植物細胞壁とその溶解酵素

植物の細胞壁は単に細胞を防御する機能を持つだけではなく、細胞の大きさをきめそして生長を制御する重要なものである。

最近、バイオテクノロジーの目は植物の細胞融合、植物細胞による物質生産という分野に向いている。この方向の研究や生産をすすめるためには、まず第一に植物の細胞壁を酵素で溶解し裸の細胞であるプロトプラストを作らなければならない。ここでは、植物細胞を構築する成分とその分解酵素に焦点をあてて、最新の解説をしていただいた。

石 井 茂 孝

I. はじめに

植物細胞は周囲をかたい細胞壁で被われている。細胞壁が生命に必須でないことは、細胞壁を取り除いたプロトプラストが十分に生物活性を保持している¹⁾ことから明らかである。しかし、細胞壁を一種の殻のごとくinactiveなものと考えるのは誤りで、細胞壁は特殊な機能をもった一種の器官であり、植物が生命を維持する上で重要な役割を果たしていることが明らかにされている。

細胞壁は植物細胞の形や大きさを決めており、細胞の生長すなわち植物自体の生長をコントロールしている。分裂した細胞は、細胞壁が10倍、ある場合には100倍にも増加し、この間、細胞壁の厚さや強度を変えることなく生長する。また、植物病原菌や他の有害物質に対し、細胞壁は能動的バリアーとして動いており²⁾、細胞と細胞の認識上にも細胞壁は重要な働きをしている³⁾ことが知られている。ごく最近、細胞壁多糖分解物の特殊なフラグメントが、細胞の生長速度、開花の時期、および病原菌に対する抵抗性機構の活性化のコントロール等、ある場合には、直接遺伝子の発現をコントロールしている事実が発見され⁴⁾、ますます細胞壁の重要性が認識されてきた。

ただし、ここでは農産物加工という応用的見地から、細胞壁の微細構造には言及せず、細胞壁の構築に関与すると考えられる主要成分の基本構造と、その分解酵素について解説するに止める。さらに、成分も二次壁化していない柔組織の中葉と一次壁を含めた広義の細胞壁について述べ、いくつかの点で違いが指摘されている双子葉植物と単子葉、特に、イネ科植物との細胞壁の組成を対

比させつつ、最近の進歩を中心に紹介する。

II. ペクチン多糖とその分解酵素

細胞壁より、熱水、シュウ酸アンモン、弱酸、または、キレート剤で抽出される区分を、従来ペクチン質と称していた。ただし、今日ではガラクトシロン酸を含有する多糖（酸性ペクチン多糖）およびこれに共有結合して存在する多糖をもペクチン多糖と称しており、それ故、細胞壁に存在するアラバン、ガラクトン、および、アラビノガラクトンのほとんどは、中性ペクチン多糖と定義されている⁵⁾。

ペクチン多糖の顕著な物理的特徴は、ゲル化することであり、この性質が細胞壁にあって重要な役割を果たことになる⁶⁾。ペクチン多糖は、ガラクトシロン酸が α -1,4結合して主鎖を形成し、そのカルボキシル基が種々の割合にメチルエステル化している。ラムノースも主鎖中に存在し、ラムノースが入ることによって、その点で直鎖は折れ曲り⁷⁾、ペクチン多糖分子間のからみ合いによる三次元的ネットワークの形成を可能にする⁸⁾。アラビノースおよびガラクトースが側鎖を構成する主たる糖で、主鎖のラムノース残基に結合しているものと思われる⁹⁾。

双子葉植物の細胞壁は、35%にも及ぶ多量のペクチン多糖を含有するのが特徴である¹⁰⁾。隣り合う細胞の間にある中葉は、特に含量が高く、細胞壁の接着物質として働いている。ALBERSHEIMら^{11,12)}は、Sycamore培養細胞の細胞壁を、著者^{13,14)}は、馬鈴薯切片を用いて、これらに精製したペクチナーゼを作用させ、可溶化してくるペクチン多糖をDEAE-セファデックスのカラムク

第1表 ペクチンデポリメラーゼの種類

作用基質	加水分解酵素	リアーゼ
ペクチン	ポリメチルガラクトツロナーゼ (PMG)	ペクチンリアーゼ (PL)
	1. エンドポリメチルガラクトツロナーゼ endo-PMG*	3. エンドペクチンリアーゼ endo-PL (EC 4.2.2.10)
	2. エキソポリメチルガラクトツロナーゼ exo-PMG*	4. エキソペクチンリアーゼ exo-PL*
ペクチン酸	ポリガラクトツロナーゼ (PG)	ペクチン酸リアーゼ (PAL)
	5. エンドポリガラクトツロナーゼ endo-PG (EC 3.2.1.15)	7. エンドペクチン酸リアーゼ endo-PAL (EC 4.2.2.2)
	6. エキソポリガラクトツロナーゼ exo-PG (EC 3.2.1.67)	8. エキソペクチン酸リアーゼ exo-PAL (EC 4.2.2.9)

