

世界科学大事典

Encyclopedia of Science and Technology
McGraw-Hill Kodansha

20

最新資料編

2001/01

Encyclopedia of Science and Technology

McGraw-Hill·Kodansha

世界科学大事典

講談社

20 *Encyclopedia of Science and Technology*

世界科学大事典

発行 昭和54年 3 月 30日 第1刷発行
編集 講談社出版研究所
発行者 野間省一
発行所 株式会社講談社
所在地 東京都文京区音羽2-12-21 電話東京(03)945-1111(大代表)
郵便番号 112
振替 東京8-3930
装幀 集合den
製版・印刷 凸版印刷株式会社
製本 株式会社黒岩大光堂
用紙 三菱製紙株式会社
表紙 東洋クロス株式会社

N. D. C. 403 432p. 31.8×23.8cm

©KODANSHA 1979 Printed in Japan

落丁本、乱丁本はおとりかえいたします。

3540-439707-2253 (0)

定価 9800円

世界科学大事典

20

最新資料編

編集委員

青木昌治
東京大学教授
石原藤次郎
京都大学名誉教授
猪瀬 博
東京大学教授
岩間吉也
大阪大学教授
岡村誠三
京都大学名誉教授
近藤基吉
東海大学教授
坂井利之
京都大学教授
佐貫亦男
日本大学教授
砂川一郎
東北大学教授
高橋万右衛門
北海道大学教授
竹内 栄
室蘭工業大学学長
竹内 均
東京大学教授
伊達宗行
大阪大学教授
田宮信雄
東北大学教授
中村誠太郎
東海大学教授
西村光雄
九州大学教授
満田久輝
京都大学名誉教授
山田真弓
北海道大学教授
吉利 和
浜松医科大学学長
渡辺 茂
東京大学教授

Editorial Advisory Boards

Dr. Joseph W. Barker. Consulting Engineer, President and Chairman of the Board (retired), Research Corporation, New York
Dr. Neil Bartlett. Professor of Chemistry, University of California, Berkeley
Dr. Detlev Bronk. President (retired), The Rockefeller University
Dr. Richard H. Dalitz. Department of Theoretical Physics, University of Oxford
Dr. Freeman J. Dyson. The Institute for Advanced Study, Princeton, N. J.
Dr. George R. Harrison. Dean Emeritus, School of Science, Massachusetts Institute of Technology
Dr. Sidney D. Kirkpatrick. Formerly Editorial Director, *Chemical Engineering* and *Chemical Week*, McGraw-Hill Publishing Company
Dr. Leon Knopoff. Professor of Physics and Geophysics, University of California, Los Angeles
Dr. H. C. Longuet-Higgins. Laboratory of Experimental Psychology, University of Sussex
Dr. Alfred E. Ringwood. Department of Geophysics and Geochemistry, Australian National University
Dr. William W. Rubey. Department of Geology and Institute of Geophysics, University of California, Los Angeles
Dr. Koichi Shimoda. Department of Physics, University of Tokyo
Dr. A. E. Siegman. Professor of Electrical Engineering, Stanford University
Dr. Hugo Theorell. The Nobel Institute, Stockholm
Lord Todd of Trumpington. University Chemical Laboratory, Cambridge University
Dr. E. O. Wilson. Professor of Zoology, Harvard University

Consulting Editors

prof. Adam Allerhand. Department of Chemistry, Indiana University
Prof. Charles L. Alley. Department of Electrical Engineering, University of Utah
Dr. Gustav E. Archie. Assistant to the Vice President of Exploration and Production Research, Shell Development Co., Houston
Prof. Eugene A. Avallone. Department of Mechanical Engineering, City University of New York
Dr. Patrick Barry. Department of Electrical Science, State University of New York, Stony Brook
Dr. Roger Batten. American Museum of Natural History, New York
Prof. Theodore Baumeister. Consulting Engineer; Stevens Professor of Mechanical Engineering, Emeritus, Columbia University; Editor in Chief, "Standard Handbook for Mechanical Engineers"
Prof. Jesse W. Beams. Professor of Physics, University of Virginia
Prof. Raymond L. Bisplinghoff. Head, Department of Aeronautics and Astronautics, Massachusetts Institute of Technology
Dr. Salomon Bochner. Chairman, Department of Mathematics, Rice University
Dr. Walter Bock. Professor of Zoology, Columbia University
Waldo G. Bowman. Black and Veatch, Consulting Engineers, New York
Prof. Ludwig Braum. Professor of Electrical Engineering, Polytechnic Institute, Brooklyn, N. Y.
Prof. D. Allan Bromley. Henry Ford II Professor, Chairman, Physics Department, Yale University
Dr. John M. Carroll. Associate Professor of Computer Science, Department of Computer Science, University of Western Ontario

- Dr. Jule G. Charney. *Department of Meteorology, Massachusetts Institute of Technology*
- Prof. Glen U. Cleeton. *Dean Emeritus, Graphic Arts Management, Carnegie-Mellon University*
- Cyril Collins. *Technical Consultant*
- William R. Corliss. *Technical Consultant*
- Dr. Richard B. Couch. *Naval Architecture Research Office, The University of Michigan*
- Prof. David L. Cowan. *Department of Physics, University of Missouri*
- Dr. Arthur Cronquist. *Director of Botany, New York Botanical Gardens*
- Dr. Robert Dott. *Department of Geology, University of Wisconsin*
- Dr. C. J. Eide. *Department of Plant Pathology, Institute of Agriculture, University of Minnesota*
- Dr. Francis C. Evans. *Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Michigan*
- Dr. James R. Fair. *Engineering Director, Corporate Engineering Department, Monsanto Company, St. Louis*
- Dr. J. K. Galt. *Director, Solid-state Sciences Research, Sandia Laboratories, Albuquerque*
- Duane C. Geitgey. *Executive Vice President, Maynard Research Council Incorporated*
- Prof. Newell S. Gingrich. *Professor of Physics, University of Missouri*
- Dr. Edward D. Goldberg. *Scripps Institution of Oceanography, La Jolla*
- Prof. Julian R. Goldsmith. *Charles E. Merriam Distinguished Service Professor, Department of Geophysical Sciences, University of Chicago*
- Prof. Roland H. Good, Jr. *Head, Department of Physics, Pennsylvania State University*
- Prof. David L. Grunes. *United States Department of Agriculture*
- Dr. H. S. Gutowsky. *School of Chemical Sciences, University of Illinois*
- Prof. Howard L. Hamilton. *Department of Biology, University of Virginia*
- Dr. J. Allen Hynek. *Director, Department of Astronomy, Northwestern University*
- Prof. H. S. Isbin. *Professor of Chemical Engineering, University of Minnesota*
- Prof. Stephen F. Jacobs. *Professor of Optical Sciences, Optical Sciences Center, University of Arizona*
- William F. Jaep. *Consultant, Engineering Department, Du Pont Corporation*
- Prof. Gary Judd. *Associate Professor, Materials Division, Rensselaer Polytechnic Institute*
- Dr. R. E. Kallio. *Director, School of Life Sciences, University of Illinois*
- Dr. Donald R. Kaplan. *Department of Botany, University of California, Berkeley*
- Dr. Joseph J. Katz. *Senior Chemist, Argonne National Laboratory*
- Dr. George de Vries Klein. *Professor of Sedimentology, University of Illinois at Urbana-Champaign*
- Dr. Thor Kommedahl. *Department of Plant Pathology, University of Minnesota*
- Prof. Kenneth D. Kopple. *Department of Chemistry, Illinois Institute of Technology*
- Dr. Charles E. Lapple. *Senior Scientist, Stanford Research Institute*
- Frank K. Lawler. *Editor in Chief, "Food Engineering," Philadelphia*
- Prof. Harry A. MacDonald. *Professor of Agronomy, Cornell University*
- Dr. Manley Mandel. *Section of Molecular Biology, M. D. Anderson Hospital and Tumor Institute, Houston*
- Prof. Robert W. Mann. *Department of Mechanical Engineering, Massachusetts Institute of Technology*
- Dr. Edward A. Martell. *National Center for Atmospheric Research, Boulder*
- Dr. Harold B. Maynard. *Chairman of the Board, Maynard Research Council, Inc., Pittsburgh*
- Dr. Howard Mel. *Professor of Biophysics, Division of Medical Physics, Donner Laboratory, University of California*
- Dr. Bernard S. Meyer. *Professor of Botany, Emeritus, Ohio State University*
- Dr. Jacob Millman. *Department of Electrical Engineering, Columbia University*
- Dr. William Mosher. *Chairman, Department of Chemistry, University of Delaware*
- Dr. N. Karle Mottet. *Professor of Pathology and Director of Hospital Pathology, University of Washington*
- Dr. Royce W. Murray. *Professor of Chemistry, University of North Carolina*
- Dr. Robert H. Noble. *Optical Science Center, University of Arizona*
- Dr. Harry F. Olson. *Staff Vice President, Acoustical and Electromechanical Laboratory, RCA Laboratories*
- Dr. Jerry S. Olson. *Oak Ridge National Laboratories*
- Dr. Guido Pontecorvo. *Imperial Cancer Research Fund, London*
- Prof. K. R. Porter. *Chairman, Department of Molecular, Cellular and Developmental Biology, University of Colorado*
- Prof. C. Ladd Prosser. *Head, Department of Physiology, University of Illinois*
- Dr. Maurice Rattray, Jr. *Chairman, Department of Oceanography, University of Washington*
- Dr. Leonard Roberts. *Director, Aeronautics and Flight Systems, Ames Research Center, National Aeronautics and Space Administration*
- Brig. Gen. Peter C. Sandretto (retired). *Director, Engineering Management, International Telephone and Telegraph Corporation*
- W. C. Schall. *Goldwater, Valente, Fitzpatrick & Schall, Members of the New York Stock Exchange*
- Dr. Bradley T. Scheer. *Head, Department of Biology, University of Oregon*
- Dr. Marlan O. Scully. *Department of Physics, University of Arizona*
- Prof. Frederick Seitz. *President, The Rockefeller University*
- C. Dewitt Smith. *Mining Consultant, Dewitt Smith and Co., Inc., Salt Lake City, Utah*
- Dr. Mott Souders. *Formerly Director of Oil Development, Shell Development Company*
- Prof. William D. Stevenson, Jr. *Associate Department Head, Department of Electrical Engineering, North Carolina State University*
- Dr. Earl L. Stone. *Department of Agronomy, New York State College of Agriculture and Life Sciences—Cornell University*
- Dr. Horace W. Stunkard. *Research Associate, Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, New York*
- W. O. Taff. *Manager, Technology Sales, Exxon Research and Engineering Company*
- Dr. E. L. Tatum. *The Rockefeller University*
- Dr. Craig S. Tedmon. *Manager, Surfaces and Reactions Branch, Physical Chemistry Laboratory, General Electric Company, Schenectady*
- Dr. Aaron J. Teller. *Teller Environmental Systems, Worcester, Mass.*
- Gordon N. Thayer. *Technical Consultant*
- Dr. Garth Thomas. *Director, Center for Brain Research, University of Rochester*
- Dr. C. N. Touart. *Senior Scientist, Air Force Cambridge Research Laboratories, Bedford, Mass.*
- Leonard Trauberman. *Managing Editor, "Food Engineering."*
- Dr. Henry P. Treffers. *Professor of Pathology, Yale University School of Medicine*
- Prof. H. H. Uhlig. *Department of Metallurgy, Massachusetts Institute of Technology*
- Prof. William W. Watson. *Department of Physics, Yale University*

