (Tidl. Danmarks Jordbrugsforskning) ved Aarhus Universitet.

Bioteknologigruppen befinder sig på Det Biovidenskabelige Fakultet (Tidl. Landbohøjskolen), ved Københavns Universitet. Bioteknologigruppens cellevæggsforskning ledes af professor Peter Ulvskov og udføres af bla. seniorforsker Bent Larsen Petersen, projektforsker Iben Damager og projektforsker Jack Egelund.

Ekspression af planteproteiner i insektceller blev udført under ledelse af professor Henrik Clausen ved Institut for Medicinsk Biokemi og Genetik, Københavns Universitet.

Referencer

De seneste forskningsresultater om biosyntesen af RG-II er publiceret i *Plant Cell* og det forudgående bioinformatiske arbejde er publiceret i *Plant Physiology*.

Egelund, J; Petersen, BL; Motawia, MS; Faik, A; Olsen, CE; Ishii, T; Clausen, H; Damager, I; Ulvskov, P; Geshi, N (2006). *Arabidopsis thaliana* RGXT1 and RGXT2 Encode Golgi-Localized (1,3)- α -D-Xylosyltransferases Involved in the Synthesis of Pectic Rhamnogalacturonan-II. *Plant Cell* 18, 2593-2607.

Egelund, J; Skjødtd, M; Geshi, N; Ulvskov, P; Petersen, BL (2004). A complementary bioinformatic approach to identify potential plant cell wall glycosyltransferase encoding genes. *Plant Physiology* 136, 2609-2620.