* 1, 2, 4 はまだ発見されていないのでEC番号はない。

表のごとく 8つのグループに分けられる²⁸⁾。8種のデポリメラーゼの中、エンドおよびエキソポリメチルガラクトツロナーゼや、エキソペクチンリアーゼは末だに発見されていない。細胞壁中の不溶性ペクチン多糖に直接作用できる酵素は、エンド型のポリガラクトツロナーゼ (PG)²⁷⁻²⁹⁾、ペクチンリアーゼ (PL)³⁰⁻³²⁾ およびペクチン酸リアーゼ (PAL)³³⁻³⁵⁾ の3種類である。双子葉植物に作用させた場合、中葉のペクチン多糖が分解され、組織は軟化し、単細胞の遊離が起こる、いわゆる、マセレーションが引き起こされる。植物材料の違いによって、中葉ペクチン多糖のエステル化率は異なり、酵素の基質特異性によって、マセレーションの効果は、エステル化が高い場合はPLが、低い場合はPGやPALが有効である³⁶⁾。イネ科植物の場合はPLのみが有効であった³⁷⁾。

ペクチナーゼ活性を全く示さず、単独では植物組織になんの作用も示さないが、上記酵素とともに働くと、ペクチナーゼによるマセレーションを著しく増強する酵素様因子が発見された^{38,39)}。このマセレーション増強因子は、ペクチナーゼの活性を増強するのではなく、中葉の不溶性ペクチン多糖にペクチナーゼが作用する時に、特異的に働いて単細胞の遊離を高めるもので、植物組織の崩壊における利用価値が極めて高い⁴⁰⁾。

III. ヘミセルロースとその分解酵素

ヘミセルロースとは、従来はペクチン多糖を抽出した後の細胞壁より、比較的濃いアルカリによって抽出される多糖区分を指していたが、今日では、セルロースと強い水素結合で結び付く多糖と具体的に定義づけ、高等植物の細胞壁成分としては、キシログルカンとアラビノキシランがこれに属する。

キシログルカンは Sycamore 培養細胞の細胞壁成分として発見⁴¹⁾されて以来、大豆⁴²⁾、サヤインゲン⁴³⁾、馬鈴薯⁴⁴⁾、タバコ⁴⁵⁾等多くの双子葉植物に細胞壁の 20% も含める多量成分として存在することが示された。イネ科植物の細胞壁にも含量は 2% 程度と少ないが、イネ⁴⁶⁾、タケ⁴⁷⁾、アベナ⁴⁸⁾およびオオムギ⁴⁹⁾等にキシログルカンの存在が証明された。これらのキシログルカンは、相互に構造は極めて類似しており、わずかな差が側鎖構造に

第2図 キシログルカンの構造

第3図 アラビノキシランの構造

認められる。第2図に示すように、基本構造は β -1,4 結合したグルカンが主鎖であり、グルコースの 6 位にキシロースが α -1,6 結合したものである。側鎖にはさらに、ガラクトースが単独か、または、フコース-(α -1-2)-ガラクトースとして側鎖キシロースの 2 位に β 結合したものが存在する。キシログルカンは、特に双子等の場合、細胞壁の構築に関与しているものと思われ、細胞壁の伸長に影響を与える成分と推察されている^{50,51)}。

もう一つのヘミセルロースであるアラビノキシランは、イネ科植物細胞壁の主要成分である⁵²⁾。双子葉植物の場合、二次壁化した細胞壁の主要成分であることは古くから知られているが、双子葉植物の一次細胞壁にも少量 (5% 程度) 存在する⁵³⁾らしい。第3図に示すように、アラビノキシランの主鎖は、 β -1,4 結合したキシランであり、キシロースのいくつかは 3 位に単独のアラビノースが α 結合して側鎖を構成する。アラビノースが 2 位のキシロースに結合することもあるが、通常この位置には単独のグルクロン酸または 4-O-メチルグルクロン酸が結合する。そのため、本多糖はグルクロノアラビノキシランとも称される。双子葉、単子葉植物とも構造は類似しているが、イネ科植物の場合、主鎖キシランの分枝度合が異なるためセルロースとの水素結合の強さを異にする数種類のアラビノキシランが存在することが示され

た⁵⁴⁾。著者²¹⁾も、最近、アベナ細胞壁アラビノキシランのある種の成分のみが、細胞壁接着物質として働いていることを明らかにした。

セルロースに水素結合する多糖がヘミセルロースであるという定義には、必ずしも当てはまらないが、すべてのイネ科植物の細胞壁には独特の多糖として、非セルロース性の β -グルカンが存在する^{55,56)}。本多糖は、細胞壁よりアルカリによって前述のアラビノキシランと強固に結合した形で抽出される^{52,54)}。この β -グルカンは、直鎖状の多糖で β -1,4 と β -1,3 結合のグルコースが混在する。 β -1,4 と β -1,3 結合の構成比は、植物の違い、組織の違い、細胞の age によって異なるが、一般的には、 β -1,4 結合が多く、 β -1,3 結合の 1.7-4.0 倍存在する。