翻訳・執筆などにご協力いただいた方々

青木昌治——東京大学教授
有馬朗人——東京大学教授
五十嵐正敬——東海大学助手
池内義則——北海道大学助教授
和泉 修——東北大学教授
井上隆弘——農林水産省農業技術研究所
猪瀬 博——東京大学教授
岩間吉也——大阪大学教授
宇井 純——東京大学助手
上野陽里——京都大学教授
宇尾光治——京都大学教授
及川武久——筑波大学講師
大越孝敬——東京大学教授
太田次郎——お茶の水女子大学教授
大西俊一——京都大学教授
奥谷喬司——農林水産省東海区水産研究所
川崎辰夫——京都大学助教授
岸保勘三郎——東京大学教授
菊池康夫——東北大学助手
喜多富美治——北海道大学教授
北沢茂良——京都大学助手
北浜邦夫——ジュベール研究所（仏）
木原弘二——慶応義塾大学教授
越野茂美——京都大学助教授
小平信彦——気象衛星センター所長
小林禎作——北海道大学助教授
坂井利之——京都大学教授
佐藤 久——東京大学教授
佐貫亦男——日本大学教授
四方英四郎——北海道大学教授
霜鳥 茂——北海道大学助教授
白井喬二——農林水産省農業技術研究所
鈴木司郎——京都大学助手
鈴木教世——北海道大学講師
鈴木秀郎——東京大学講師
砂川一郎——東北大学教授
高木 豊——大阪教育大学助教授
高橋英紀——北海道大学助教授
高橋 裕——東京大学教授
竹内 均——東京大学教授
竹内正幸——埼玉大学教授
竹田美文——大阪大学助教授
竹山幹夫——京都大学教授

田中克己——東京医科歯科大学名誉教授
田畑孝一——京都大学助教授
玉田 攻——京都大学助手
鎮西清高——東京大学助教授
津田周弥——北海道大学助教授
出口安夫——京都大学教授
寺本 英——京都大学教授
徳岡善助——京都大学教授
外村井一郎——京都大学助教授
富田真治——京都大学助教授
内藤延子——昭和大学講師
長野 敬——自治医科大学教授
中村誠太郎——東海大学教授
仲谷紀男——農林水産省農業技術研究所
奈須紀幸——東京大学教授
西原英晃——京都大学助教授
西村光雄——九州大学教授
服部 昭——京都大学飛騨天文台長
原島 博——東京大学助教授
兵藤知典——京都大学教授
藤田至則——新潟大学教授
古幡 博——東京慈恵会医科大学講師
堀口郁夫——北海道大学助教授
槇田 勉——京都大学助教授
正田英介——東京大学助教授
松野隆一——京都大学助教授
真宮三男——秋田大学助教授
丸山工作——千葉大学教授
水町守志——東京大学助教授
宮川 洋——東京大学教授
宮島 寛——北海道大学助教授
武藤憲由——北海道大学教授
村田 源——京都大学講師
村松 繁——京都大学助教授
森 樊須——北海道大学教授
柳田充弘——京都大学助教授
山田真弓——北海道大学教授
吉田 浩——東北大学助教授
吉田光邦——京都大学教授
吉田 稔——北海道大学助教授
和賀井敏夫——順天堂大学教授
和田一洋——京都大学講師
渡部泰輔——農林水産省東海区水産研究所

刊行のことば

今日、〈科学〉、〈技術〉の情報は加速度的に累積され、もはやその全体像を個人が理解し精通することはほとんど不可能となりつつあります。

また、科学、技術の発展に伴って、各学問分野はさらに専門化され、細分化されてきました。しかし一方では科学、技術をインターディシプリナリーにとらえる必然性が生れ、次々と新しい境界領域が形成され、その結果、共同研究や領域間の情報交流が必要とされるに至りました。

上記のような科学と技術の現況と特質をふまえて、時代の要請にこたえるべく、小社では昭和52年3月に『世界科学大事典』（全19巻）を刊行いたしました。

読者の皆さまもご存じのように、この大事典は、アメリカにおいて学術書出版に最大の実績をもつマグローヒル社の、‘McGraw-Hill Encyclopedia of Science and Technology’の1971年版（改訂3版）を原著としたものであります。この大事典の日本における公刊に際しては、単なる翻訳にとどまらず、アメリカに偏している記述内容の削除や、日本の読者の皆さまに必要と思われる項目の追加などを、原著の編集方針を損わない程度にほどこして編集いたしました。

現代の科学、技術は、日進月歩の勢いで、新しいデータが次々と発表され、実践されてゆきます。この状況下において、マグローヒル社では1960年に ‘McGraw-Hill Encyclopedia of Science and

Technology’ を公刊して2年後に、関連出版企画として、‘McGraw-Hill Yearbook of Science and Technology’ シリーズの刊行を開始しております。小社では、この科学と技術の相乗的な進歩の結果を補足的に刊行する責任と、読者の皆さまの要望にこたえて、ここに『世界科学大事典 最新資料編』を刊行することになりました。この『世界科学大事典 最新資料編』は、マグローヒル社から出版された年鑑シリーズの1973年版から77年版の計5冊を原著とし、日本の各学界第一級の諸先生がたのお力添えによって編集いたしました。編集に際しましては、科学、技術の進歩、開発、発見による基本的資料の補足、充実を趣旨とし、また、日本の読者の皆さまに必要と思われる記述内容を追加編集いたしました。

原子物理学、核物理学、天体物理学、遺伝学、免疫学、宇宙工学、電子工学、情報工学、衛生工学など、各学問分野にわたっての新しい科学、技術上の特筆すべき進展について、本書は、『世界科学大事典』（全19巻）の基本的資料をより新しいものとし、さらに豊富なものとして働くことと確信いたします。

本書を併用していただくことによって、この大事典がますます縦横に活用され、明日への発展の一つの礎石となりますことを、心から念願してやみません。

昭和54年3月

講 談 社

凡例

McGraw-Hill社 ‘Yearbook of Science and Technology’ 1973年版から1977年版にわたる計5冊の中から、本巻の内容を補充し、最新の科学情報を提供するために必須と思われる項目を選択して翻訳した。
翻訳に当っては必要に応じて新たに加筆した。また日本の専門家によるオリジナル項目も追加した。

見出しの形式

①原著は見出しにかっこやカンマを使うことにより多角的な項目体系を構成している。本事典も原著の項目体系を大きく改めることなく、内容を考えて相当する日本語の見出しをあてた。

例 Computer design コンピュータの設計
Standards (computer) コンピュータの規格
Microprobe, ion イオンマイクロプローブ

②見出し中のひらがな、カタカナ以外の文字には原則として次に読みがなを掲げた。その場合、ひらがな、カタカナの部分はダッシュ(—)によって省略した。

例 液晶 えきしょう
ガンマ線天文学 —せんてんもんがく

英語見出し

本文の初めに、原著の見出しをそのままの形で示すことを原則とした。ただし、本文記述の必要上、原著の見出しを変更したものもある。

参照見出し

同意義で2つ以上の名称のあるもの、その事項が音順の異なる他の項目で解説されているものについては、参照見出しを掲げ、⇨のあとに参照すべき項目名を示した。

例 ウイロイド ⇨植物ウイルス；ピロイド
ブラックホール ⇨重力波とブラックホール

見出しの配列

配列は五十音順とした。ただし長音符は音順から無視した。

用字・用語

①漢字は原則として当用漢字を用いた。専門用語等ひらがな書きでは読みにくい理解にくいものは当用漢字以外も用い、項目の初出に読みがなをつけた。

例 脊椎(背)動物

②専門用語は‘学術用語集’および各学会で編纂した用語集を参考にした。

③生物名、岩石・鉱物名、物質名にはカタカナ書きも採用した。

④外国人名・地名、外国語、外来語などのカタカナ表記

は原音を尊重したが、特定の慣用のあるものや、義務教育の場で使われている表記法はできるだけとり入れた。なお、ティ、ディ、ドゥ、ツイ、ツォの表記は採用したが、〈ヴ〉の表記はとらなかった。