キシログルカンの主鎖は、 β -1,4 グルカナーゼ、即ち、セルラーゼ Cx で分解され、側鎖を残した数種類のオリゴ糖が生成する⁴¹⁾。細胞壁中に存在する β -1,4 グルカナーゼもキシログルカンの分解に関与するらしい⁵⁷⁾。

アラビノキシランは、 β -1,4 キシラナーゼによって分解される^{58,59)}。endo- β -1,4 キシラナーゼは、作用機作から2つのグループに分けられている。すなわち、アラビノキシランを加水分解して、単糖のアラビノースを遊離するキシラナーゼ (arabinose-liberating xylanases) とアラビノースを遊離しないキシラナーゼ (non-arabinose-liberating xylanases) である⁶⁰⁾。endo-型のキシラナーゼで、可溶化したアラビノキシランにはほぼ同じように作用しても、不溶性の細胞壁アラビノキシランに対する作用力には大きな差があり、さらに、それ以上顕著な差が native 細胞壁の溶解に認められた⁶¹⁾。細胞壁中に存在する多糖に作用する酵素は、ペクチナーゼおよびセルラーゼとも、可溶性基質に対する作用力と、不溶性基質に対する作用力との間には顕著な差があり、細胞壁アラビノキシランの分解に関しても同様な傾向があるものと考えられる。それ故、細胞壁溶解上利用価値の高いヘミセルラーゼを開発するには、可溶性の基質を用いず、不活性基質を用いてスクリーニングする必要がある。

β -1,3:1,4 混合グルカンは、 β -1,4 グルカナーゼ (セルラーゼ Cx) でも、 β -1,3 グルカナーゼでも分解される⁶²⁾。この β -グルカンに特異的に作用する酵素が *Bacillus subtilis* の市販 アミラーゼ 製剤から分離された^{55,63)}。トウモロコシ実生の細胞壁より、同様な特異性をもつ β -グルカナーゼが分離され、細胞壁の autolysis に関与することが報告された^{64,65)}。

IV. セルロースとその分解酵素

セルロースは、細胞壁よりペクチン多糖を抽出し、ついで、アルカリでヘミセルロースを抽出した後の残査の

ほとんどを占め、細胞壁中には 20~30% 存在する。セルロースは、 β -1,4 グルカンで構造は、 β -1,4 グルコシド結合のため、分子は平らで真っ直ぐなりボン状の形態をなす⁶⁶⁾。各分子は、互いに多くの水素結合により強固に結合し、数十分子が束となって細胞壁のマイクロフィブリルを形成している。二次壁に存在するセルロースは、重合度が 14,000 と良く揃っているが⁶⁷⁾、一次壁に存在するセルロースは、重合度が低く、かつ不揃い^{68,69)}なのが特徴である。細胞壁のセルロースに関しては、双子葉植物、単子葉植物ともほとんど差がないものと思われる。

細胞壁の不溶性セルロースを分解するには、セルラーゼ C₁ と称する酵素が必要である。水に可溶性セルロース、たとえば、カルボキシメチルセルロースを加水分解する酵素 (通常セルラーゼ Cx と称する) は、天然の不溶性セルロースを分解することができない⁷⁰⁾。1950 年、REESE ら⁷¹⁾は、微生物をセルロース資化性菌と非資化性菌とに分類し、両者のセルラーゼ系を比較したところ、違いは不溶性セルロースを可溶化する最初のステップにあることが判明し、これにかかわる酵素をセルラーゼ C₁ と想定した。それ以来、種々の微生物よりセルラーゼ C₁ の分離が試みられたがすべて失敗に終り、1967 年 SELBY と MAITLAND⁷²⁾ によって *Trichoderma viride* の培養液より初めてセルラーゼ C₁ の分離に成功した。その後、同酵素は純化され、その性質が調べられた^{73,75)}ところ、意外にも、セルロース分子の末端よりセロビオースを遊離させながら加水分解する exo-型のセルラーゼであることが判明し、E.C.3.2.1.91 で 1,4- β -D-glucan-*cellobiohydrolase* と命名された。ただし、純化したセルラーゼ C₁ は、単独ではセルロースの可溶化力が非常に弱く、セルラーゼ Cx (endo-1,4 β -D-glucanase) との共同作用を必要とし、両酵素が共同で働くと、不溶性セルロースは両酵素の相乗作用によって完全に分解可溶化される^{76,77)}。不溶性セルロースの酵素分解におけるセルラーゼ C₁ の作用機作については、現在でも十分には解明されていない。最近、CHANZY ら⁷⁸⁾は、電子顕微鏡的観察において、セルラーゼ C₁ がセルラーゼ Cx の作用なしでも、単独でセルロースの結晶構造を崩壊し得ることを観察しており、本酵素の真の作用にはまだ謎が多い。

V. 細胞壁タンパク

高等植物の細胞壁には、種々の酵素タンパクが含まれている^{79,80)}。タンパクが細胞壁の構築成分であるか否かは、細胞壁の調製時に細胞質の混入がどうしても避けられないこともあって、長い間議論的であった。この論議は、LAMPORT と NORTHCOLE⁸¹⁾ が細胞壁よりヒドロ

キシプロリンに富んだ独特のタンパクを分離するに及んで終結した。細胞壁中に 5~10% 含まれ、エクステンシンと称されるこのタンパクは、アミノ酸残基の 20% をもヒドロキシプロリンが占め、その他、アラニン、セリン、およびスレオニンに富んでおり、糖として、アラビノースとガラクトースを含む糖タンパクである⁸²⁾。アラビノースはヒドロキシプロリンの水酸基とグリコシド様結合をしているが、双子葉植物細胞壁の場合、すべてのヒドロキシプロリンがグリコシド化しており、そのほとんどが、 β 結合した 4 糖のアラビノースと結合している⁸³⁾のに対し、イネ科の場合には、多くのヒドロキシプロリンはフリーであり、グリコシド結合している場合も、3 糖のアラビノースであることが多い⁸⁴⁾。なお、ガラクトースは単糖でセリンの水酸基とグリコシド様結合をして存在する^{85,86)}。当初、エクステンシンは、細胞壁多糖と共有結合して存在する⁸⁷⁾と考えられていた。しかし、細胞壁をキレート剤とアルカリで処理して、ペクチン多糖とヘミセルロースのほとんどを抽出しても、エクステンシンは可溶化しない⁸⁸⁾こと、さらには、無水のフッ化水素で処理して、細胞壁のセルロースをも含むすべての多糖を分解可溶化しても、なおエクステンシンは不溶化していること⁸⁹⁾から否定された。O'NEILL と SELVEN-DRAN⁹⁰⁾は、細胞壁を穏和な条件下で亜硫酸酸処理すると、エクステンシンが容易に可溶化することを見出した。この処理は、ペプチド結合を分解することなく、フェノール性の結合を切断するものであり、このことからエクステンシンは、リグニン類似の芳香族架橋結合によって細胞壁に存在している可能性が示唆された。FRY⁹¹⁾は、実際、多数の植物の細胞壁より、新規のフェノール性アミノ酸として、第 4 図に示すイソジチロシンを分離した。これは、2 分子のチロシンが酸化的にカップリングし、ジフェニールエーテル橋を形成するものと思われ、この反応に細胞壁中に存在するパーオキシダーゼの関与が推定される⁹²⁾。エクステンシン分子当り約 9 ヶのハーフイソジチロシン残基が存在し、これがエクステンシンの分子間で形成されれば、三次元のネットワーク形成に関与する。この点に関し、LAMPART と EPSTEIN⁹³⁾は、エクステンシンとセルロースミクロフィブリルとのネットワーク (第 4 図) をモデルとして提唱している。

VI. フェノール酸

単子葉イネ科植物の細胞壁には、一次壁にもフェノール物質の存在することが知られていた。初めこれはリグニンまたはリグニン前駆体と考えられていたが、詳細に調べられた結果、フェルラ酸および κ -クマール酸などのフェノール酸であり、多糖とエステル結合して存在し

第 4 図 エクステンシンセルロースネットワーク⁹³⁾

ていることが明らかにされた^{94,95)}。フェノール酸とエステル結合している成分はアラビノキシランであり^{96,97)}、側鎖アラビノースの 5 位の OH とエステル結合していることが明らかにされた⁹⁸⁾。HARRIS と HARTLEY⁹⁹⁾は、単子葉植物 52 科 104 種について調査したところ、細胞壁にフェノール酸エステルの存在するグループと存在しないグループに分けられることを明らかにした。通常、イネ科植物細胞壁には総フェノール酸として 5-17 mg/g 細胞壁存在する¹⁰⁰⁾。アラビノキシランと結合したフェノール酸は、細胞壁中に存在するパーオキシダーゼと過酸化水素の作用によって酸化的に容易にカップリングし、ジフェニール酸架橋を形成する^{101,102)}。この反応は、可溶性アラビノキシランの不溶化や細胞壁の強度の増加に寄与していると予想されている^{103,104)}。