例 ジーゼルエンジン→ディーゼルエンジン
ヴァイオリン→バイオリン

計量単位

単位系はMKSA国際単位系を原則として用いた。ただし、分野によりMKSA国際単位系が慣用となっていない場合、またはMKSA国際単位系に換算することで無理が生じるような場合は、適宜それ以外の計量単位を用い、特殊な単位についてはそのつど注記した。なお、個々の単位については、本巻第6巻の項目〈国際単位系〉、およびそれぞれの単位名の項目を参照されたい。

記号

- [] 英語見出し、および筆者・訳者名を示す。
- [] 本文中の最小見出しを示す。
- () 注記、図・表への参照の指示、外国語綴り、読みがな、かな書きにした専門用語の漢字などを示す。
- < > 注意をうながす語を示す。
- [] 用語の一部で省略してもよい部分を示す。
- “ ” 引用を示す。
- ・ ・ 書名およびそれに類するものを示す。
- 参照すべき項目を示す。
ただし〈本巻〉と断りのあるものは本巻に収録してある項目の参照を示す。

その他、各専門分野で使われている記号はこれを用いた。

筆者・訳者名

- ①原著の筆者名は原著にしたがって示した。
- ②訳者名は巻頭に一括して掲示したが、相当量加筆した項目には原筆者名とともに訳者名を示した。
- ③新たに加えた項目には筆者名を示した。

図版・表

- ①図版番号は、本文との関連で、グラフ、図解、写真の区別なくすべてFig. 1, Fig. 2……とした。表番号は表1, 表2……で示した。なお、1項目1図版の場合は、グラフ、図解、写真は(図参照)とし、表は(表参照)とした。
- ②グラフ、図解、写真および表の出典は、書名、発行所、刊行年次のみを掲載した。
- ③図版が他の項目の本文中にはいった場合は、その図版の項目名と——をつけて区別した。

ア-ワ

アセチルコリン

惑星の大気

アセチルコリン

〔Acetylcholine〕 随意筋とそれを支配する神経とは、神経が信号(インパルス)を送って筋に収縮を起させるという関係で結ばれている。この場合の信号の伝達をはかる〈伝達物質〉が、アセチルコリンである。アセチルコリンは神経末端の中にある小胞の中に貯えられており(Fig. 1), 神経インパルスが末端に到達すると、アセチルコリンが放出される。放出されたアセチルコリンは、神経末端と筋線維(細胞)とを隔てているシナプス間隙(隙)を拡散し、筋膜にある受容体と反応する。その結果、筋はインパルスを発射して、収縮する。

神経の作用は、筋細胞の膜構造にも及んでいて、アセチルコリンの受容体が神経筋接着部に集中して存在するようにさせる働きがある。この問題を解くかぎになったのは、筋細胞膜におけるアセチルコリン受容体の分布がどんなふうに調節されているかを発見したことにある。これには、アセチルコリン受容体が筋細胞膜のどこにあるかを定める技術が開発されたことが大いに役立っている。胎児の筋を取ってきて、組織培養をし、神経がないときに筋細胞がどう発達するかを調べることも必要であった。さらに、成長しつつある筋でアセチルコリン受容体が合成され、分解されていく過程を研究することも必要であった。

アセチルコリン受容体は、筋細胞膜上での位置と代謝の状況からみて、2種類に分れる。すなわち、神経筋接

合部の筋膜に集中して存在しているものを〈接合部〉受容体といい、それ以外の部位にあるものを〈接合部外〉受容体という。前者は代謝の面からいって不活発で、めったに交換されることはない。後者は、筋膜の上での位置が不規則である、代謝的には不活発である、古い受容体は新しい受容体によって次々と置換えられていくなどの特徴がある。

アセチルコリン受容体の分布 台湾産の毒ヘビの毒液から抽出したポリペプチドで、 α -ブンガロトキシン(α -bungarotoxin)という物質がある。これが発見されてから、筋膜上でのアセチルコリン受容体を定量的に研究できるようになった。この物質は、アセチルコリン受容体と特異的かつ不可逆的に結合し、アセチルコリンの作用が現れなくなってしまうような物質である。アセチルコリン受容体の分布を知るには、 α -ブンガロトキシンの結合部位を調べればよい。これは、生化学の方法とかオートラジオグラフィーの方法を用いて測定される。

光学顕微鏡を用いたオートラジオグラフィーの方法により、成長した個体の筋では、アセチルコリン受容体は神経筋接合部のごく近傍にのみあることが証明される。もっと正確には、電子顕微鏡を用いたオートラジオグラフィーの方法によらなければならない。それによれば受容体は、 $1\mu\text{m}^2$ 当り3万という高密度の皺(よ)をつくっているシナプス後膜の中で、皺の高まりの部分にあるとされる。皺の谷底には受容体は存在しない。アセチルコリン受容体のあるところには、通常の電子顕微鏡写真では電子密度の高い部分としてみえる(Fig. 1)。

組織培養した胎児筋線維では、 α -ブンガロトキシンの結合部としてみえるアセチルコリン受容体は、筋膜上でどこにでも一様に存在する(Fig. 2)。これはみな接合部外受容体で、 $1\mu\text{m}^2$ 当り100から1,000の密度である。組織培養でなく、正常の胎児筋でも同じ所見が得られている。神経が筋と接着するとアセチルコリン受容体は、神経筋接合部のごく近くにのみ存在するようになる。

成体の筋でも、神経と筋の連絡は、神経が切れると断絶する。こうなると、アセチルコリン受容体はまたもや筋膜の上であちこちに一樣にみられるようになる。すなわち、接合部外受容体である。神経が切れた場合でも、筋を直接に電気刺激して収縮させることを続けていると、接合部外受容体は発生しない。または、いったん発生したものでも、消失するようになる。

接合部外受容体の代謝 接合部外受容体の代謝は、組織培養をした胎児筋を用いて詳しく研究されている。この場合のアセチルコリン受容体の数は、合成と分解とい

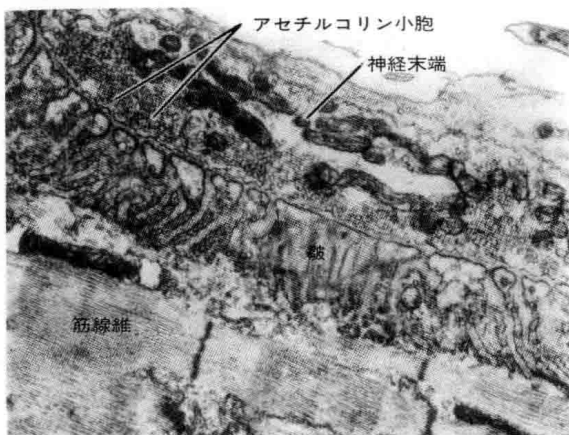


Fig. 1 哺乳(ほに)動物の神経筋接合部の電子顕微鏡写真 シナプスの皺の〈高まり〉でシナプス後膜の電子密度が高いことに注目せよ。(Courtesy of G. Gauthier)

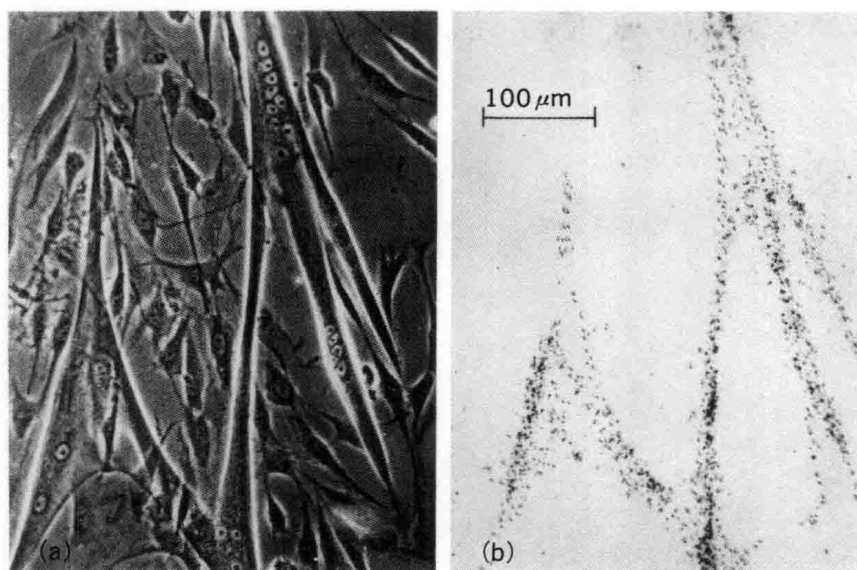


Fig. 2 胎児筋におけるアセチルコリン受容体の分布 (a)多核性の胎児筋線維、培養細胞、(b) α -ブングロトキシンの結合部位を示すオートラジオグラフィーの光学顕微鏡写真、(Develop. Biol., 30, 1973)