初期に行なわれたイネ科植物との比較実験において、双子葉のアブラナ科⁹⁵⁾やマメ科植物¹⁰⁰⁾の細胞壁には、フェノール酸がほとんど存在しないことが証明されていた。HARTLEY と HARRIS¹⁰⁵⁾は、フェノール酸エステルの簡易判定法である UV 蛍光法を用い、双子葉植物 150 科 251 種の細胞壁を検定したところ、わずかに Caryophyllales (ナデシコ目) に属する植物にのみその存在が確認された。ところが、FRY はハウレンソウ (アカザ目) の培養細胞の細胞壁に 2~5 mg/g 細胞壁という比較的多量のエステル結合したフェノール酸の存在を見出した¹⁰⁶⁾。さらに彼は、この細胞壁を酵素分解し、フェノール酸とエステル結合した糖を分離同定したところ、フェノール酸は、アラビノース-アラビノース、および、ガラクトース-ガラクトースの 2 糖に結合していることを確認¹⁰⁷⁾し、イネ科植物の場合と異なり、ペクチン多糖のアラバンおよびガラクトンの末端のそれぞれの糖残基とフェノール酸はエステル結合している¹⁰⁸⁾ことを明らかにした。

フェノール酸と糖とのエステル結合を切断するフェノ

ール酸エステラーゼは、市販の酵素剤中にも存在する⁶¹⁾。著者の試験したところでは、細胞壁の溶解における同酵素の添加効果があまり認められず、さらに、酵素によるアラビノキシランの分解が、フェノール酸の存在で阻害されない²¹⁾などの結果から、フェノール酸のエステル結合自体は、細胞壁の構築にはそれ程重要な働きはしていないと推察している。

VII. 植物細胞壁構造とその溶解酵素

上記各成分は、細胞壁の構築においていかなる相互関係を持っているのであろうか。細胞壁は、細胞の形を保ち、物理的強度を保持しているという点で、rigid のものであり、生長し、植物ホルモンの作用ですみやかに伸長し得るという面から見ると flexible なものでなければならない。細胞壁の構造としては、この相矛盾した性質を都合良く説明できるものが必要であるが、残念ながら未だに適切なモデルは見当たらない。

著者らは、細胞壁構築成分の解明を、酵素的にいかなる成分を分解することが細胞壁の溶解に結び付くかという方法によって行なった。植物組織の細胞壁を酵素的に溶解するには、反応のステップとして、まず中葉の細胞壁接着物質を分解して単細胞を遊離（マセレーション）させ、ついで、遊離した細胞の細胞壁を分解するという二段階から成る。細胞壁の溶解に関与する酵素を、プロトプラスト生成の活性を指標とし³⁷⁾、市販のプロトプラスト作製用の酵素剤より有効成分を分離精製し、それらの酵素を同定した。まず、イネ科植物の細胞壁溶解酵素として、セルラーゼ C₁、セルラーゼ Cx、キシラナーゼおよび PL の 4 種類が確認³⁷⁾され、イネ科植物の特徴的成分である β -1,3:1,4 混合グルカンやフェノール酸エステルを分解する酵素はほとんど効果を示さなかった。つぎに、双子葉植物とイネ科植物との細胞壁溶解における酵素の関与を比較した¹⁰⁹⁾。第 2 表に示したごとく、両者の最大の違いはペクチナーゼの重要度に顕著に認められる。すなわち、双子葉の場合、反応系より PL を除くと

第 2 表 双子葉植物と単子葉イネ科植物との細胞壁溶解に関与する酵素系の違い

精製酵素	プロトプラスト生成量 (A-660nm)	
	単子葉イネ科 (アベナ葉肉)	双子葉 (ベチュニア葉肉)
C ₁ +Cx+X+PL	1.008	1.397
Cx+X+PL	0	0.185*
C ₁ +X+PL	0.331	0.705**
C ₁ +Cx+PL	0.240	1.365
C ₁ +Cx+X	0.737	0

* 単細胞のみ

** 単細胞とプロトプラストの混合

C₁: セルラーゼ C₁ Cx: セルラーゼ Cx

X: キシラナーゼ PL: ペクチンリアーゼ

マセレーションが全く起きず、植物組織は何らの変化も起こさない。この場合、中葉ペクチン多糖のエステル化率に応じ、PL より PG や PAL が有効な場合もあるが、いずれにしろ、何らかの endo-型ペクチナーゼが細胞壁の溶解に必須なのである。これに対し、イネ科植物の場合には、PL が全くなくともキシラナーゼが十分量存在すれば細胞壁は溶解する。次の大きな違いは、キシラナーゼの関与にある。双子葉の場合、キシラナーゼは細胞壁の溶解にほとんど関与しないが、イネ科の場合、必須ではないが、細胞壁溶解における寄与率が非常に高い。セルラーゼ C₁ は、狭義の細胞壁の溶解に、双子葉、イネ科植物とも必須な酵素である。高度に結晶化したセルロースを分解するには、セルラーゼ Cx は必須なのであるが、一次細胞壁のような比較的結晶化の発達していないセルロースを分解する場合には、同酵素は必須ではなく、セルラーゼ C₁ の作用のみでも十分細胞壁は溶解する。