う2つの反対の力の差引きで決ってくる。Fig. 3にアセチルコリン受容体の合成と分解のモデルを示す。受容体のための伝達RNAの働きで受容体のポリペプチドの新合成が行われる。受容体のサブユニットが急速に集められ、1つの受容体分子につくりあげられ、細胞内膜系に組込まれる。新しく合成された受容体は、約3時間かかって運搬されてから筋表面に現れる。細胞内の輸送過程はタンパク質合成とは独立であるが、ATPという形のエネルギーには依存している。受容体は運搬の途中で、他の処理を受けるものらしい。いったん膜の構成物となった受容体は、半減期は約1日である。新しい受容体も古い受容体も、膜から除かれるのは細胞内部への取込みの

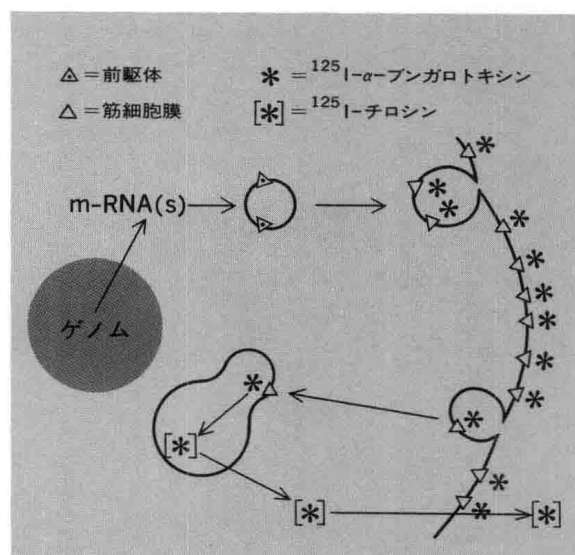


Fig. 3 アセチルコリン受容体の合成と分解のモデル(Quantitative Biology, 1976)

過程による。取込まれた受容体は細胞内の2次的リソソーム構造と結びつき、そこで分解される。取込みと分解過程のある段階にはエネルギーに依存する過程がある。

胎児筋の接合部外受容体の代謝について発見されたことは、ほとんどすべてが神経切断後の成体筋にもあてはまるらしい。例えば、除神経筋の接合部外受容体の分解のしくみとか分解の速度は、胎児筋のそれと似ている。また、除神経筋に現れる接合部外受容体は、新しい受容体の合成による、ということも確立している事実である。

受容体分布の調節機構 アセチルコリン受容体を含めて膜のタンパク質が膜にどう分布するかは、膜の面を左右方向にタンパク質分子が動くことと、タンパク質分子を膜に挿入(33)したり除去したりすることの2つで定まる。アセチルコリン受容体の分布についても、上記の2つの機構が働いていることがわかっている。接合部受容体は膜面での左右方向の動きがなくなり、代謝的に不活発になったものである。これに対して、除神経後に接合部外受容体が出現するのは、膜に新しい受容体分子が挿入されたことによる。

神経と筋の連絡ができるにつれて、受容体の分布に変化が起ることは前述したとおりであるが、これについては1つのモデルが考えられている。神経が筋に接着するのは狭い場所であるが、その受容体は安定化され、密度が高くなる。一方では、新しい受容体の合成が抑制され、膜の接合部外の部分が普通の分解機構によって掃除されてきれいになってしまう。これに加えて、まだ残っている接合部外受容体がしだいに受容体領域に集ってくる。以上が神経連絡完成後に受容体分布に変化が起る理由であると考えられる。〈本巻〉アセチルコリン；細胞膜；シナプス伝達を参照。 [PETER DEVREOTES]

イオン捕捉剤 —ほそくざい—

[Ionophore] イオン捕捉剤として知られている1群の化合物が過去10年間にますます注目を引くようになってきた。というのはこれらの化合物の示す著しいカチオン選択性のためである。これらが脂質障壁を越えてイオンを運ぶ能力のために、1967年にこの性質をもつ全化合物に対し「イオン捕捉剤」という術語が提案された。これらの化合物は一般に環状であるが、いくつかのもの(例えばFig. 1a)は、その環状化はカチオンと錯体化したときのみ生ずることが知られている。最初に研究された化合物は天然物すなわちバリノマイシン(Fig. 1b)、ノナクチン(Fig. 1c)およびモノニンシン(Fig. 1a)である。

しかしながら、最近になって、カチオン選択性をもつ合成巨大環状化合物に大きな関心を持たれるようになって

イオン捕捉剤

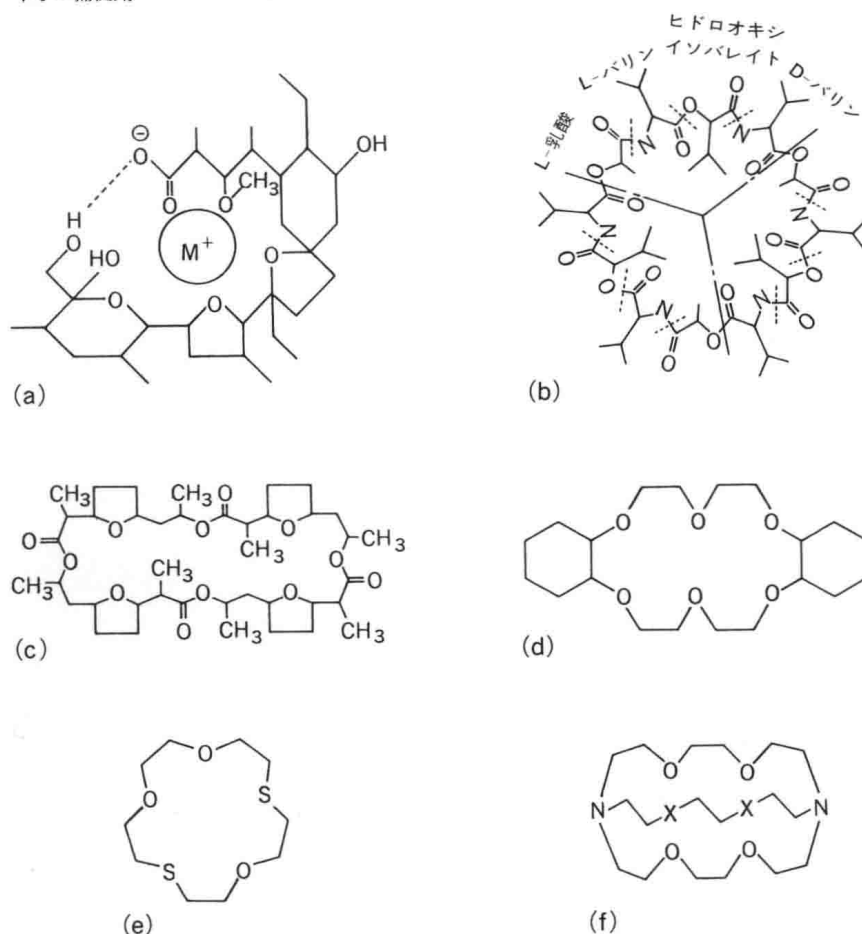


Fig. 1 代表的巨大環状化合物 (a)M⁺-モノニンシン鎖体、(b)バリノマイシン、(c)ノナクチン、(d)ジシクロヘキシル-18-クラウン-6、(e)1,7-ジチア-15-クラウン-5および(f)巨大2重環状アミン(X=CH₂, O)。

てきた。これらの化合物の中には、環状ポリエーテル類 (Fig. 1d)、環状ポリチアエーテル類 (Fig. 1e) および巨大 2 重環状アミン類 (Fig. 1f) がある。イオン輸送過程に対する模型としてこれらの化合物を研究することに加えて、巨大環状化合物に対して哺乳動物からの望ましくない金属の除去用薬剤、イオン選択性電極の増感成分および有機溶媒への金属塩の溶入剤としての用途が見いだされてきている。

これらの化合物の合成名の複雑さのために、大部分のイオン捕捉剤を記述するのに通称(共通名)が用いられている。環状ポリエーテル類と環状ポリチアエーテル類の名称は、側環置換体あるいは置換された供与原子(もし存在すれば)、ポリエーテル環中の原子の総数、主環の存在を示す〈冠(crown)〉という術語および主環中の供与原子の総数から導かれる。

これらの化合物を配位子として、金属イオンとの1:1の種々の錯体形成反応の平衡定数 K が決定されている。

これらの平衡定数値は、これらのものの著しいカチオン選択性に寄与している因子の決定と評価の際に特に役にたつ。Fig. 2に示したように、 $\log K$ は、イオン半径の関数として見ると、ジシクロヘキシル-18-クラウン-6の1価と2価のカチオンへの親和力は K^+ と Pb^{2+} で最大となり、ついで減少している。したがってこの配位子は最大の安定性をもつイオン半径領域では1価カチオンよりは2価カチオンに対してより大きい親和力をもっている。しかし水和効果の大きい、小半径のカチオン特に2価のそれに対しては、1価と2価のカチオン錯体の相対的安定性は逆転している (Na^+ と Ca^{2+} とを比較せよ)。