以上の結果を総合し、高等植物の細胞壁溶解に関与する酵素をもとめると、第 5 図のごとくなる。カッコ内の酵素は、補助的作用として有効な酵素を示している。まず、高等植物を双子葉植物と単子葉イネ科植物とに大きく分けて考えなければならない。単子葉であっても、ユリ科やサトイモ科に属する植物は、双子葉の範疇に属する。つぎに関与する酵素は、マセレーション酵素と狭義の細胞壁を分解する酵素に分けられる。双子葉植物のマセレーション酵素は、PG、PL または PAL のいずれかのペクチナーゼである。この場合、これらのペクチナーゼ間には、マセレーションに相乗作用は期待されず、各ペクチナーゼにマセレーション増強因子の添加が有効である。これに対し、イネ科植物の場合は、キシラナーゼと PL 両方がマセレーション酵素であり、この間には、相乗効果が認められる²¹⁾。ただし、イネ科植物の場合マセレーション増強因子の添加効果は全く認められない³⁷⁾。狭義の細胞壁分解に関与する酵素は、双子葉植物、イネ科植物とも差がなく、セルラーゼ C₁ が必須の酵素で、セルラーゼ Cx が補助的酵素である。以上が高等植物の細胞壁溶解に関与する基本的酵素であり、取りも直さず、それぞれの酵素の作用する基質が、細胞壁構

第 5 図 高等植物のプロトプラスト化に関与する酵素

築に關与する基本的成分であらうと考えられる。

＜キッコーマン(株)生物科学研究所＞

文 献

- 1) E. GALUN : *Ann. Rev. Plant Physiol.* **32** 237 (1981)
- 2) J. P. RIDE : *Biochemical Plant Pathology* (Ed. by J. A. Callow) p.215 John Wiley & Sons Ltd (1983)
- 3) B. B. LIPPINCOTT, M. H. WHATLEY, J. A. LIPPINCOTT : *Plant Physiol.* **59** 388 (1977)
- 4) P. ALBERSHEIM, A. G. DARVILL, K. R. DAVIS, J. M. LAU, M. MCNEIL, J. K. SHARP, W. S. YORK : *Structure, Eunction and Biosynthesis of Plant Cell Wall* (Eds. by W. M. Dugger and S. Bartnicki-Garcia) p. 19 Waverly Press (1984)
- 5) G. O. ASPINALL : *Biogenesis of Plant Cell Wall Polysaccharides* (Ed. by F. Loewus) p.95 Academic Press (1973)
- 6) M. C. JARVIS : *Plant Cell Environ.* **7** 153 (1984)
- 7) D. A. REES, A. W. WIGHT : *J. Chem. Soc. (B)* 1366 (1971)
- 8) D. A. REES : *Biochem. J.* **126** 257 (1972)
- 9) M. MCNEIL, A. G. DARVILL, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **70** 1586 (1982)
- 10) A. DARVILL, M. MCNEIL, P. ALBERSHEIM, D. P. DELMER : *The Biochemistry of Plants* Vol.1 (Ed. by N. E. Tolbert) p.91, Academic Press (1980)
- 11) K. W. TALMADGE, K. KEEGSTRA, W. D. BAUER, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **51** 158 (1973)
- 12) M. MCNEIL, A. G. DARVILL, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **66** 1128 (1980)
- 13) S. ISHII : *Plant Physiol.* **62** 586 (1978)
- 14) S. ISHII : *Phytochemistry* **20** 2329 (1981)
- 15) H. NEUKOM, R. AMADO, M. PFISTER : *Lebensm. Wiss. Technol.* **13** 1(1980)
- 16) G. CHAMBAT, J. JOSELEAU : *Carbohydr. Res.* **85** C 10 (1980)
- 17) D. A. REES, N. J. WIGHT : *Biochem. J.* **115** 431 (1969)
- 18) S. ISHII : *Phytochemistsy* **21** 778 (1982)
- 19) C. T. BISHOP, S. T. BAYLEY, G. SETTERFIELD : *Plant Physiol.* **33** 283 (1958)
- 20) S. WADA, P. M. RAY : *Phytochemistry* **17** 923 (1978)
- 21) S. ISHII : *Plant Physiol.* **26** 959 (1984)
- 22) N. SHIBUYA, R. NAKANE : *Phytochemistry* **23** 1425 (1984)
- 23) O. YOSHIHARA, A. KAJI : *Agric. Biol. Chem.* **47** 1935 (1983)
- 24) W. D. BAUER, D. F. BATEMAN, C. H. WHALEN : *Phytopathology* **67** 862 (1977)
- 25) C. J. BAKER, C. H. WHALEN, R. Z. KORMAN, D. F. BATEMAN : *Phytopathology* **69** 789 (1979)
- 26) L. REXOVÁ-BENKOVÁ, O. MARKOVIČ : *Adv. Carbohydr. Chem. Biochem.* **33** 323 (1976)
- 27) P. D. ENGLISH, A. MAGLOTHIN, K. KEEGSTRA, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **49** 293 (1972)
- 28) S. ISHII, T. YOKOTSUKA : *Agric. Biol. Chem.* **36** 1885 (1972)
- 29) C. R. BARMORE, S. E. SNOWDEN, G. E. BROWN : *Phytopathology* **74** 735 (1984)
- 30) R. J. W. BYRDE, A. H. FIELDING : *J. Gen. Microbiol.* **52** 287 (1968)
- 31) D. A. BUSH, R. C. CODNER : *Phytochemistry* **9** 87 (1970)
- 32) S. ISHII, T. YOKOTSUKA : *Agric. Biol. Chem.* **39** 313 (1975)
- 33) M. DEAN, R. K. S. WOOD : *Nature* **214** 408 (1967)
- 34) A. CHESSON, R. C. CODNER : *J. Appl. Microbiol.* **44** 347 (1978)
- 35) P. QUANTICK, F. CERVONE, R. K. S. WOOD : *Physiol Plant Pathol.* **22** 77 (1983)
- 36) S. ISHII : *Phytopathology* **66** 281 (1976)
- 37) S. ISHII, Y. MOGI : *Plant Physiol.* **72** 641 (1983)
- 38) S. ISHII, K. KIIHO : *Phytopathology* **66** 1077 (1976)
- 39) S. ISHII : *Phytopathology* **67** 994 (1977)
- 40) T. NAGATA, S. ISHII : *Can. J. Bot.* **57** 1820 (1979)
- 41) W. D. BAUER, K. W. TALMADGE, K. KEEGSTRA, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **51** 174 (1973)
- 42) T. HAYASHI, Y. KATO, K. MATSUDA : *Plant Cell Physiol.* **21** 1405 (1980)
- 43) M. A. O'NEILL, R. R. SELVENDRAN : *Carbohydr. Res.* **111** 239 (1983)
- 44) S. G. RING, R. R. SELVENDRAN : *Phytochemistry* **20** 2511 (1981)
- 45) M. MORI, S. EDA, K. KATO : *Carbohydr. Res.* **84** 125 (1980)
- 46) N. SHIBUYA, A. MISAKI : *Agric. Biol. Chem.* **42** 2267 (1978)
- 47) Y. KATO, R. SHIOZAWA, S. TAKEDA, S. ITO, K. MATSUDA : *Carbohydr. Res.* **109** 233 (1982)
- 48) J. M. LABAVITCH, P. M. RAY : *Phytochemistry* **17** 933 (1978)
- 49) Y. KATO, K. IKI, K. MATSUDA : *Agric. Biol. Chem.* **45** 2745 (1981)
- 50) J. M. LABAVITCH, P. M. RAY : *Plant Physiol.* **54** 499 (1974)
- 51) K. NISHITANI, Y. MASUDA : *Plant Sci. Lett.* **28** 87 (1982)
- 52) S. WADA, P. M. RAY : *Phytochemistry* **17** 923 (1978)
- 53) J. E. DARVILL, M. MCNEIL, A. G. DARVILL, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **66** 1135 (1980)
- 54) N. C. CARPITA : *Plant Physiol.* **72** 515 (1983)