Fig. 2はまた $\log K$ に対する空洞の大きさの効果をも示している。1価カチオンでは、 Na^+ 錯体の安定性は6個

ジシクロヘキシル-18-クラウン-6存在下でのベンゼン中の $KMnO_4$ による酸化				
出発物質	生成物	単離収率 (%)	化学量論	
			実測値	理論値
シクロヘキセン	アジピン酸	100	2.71	2.67
1-ヘプタノール	ヘプタン酸	70		
ベンジルアルコール	安息香酸	100	1.31	1.33
ベンズヒドロール	ベンゾフェノン	100	0.71	0.67

の酸素原子をもつ環の配位子から5個のそれをもつ環の配位子になってもほとんど変わらないが、 K^+ 錯体のそれは著しく減少する。

また、例えば Fig. 1f の化合物で X を CH_2 にするか、 O_2 にするかでカチオン選択性が変化するように、分子構造の変化がカチオン選択性に影響を与える。

これらの錯体の構造はX線結晶解析法で明らかにされ、カチオンがこれら巨大環状化合物の環に入りこむことがわかった。また配座(conformation)変化も、X線解析法やNMR法により解明されている。

生物器官中に見いだされるカチオン輸送組織が、カチオン選択性や脂質溶解性はもちろん、その他のいくつかの性質において、これらイオン捕捉剤と類似しているの、この面の研究も強力に行われている。

これら巨大環状化合物の著しい特定カチオン選択性がいくつかの商業的利用を生みだしている。例えばバリノマイシンといくつかの環状ポリエーテルが、他のカチオン(例えば Na^+) 存在下で特定のカチオン(例えば K^+) の検出と評価用のイオン選択性電極として利用され成功している。それを通しての拡散が極めて特異的である液体用膜が開発されており、この膜を通しての電解質の流れは通常ゆるやかであるが、イオン捕捉剤特にジベンゾ-18-クラウン-6を加えるとそれが著しく促進される。もちろんその配位子はカチオン特異性を保持し、カチオンを選択的に輸送する。

潜在的重要性のある1つの応用は、特定反応の試薬として働く無機塩を有機溶媒中に導入するために巨大環状化合物を利用することである。この考え方の成功例としては、ジシクロヘキシル-18-クラウン-6 (Fig. 1d) を用いて $KMnO_4$ をベンゼン中に導入し、定量的酸化が起るようにした。表のデータはその典型的結果を示している。

[REED M. IZATT / JAMES J. CHRISTENSEN]

イオンマイクロプローブ

[Microprobe, ion] 固体の3次元化学像を視覚化できる複雑な装置が開発されてきた。この2次イオン質量分析計(SIMS)はイオンプローブまたはイオンマイクロプローブとも呼ばれる。物質をイオンプローブする方法は試料を5~20 keVの1次イオンビームで衝撃する。このとき試料表面層はスパッターし、中性の原子分子、2次電子、光子、および正負イオンなど2次粒子が生成する。この2次イオンを質量分析することで微小領域までの化学的特性づけが可能となる。すなわち、平面での分解能は電子プローブより優れ、測定している深さ領域はイオン散乱スペクトルやオージェ電子分光法と同程度であり、そのうえ質量分析法の一種であるので水素からウランまでの全元素を対象にできて同位体レベルまでの特性づけが可能である。検出限界は 10^{-15} ~ 10^{-19} gである。

イオン生成 固体がイオン衝撃で正イオンを生成するには2種類の過程が考えられている。5~20 keVの1次イオンが物質表面を衝撃すると、運動エネルギーが移って衝突カスケードをおこす。その結果試料原子が表面から射出するばかりでなく、表面近くでは準安定種やイオン化状態に励起される。試料中の自由電子は高速であって、発生イオンはすべて固体から脱離するまでに中性化するが、その内部エネルギーは準安定状態であって、試料表面を離れると真空中でオージェ電子を放出してイオ

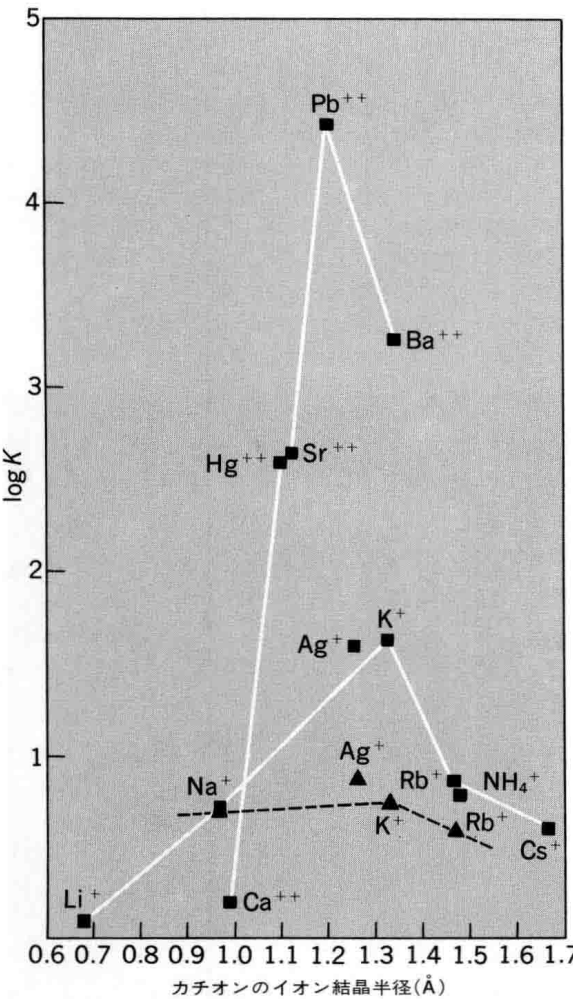


Fig. 2 水溶液中のカチオン-環状ポリエーテル錯体形成能力 ($\log K$) とカチオンのイオン結晶半径との関係 反応: $M^{n+} + L = ML^+$. ■ = ジシクロヘキシル-18-クラウン-6, 異性体B (Fig. 1d 参照). ▲ = 15-クラウン-5 (Fig. 1e 参照, S の代りに O を置換).

4 イオンマイクロプローブ

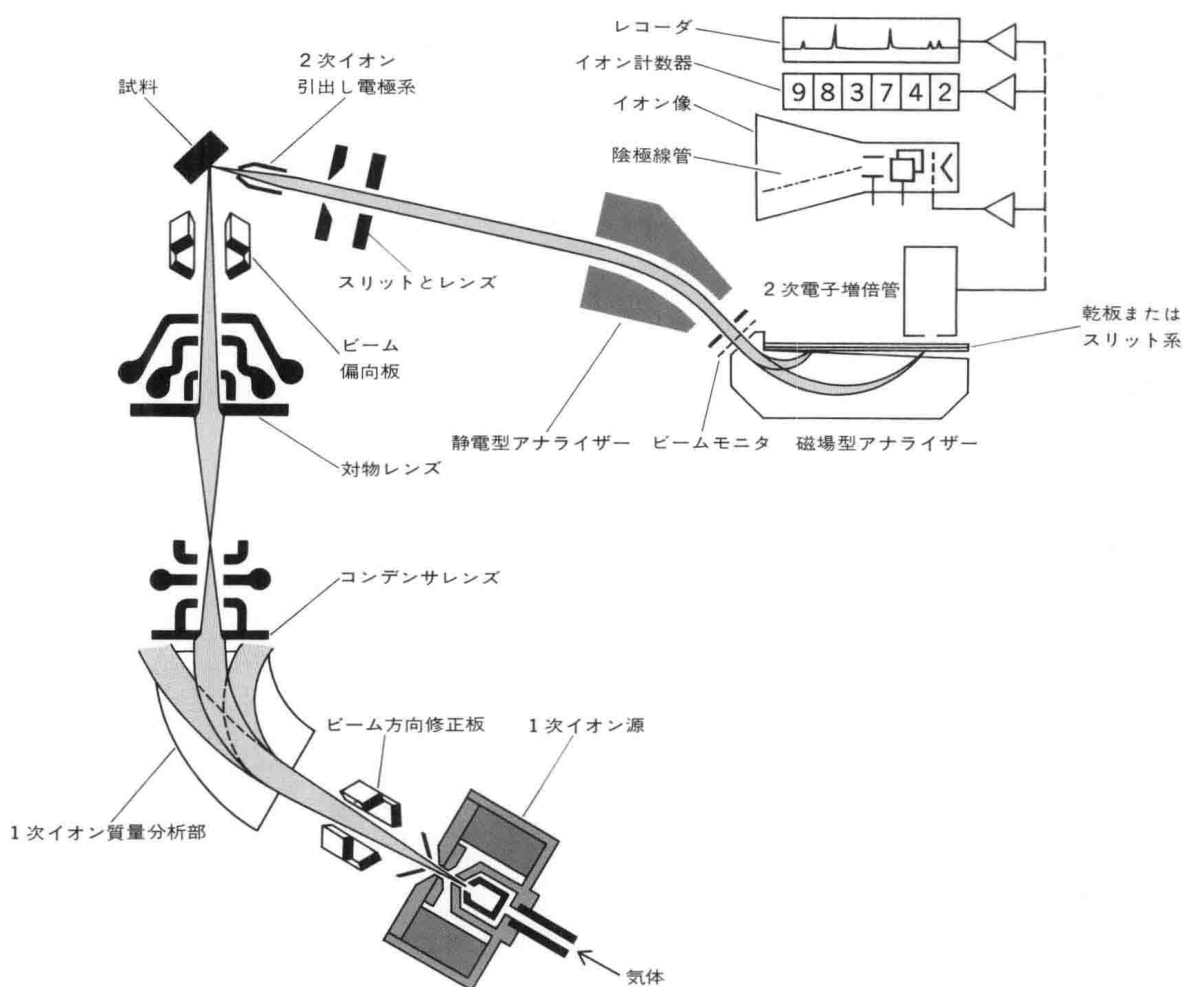


Fig. 1 イオンマイクロプローブ(Anal. Chem., 44, 1972)