- 55) D. J. NEVINS, D. J. HUBER, R. YAMAMOTO, W. H. LOESCHER : *Plant Physiol.* **60** 617 (1977)
- 56) P. S. STINARD, D. J. NEVINS : *Phytochemistry* **19** 1467 (1980)
- 57) Y. KATO, K. MATSUDA : *Agric. Biol. Chem.* **45** 1 (1981)
- 58) C. J. BAKER, C. H. WHALEN, D. F. BATEMAN : *Phytopathology* **67** 1250 (1977)
- 59) Y. KATO, D. J. NEVINS : *Plant Physiol.*, **75** 759 (1984)
- 60) R. F. H. DEKKER, G. N. RICHARDS : *Adv. Carbohydr. Chem. Biochem.* **32** 277 (1976)
- 61) 石井茂孝 : 遺伝子組換え 実用化技術 4 p.231 サイエンスフォーラム (1983)
- 62) M. A. ANDERSON, B. A. STONE : *FFBS Lett.* **52** 202 (1975)
- 63) D. J. HUBER, D. J. NEVINS : *Plant Physiol.* **60** 300 (1977)
- 64) D. J. HUBER, D. J. NEVINS : *Plant Physiol.* **65** 768 (1980)
- 65) D. J. HUBER, D. J. NEVINS : *Planta* **151** 206 (1981)
- 66) R. D. PRESTON : *Ann. Rev. Plant Physiol.* **30** 55 (1979)
- 67) M. MARX-FIGINI, G. V. SCHULZ : *Biochim. Biophys. Acta* **112** 81 (1966)
- 68) T. ASAMIZU, K. TANAKA, I. TAKEBE, A. NISHI : *Physiol. Plant.* **40** 215 (1977)
- 69) W. BLASCHEK, H. KOEHLLEN, U. SEMLER, G. FRANZ : *Planta* **154** 550 (1982)
- 70) T. M. WOOD : *Biochim. Biophys. Acta* **192** 531 (1969)
- 71) E. T. REESE, R. G. H. SIE, H. S. LEVINSON : *J. Bacteriol.* **59** 485 (1950)
- 72) K. SELBY, C. C. MAITLAND : *Biochem. J.* **104** 716 (1967)
- 73) T. M. WOOD, S. I. MCCRAE : *Biochem. J.* **128** 1183 (1972)
- 74) L. E. R. BERGHEM, L. G. PETTERSSON : *Eur. J. Biochem.* **37** 21 (1973)
- 75) G. HALLIWELL, M. GRIFFIN : *Biochem. J.* **135** 587 (1973)
- 76) T. M. WOOD : *Biochem. J.* **109**, 217 (1968)
- 77) T. M. WOOD, S. I. MCCRAE : *Biochem. J.* **171** 61 (1978)
- 78) H. CHANZY, B. HENRISSAT, R. VUONG, M. SCHÜLEIN : *FEBS Lett.* **153** 113 (1983)
- 79) K. YUNG, D. H. NORTHCOTE : *Biochem. J.* **151** 141 (1975)
- 80) H. PIERROT, T. R. VAN SCHADAWIJK, F. M. KLIS : *Z. Pflanzenphysiol.* **106** 367 (1982)
- 81) D. T. A. LAMPORT, D. H. NORTHCOTE : *Nature* **188** 665 (1960)
- 82) D. T. A. LAMPORT : *Recent Advances in Phytochemistry* Vol. 11 (Ed. by F. A. Loewus, V. C. Runeckles) p. 79 Plenum Publishing Corp. (1977)
- 83) Y. AKIYAMA, M. MORI, K. KATO : *Agric. Biol. Chem.* **44** 2487 (1980)
- 84) D. T. A. LAMPORT, D. H. MILLER : *Plant Physiol.* **48** 454 (1971)
- 85) D. T. A. LAMPORT, L. KATONA, S. ROERIG : *Biochem. J.* **133** 125 (1973)
- 86) Y. P. CHO, M. J. CHRISPEELS : *Phytochemistry* **15** 165 (1976)
- 87) K. KEEGSTRA, K. W. TALMADGE, W. D. BAUER, P. ALBERSHEIM : *Plant Physiol.* **51** 188 (1973)
- 88) W. BLASCHEK, D. HAASS, H. HOEHLER, G. FRANZ : *Plant Sci. Lett.* **22** 47 (1981)
- 89) A. J. MORT, D. T. A. LAMPORT : *Anal. Biochem.* **82** 289 (1977)
- 90) M. A. O'NEILL, R. R. SELVENDRAN : *Biochem. J.* **187** 53 (1980)
- 91) S. C. FRY : *Biochem. J.* **204** 449 (1982)
- 92) M. MCNEIL, A. G. DARVILL, S. C. FRY, P. ALBERSHEIM : *Ann. Rev. Biochem.* **53** 625 (1984)
- 93) D. T. A. LAMPORT, L. EPSTEIN : *Proc. Ann. Plant Biochem. Physiol. Symp.* 2nd Columbia p. 73 Univ. Missouri Press (1983)
- 94) F. W. WHITMORE : *Plant Physiol.* **53** 728 (1974)
- 95) P. J. HARRIS, R. D. HARTLEY : *Nature* **259** 508 (1976)
- 96) R. D. HARTLEY : *Phytochemistry* **12** 661 (1973)
- 97) G. R. TANNER, I. M. MORRISON : *Phytochemistry* **22** 1433 (1983)
- 98) M. M. SMITH, R. D. HARTLEY : *Carbohydr. Res.* **118** 65 (1983)
- 99) P. J. HARRIS, R. D. HARTLEY : *Biochem. System. Ecol.* **8** 153 (1980)
- 100) R. D. HARTLEY, E. C. JONES : *Phytochemistry* **16** 1531 (1977)
- 101) H. U. MARKWALDER, H. NEUKOM : *Phytochemistry* **15** 836 (1976)
- 102) R. D. HARTLEY, E. C. JONES : *Phytochemistry* **15** 1157 (1976)
- 103) G. R. TANNER, I. M. MORRISON : *Phytochemistry* **22** 1433 (1983)
- 104) R. D. HARTLEY : *J. Sci. Food Agric.* **34** 29 (1983)
- 105) R. D. HARTLEY, P. J. HARRIS : *Biochem System. Ecol.* **9** 189 (1981)
- 106) S. C. FRY : *Planta* **146** 343 (1979)
- 107) S. C. FRY : *Biochem. J.* **203** 493 (1982)
- 108) S. C. FRY : *Planta* **157** 111 (1983)
- 109) S. ISHII, Y. MOGI : *Experientia* suppl. **45** 6 (1983)