ンとなるので、質量分析計で検出可能となる。これが運動論的イオン化過程であり、不活性ガスイオンで金属や半導体を衝撃する場合に主要であり、大部分のイオンは試料表面のすぐ外側の真空中で生成する。

試料中に反応性に富む化学種が存在すると、固体中で生成したイオンを中性化できる電導電子数を減少させるから、イオンとして表面から脱出しやすくなる。これが化学イオン化過程であり、大部分のイオンは試料表面から50 Å (10 Åが1 nm)以内で生成したものである。

装置 イオンプローブすなわちSIMSは、1次イオン源、1次イオン引出し収束系、試料室および試料支持設備、2次イオンの質量電荷比測定用質量分析計、およびイオン検出装置が必要で、3種類がある。(1)全表面からの2次イオンを質量分析した深さ方向分布を測定する装置。(2)イオンマイクロプローブ質量分析計では、アルゴンまたは酸素の1次イオンを1~2 μmの点状に収束し、試料からスパッターした2次イオンを質量分析装置で分離する。このイオンは電流としてまたは乾板で検出する。電子プローブと同様に、1次イオンビームの表面走査に同期してオシロスコープに現せば元素または同位体ごとの拡大像を得ることができる(Fig. 1)。(3)直接映像質量分離装置は特徴があって、Castaing-Slodgian設計では試料面の直径10~300 μmを1次イオンで衝撃し、2次イオンを引出してその実体像をレンズでつくる。この像では試料表面が点对点对応し約10倍に拡大されている。この2次イオン実体像は、電場磁場を通過させて質量分離したイオン実体像となり、これをブラウン管に映像し撮影できる。像の強度は光子計数法で測定する。像の微小部分に〈窓〉をおくと特定微小領域の定量分析が可能である。これは直接映像方式である。

分析への応用 例えば、月面からの試料など微小鉱物の同位体比測定による年代決定や組成分析、空气中微粒子や半導体素子の分析がある。このときの感度や分析可能元素範囲は、電子プローブに比較して、イオンプローブが優れている。特に、電子プローブでは同位体分析が不可能である。→月

Fig. 2はCr-Alマイクロサーキット・テストパターンからの $^{27}\text{Al}^+$ イオン像である。明部にAlが存在し、暗部はCrに対応する。最近接線で幅1.5 μm、間隙(約)1.5 μmであるから像分解能がわかる。2次イオン像はミクロン程度での濃度変化の研究に極めて有効である。

試料組成の深さ方向での変動を知るには、1次イオン流を弱くしておくと表面近傍各層ごとに情報を得られる

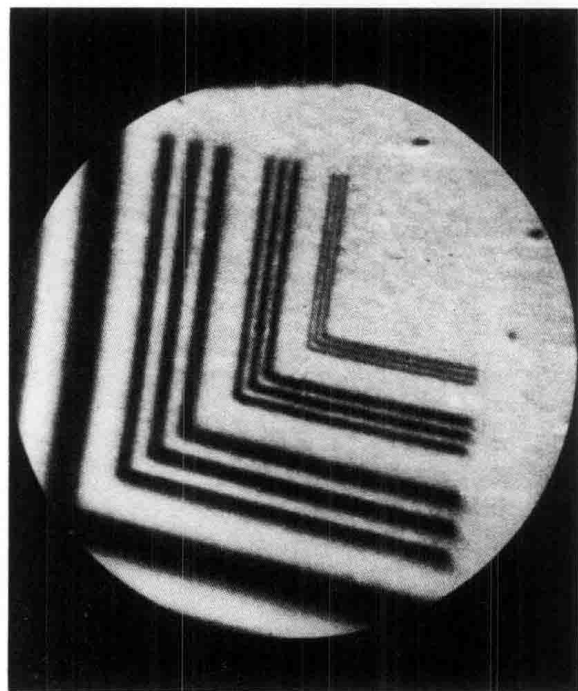


Fig. 2 Al-Cr マイクロサーキットテストパターンの $^{27}\text{Al}^+$ 2次イオン像(Anal. Chem., 44, 1972)

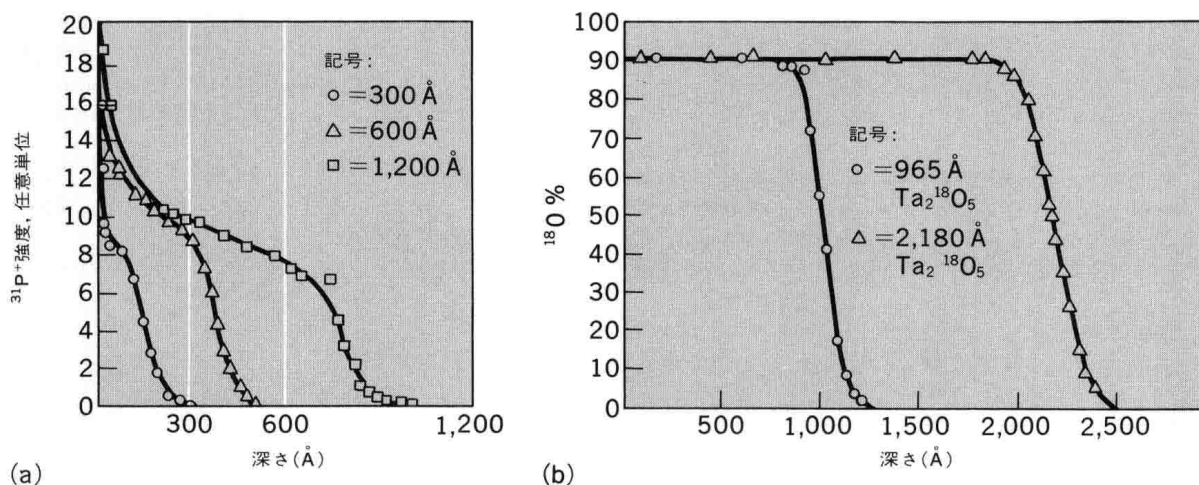


Fig. 3 リンおよび酸素同位体の深度変化 (a) リン酸塩浴で陽極処理した Ta₂O₅ 薄膜, 厚さ 300, 600 および 1,200 Å での ³¹P+. (b) H₂¹⁶O 中で陽極処理し, つづいて H₂¹⁸O で処理した Ta₂O₅ 薄膜の ¹⁸O. (Anal. Chem., 42, 1970)

が, イオン流が強いときは1~5 μmの範囲になる。深さ方向分解能を決定するのは1次イオンと試料の相互作用である。1次イオンは表面数原子層に作用して, 運動エネルギーを失うとともにこの原子層をくかき乱す。10 keV以上のときは表面原子が100~200 Åの深さまで押しこまれて分布が歪(ひず)む。反応性に富む1次イオンを使用すると化学イオン化効果も加わってこの分布の歪みは強調される。最近, 残留ガスでの酸素分圧を増大して酸化表面層を形成させることによって100 Å以内までの濃度が測定可能になった。深さ分布を高分解能で測定する際には1次イオンによる弾痕の形も重要である。平坦底面の弾痕をつくりそこから2次イオンを取出す技術が開発されている。

酸化物, 金属, 電子デバイスなど各種試料の特性づけに深さ分布測定が応用されている。Fig. 3a, 3bはTa₂O₅陽極薄膜中のリンと酸素同位体の分布である。³¹P+の詳細な分布がわかり, また¹⁸O/¹⁶O境界幅は2,000 Åと狭くて理論値とのズレは10 Å程度にすぎない。

将来の可能性 応用が期待されるのは未研究の分野である。すなわち格子間原子(C, O, N, および H), また生物学的諸物質である。この方法の問題点は, イオン強度較正法である。〈本巻〉質量分析学; 質量分析器を参照。 [C. A. EVANS, JR.]

イオン輸送 — ゆそう

[Ion transport] イオン輸送は, 細菌の膜, 動物および植物細胞の膜, さらに細胞内の各種の小器官, 例えばミトコンドリアや葉緑体の膜を通して起っている。この輸送には受動的なものと能動的なものがあり, 前者は電気化学的勾配(勾配)に沿ったイオンの輸送, 後者はポンプを用いる輸送である。このポンプは可逆的な機械で, 化学エネルギーを使ってイオンの勾配をつくることができる。そして, どのようなイオンを輸送するかによって, 少なくとも2種類に分類される。

細菌と小器官のポンプ ミトコンドリアのイオンポンプは, Fig. 1に示すように, 酸化還元反応により生じるエネルギーを利用する。AH₂の酸化により2H⁺が膜を越えて運ばれ, H⁺イオンの勾配がつくられる。H⁺の勾配は, またアデノシン三リン酸(ATP)(Fig. 2)の加水分解によっても生じる。好塩菌の紫膜では, ルミロドプシンが光で活性化されるときに生じる(Fig. 3)。これらのポンプはすべて電位発生的なもので, H⁺に対する電気化学的勾配は式(1)で書き表される。

$$\bar{\mu}_{H^+} = \Delta\Psi - \frac{RT}{F} \Delta pH \quad (1)$$

= プロトン駆動力

$\bar{\mu}_{H^+}$ は電気化学ポテンシャル, $\Delta\Psi$ は膜電位である。

[酸化的リン酸化] ミトコンドリア(あるいは葉緑体や細菌)では, イオンポンプは可逆的に働き, H⁺の電気化学的勾配($\bar{\mu}_{H^+} = 220$ mVあるいはそれより大)を使ってATPを合成することができる。電気化学的勾配は, 膜電位と, ミトコンドリア膜に方向性をもって組込まれた酸化還元反応系によるH⁺の勾配により生じる。したがって, この勾配が, 2つの化学反応, 酸化還元反応とATPの加水分解反応を結びつけている。このH⁺の勾配が, 酸化的リン酸化のかぎをにぎる機構であることがわかるには, 長年の研究が必要であった。

[輸送機能] ミトコンドリアの膜を越えてH⁺を移動さ

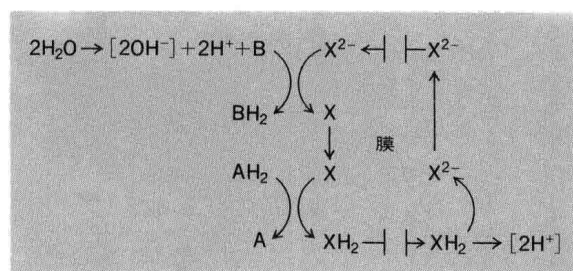


Fig. 1 ミトコンドリアでは, 酸化還元反応の結果 H⁺の勾配が生じる。

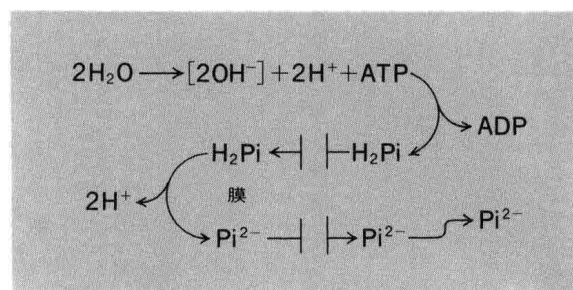


Fig. 2 ミトコンドリアにおける ATP の加水分解

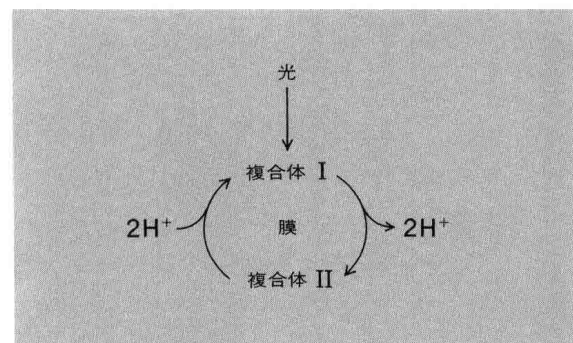


Fig. 3 ルミロドプシンの光活性化

せる機構の詳細は、まだわかっていない。これには、 F_1 と呼ばれる数個のサブユニットよりなるATP加水分解酵素(ATPアーゼ)と、膜を越えて H^+ を移動させることをつかさどる疎水性タンパク質(例えば F_0)が関与しており、複雑である。

細菌や小器官の膜では、 H^+ の濃度勾配はまた溶質の輸送にも直接関与しており(Fig. 4)、この共輸送が溶質輸送の主要な機構になっている。これらの考察から、 H^+ ポンプが膜生物学の中心的役割を担っていることがわかる。

高等生物のポンプ 最も特殊化した H^+ ポンプである胃のポンプは、少し異なった機構で働いているようである。しかし、これは、真核細胞の細胞膜に存在する $Na^+ + K^+ATP$ アーゼや $Ca^{2+}ATP$ アーゼのような他のイオンポンプの機構に類似したものである。これらのATPアーゼは、輸送過程でリン酸基を共有結合で結合させるが、ミトコンドリアの H^+ATP アーゼでは単に非共有結合で吸着させる点が対照的である。胃の H^+ ポンプは $H^+ + K^+ATP$ アーゼにより作動させられるが、この酵素はFig. 5に示した機構で働くと考えられている。この点、 $Na^+ + K^+ATP$ アーゼに似ている。

Fig. 5のスキームでは、タンパク質Xのサブユニットが必須(?)カチオン A^+ と結合したときにATPでリン酸化される。次に $(X)_1Pi$ のコンフォメーションが変って $(X)_2Pi$ になり、その状態では A^+ に対する親和性が減少するので A^+ を放出する。 $(X)_2Pi$ は B^+ に対する親和性が高い。この複合体の形で B^+ を運び込むと、 $(X)_2Pi$ は $(X)_1Pi$ になる。 B^+ の存在下では、 $(X)_1Pi$ は X_1 と Pi に分解する。結局、ATPの加水分解反応が、リン酸化サブユニッ

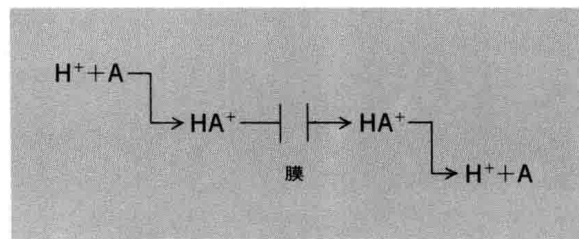


Fig. 4 H^+ の勾配と溶質輸送の共役

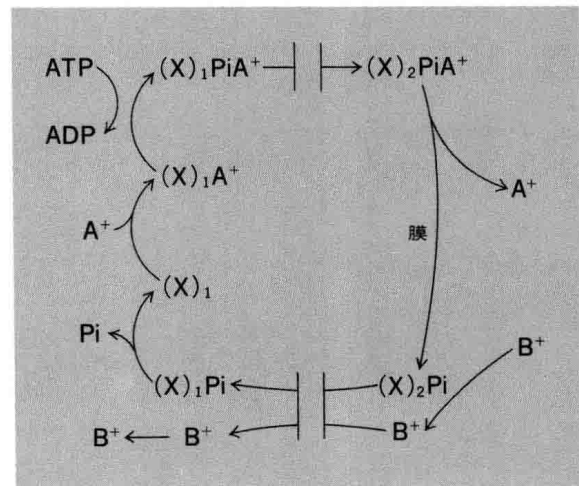


Fig. 5 胃における H^+ ポンプの機構 A^+ は H^+ に、 B^+ は K^+ のようなカチオンに対応する。

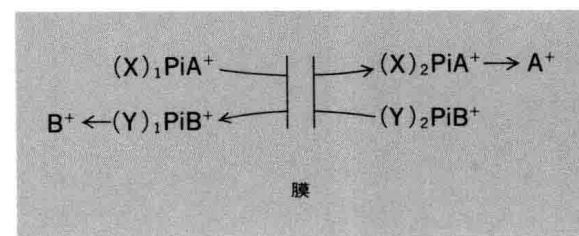


Fig. 6 ポンプのサブユニットが二量体のときの輸送反応

トのコンフォメーション変化を媒介にして、カチオン A^+ と B^+ の交換をしている。エネルギー化は A^+ の輸送の段階に必要な。この反応は電位発生的な起電力であり、 A^+ に対しては直列の、 B^+ に対しては並列の電気伝導を生じさせるとみることができる。アニオン C^- を B^+ の代りに使うこともできる。その場合には A^+ と C^- が共輸送されることになるだろう。膜電位は、2つの回路の伝導度の大小に依存する。

〔二量体と単量体〕 しかしながら、 $Na^+ + K^+ATP$ アーゼや、 $H^+ + K^+ATP$ アーゼは、輸送サブユニットの二量体として存在している可能性がある(Fig. 6)。この図では、二量体として $(X)_1(Y)_2$ あるいは $(X)_2(Y)_1$ 型のもののみを考え、 $(X)_1(Y)_1$ や $(X)_2(Y)_2$ 型のは存在しないとしている。 A^+ の移動が単量体 X_1 を $(X)_1Pi$ から $(X)_2Pi$ に変えるが、この変換が $(Y)_2Pi$ を $(Y)_1Pi$ にする変化と結びついており、その結果 B^+ の移動が起るようになる。

単量体と二量体による輸送の相違は、後者ではポンプの電位発生性がなくなることである。哺乳動物の細胞膜には、いろいろな電位発生性をもつイオン輸送が存在するが、これらはおそらくポンプとなるサブユニットの集合状態に依存していると思われる。

これらのポンプの構造は、ミトコンドリアの H^+ATP アーゼよりも単純である。リン酸化されるサブユニット(おそらく物を輸送するサブユニット)の分子量は、これら3種類のATPアーゼとともに10万前後である。ほかにもサブユニットが存在するが、それらの機能はよくわかっていない。

〔ATPアーゼの役割〕 $H^+ + K^+ATP$ アーゼは、 H^+ の勾配をつくる働きをもつことが知られている。 $Na^+ + K^+ATP$ アーゼはもっと幅広い役割をもっており、細胞内の K^+ を高濃度に保ち、したがって細胞膜電位を維持し、そして Na^+ の内向きの電気化学勾配を維持する。

〔 H^+ の共輸送〕 酵母や細菌の H^+ の共輸送のように、哺乳動物の多くの細胞(例えば、腎臓、腸、腹水の細胞)では、溶質の取込に Na^+ の共輸送を利用している。これは、 H^+ の場合のように電位発生的であり、膜を通しての Na^+ の駆動力は式(2)で記述される。

$$\bar{\mu}_{Na} = \Delta\Psi - \frac{RT}{F}\Delta pNa^+ \quad (2)$$

この Na^+ の駆動力は、動物細胞の細胞内外における有機物質(糖、アミノ酸など)の濃度勾配を決定することになる。 $Na^+ + K^+ATP$ アーゼは、このように、 Na^+ の勾配をつくり、 K^+ の拡散電位を生じ、そしてポンプの電位発生的な性格により、電気化学的勾配を形成するのである。

進化の過程 進化の過程では、始めの輸送系は H^+ であり、電位発生的な機構で行われた。この H^+ の電気化学的勾配を利用して、化学合成や代謝産物の蓄積がなされたのである。この型のポンプは、高等生物の細胞内の小器官に引きつがれている。これらの細胞の細胞膜では、異なるタイプのポンプが発展してきた。 Na^+ や H^+ のポンプがそうであり、これらは細胞の特異的な機能、例えば分泌、溶質蓄積、電位発生など必要な機能と結びついている。この進化の過程で、加水分解と輸送という機能が1つのタンパク質に組込まれた。微生物や細胞内小器官では、これらの機能はいまだに分業されている。

<本巻> 細胞(生物学)；細胞膜；ミトコンドリアを参照。

[GEORGE SACHS]

遺伝子工学 いでんしこうがく

〔Genetic engineering〕 一定の目的を達成するために人為的に遺伝子をつけ加えたり、取除いたり、修正したりすること。デオキシリボ核酸(DNA)が遺伝子であることが確かめられ、この物質を抽出し、研究が進められてきて、その構造について詳細な知識が集められてきた。その結果、DNAのいろいろな機能と、その遺伝子

としての作用のしくみも明らかになった。さらに、あるDNA断片に特定の遺伝子が含まれていることを確認できるようになった。つまり、適当な方法でDNAの断片の一つ一つを分別できれば、その中のどの断片にある特定の遺伝子が含まれているかを確かめることができるようになった。

遺伝子工学の方法 遺伝子の機能を確認するためには、適当な細胞内にその遺伝子を入り込ませる必要がある。DNAが細菌の中に入り込んで、その細菌の遺伝的性質を変えるという現象は、形質転換という名で知られているものだが、実験条件のうえで制約があって、思いのままに実験してみようというわけにはいかなかった。しかし、形質転換についての究明が進んで、広い範囲の細菌を材料として利用できるようになった。

以前から、バクテリオファージの遺伝子系の中に、細菌の遺伝子を入り込ませたものを利用して、このバクテリオファージを他の細菌に感染させて、その細菌に特定の遺伝子を入り込ませる現象を用いて、細菌の遺伝子について研究してきた(形質導入)。これは、このようなバクテリオファージを選別的に増殖させることで、入り込ませてみようとする遺伝子を精製したという意味である。したがって、DNAを断片として、十分精製できるようになると、バクテリオファージという補助手段を用いなくても、そのDNAを直接細菌に入り込ませることで、それぞれの断片の遺伝子活性を判定することができる。

最初に、このような実験に成功したのは、大腸菌の中に、ブドウ球菌の遺伝子を入り込ませた実験である。この場合には、ブドウ球菌のペニシリン耐性を決定している遺伝子が利用され、その結果、一部の大腸菌が、ペニシリン感受性からペニシリン耐性へと変わり、確かにブドウ球菌の遺伝子が大腸菌の中に入り込んだことが確かめられた。

生物の種の間では、遺伝的性質が交換されることは、ごく例外的な場合を除けば、自然界ではほとんど起らないが、実験的に、この障壁が乗り越えられたことになる。同じような実験は、アフリカツメガエルの遺伝子が大腸菌の中に入り込ませるという形ででも成功している。したがって、適当な形で、DNAが調製でき、その遺伝子活性を大腸菌について判定できるようなものであれば、これらの例以外の遺伝子でも、大腸菌の中で増殖させて、純粋に取出すことができると期待してよいことになる。

このような実験には、取扱い上簡単であるという理由から、主に大腸菌*Escherichia coli*が利用されているが、高等生物にも同じような現象が認められるという証拠がある。実際の立場から考えて、このような遺伝子の操作の目的の1つに、現在、治療の方策としてほとんど手段のないヒトにおける遺伝病の克服という点がある。多数の遺伝病について、特定の遺伝子に欠陥があることが確かめられていて、その遺伝子を正常な遺伝子で置換える可能性が求められてきた。そのような遺伝病の1つの、 β -ガラクトシダーゼに欠陥があることが原因となっている、全身性ガングリオシドーシスについて、この患者の線維芽細胞を培養し、大腸菌のこの酵素に対する遺伝子を入り込ませる。このような処置をした細胞の一部で、この遺伝子を取込んで、 β -ガラクトシダーゼを合成できる形に変わったものが出現した。この実験では、ヒトの細胞で合成された酵素を抽出して、それがヒトの酵素ではなくて大腸菌の酵素であることが確かめられている。

このような実験のためには、特定の遺伝子だけを効率よく細胞の中に入り込ませる必要がある。そのためには、その特定の遺伝子のみを含み、他の遺伝子が混入していないDNAを調製することが望ましい。ヒトの全身性ガングリオシドーシスの細胞での実験では、この目的のために、大腸菌のバクテリオファージで、この遺伝子をかかえているものが利用された。しかし、前述した大

腸菌での実験では、もっと小さなDNAの断片が利用されている。そのためには、巨大なDNA分子を、特定の位置で切断できなければ、いろいろな種類の断片が生じて、これらを選別することができなくなる。この目的のために、制限酵素が利用された。この酵素は、数個のヌクレオチドが一定の並び方をしている個所のみを、特異的に切断するので、数千個から数百個程度のヌクレオチドの長さの断片に切断し、生じた断片の末端部分は常に、一定のヌクレオチドの並び方をしている。このような断片の中で、目標としている遺伝子の含まれているものを選び出すのである。制限酵素には、切断する個所について特異性の異なったものが30種類近く知られているので、これらを使い分けて、適当な個所で切断されたものを得ることができる。

特定の断片を他の断片から分別するうえで、もっぱらゲル電気泳動法が利用されている。この方法は、分子量の大きさの差を利用して、よく似た性質の分子を選別する方法であり、分子量の差が大きいほど明確に分離することができるが、20~50個程度のヌクレオチドの大きさの断片では、ヌクレオチド1個しか差のないものをも区別することができる。

このようにして得られた特定のDNAの断片について、遺伝子としての活性が、その中のどれに存在しているかを決定するのだが、すべての細胞にDNAの断片がうまく入り込んでいるわけではないので、そのためには、まずDNAが入り込んだ細胞を選別する必要がある。大腸菌についての実験では、テトラサイクリン(抗生物質の一種)に対する抵抗性を決定している遺伝子がこのために利用された。つまり、このDNAと検討しようとしている断片とを結合させて、その結合したものをテトラサイクリン耐性のない大腸菌に入れる。このように処理した大腸菌を、テトラサイクリンを加えた培地で増殖させるとDNAの入っていない大腸菌は増殖できないために、この培地で増殖して得られた菌はすべてテトラサイクリン耐性で、したがって、外から加えたDNAを菌体内に取込んで、この耐性遺伝子が機能を遂行している菌である。さらに、実験が簡単になったのは、このテトラサイクリン耐性を指定している遺伝子が、9,000個程度のヌクレオチド対からできた小さな断片であるという点である。しかも、この小さな断片は、大腸菌内で、大腸菌の遺伝子全体を含む巨大な染色体DNA(約600万個のヌクレオチド対)の中に組込まれないで、これとは独立に複製される。もともと、この小さなDNA断片は、多数の薬剤に対する耐性を決定しているプラスミド(エビゾームともいう)のR因子に由来していて、プラスミドは、染色体とは独立に菌体内で複製できる能力があるが、このプラスミドの約10分の1のこのテトラサイクリン耐性の断片にも、DNAの複製に関係している部分が含まれていて、そのために、断片とそれに連結したDNAも、染色体とは独立した存在として合成されつづけることができる。染色体のDNAとは、分子の大きさの差を利用して、容易に分離精製できることも、都合がよい。

このような断片(pSC101)と結合させた未知の断片で大腸菌を処理して、そこからテトラサイクリン耐性になった菌だけを選別する。この菌を増殖させて、DNAを抽出し、pSC101を含む小さなDNAを、大きな染色体DNAから分離する。この小さなDNAを、Eco RI制限酵素で切断すると、pSC101と、それに結合している断片が分離される。Eco RI制限酵素は、大腸菌から得られたもので、テトラサイクリン耐性のプラスミドからpSC101を切りとるときに利用された酵素で、pSC101には、この酵素で切断される個所は1か所しか含まれていない。つまり、pSC101の末端だけがこの酵素で切断されるので、この酵素で切断すれば、いつでも、pSC101とそれ以外の断片という形で切断できる。

これだけの手段を利用して、前述したブドウ球菌のペニシリン耐性を指定している遺伝子を含むDNA断片、あるいは、アフリカツメガエルのリボゾームRNAを指

定している遺伝子断片を大腸菌内で増殖させ、回収し確認することができた。

遺伝子工学の応用 最近、ヒトのホルモンの一種ソマトスタチンを大腸菌で合成させることに成功したことが報告された。これは14個のアミノ酸からできた小さなペプチドで、[脳]下垂体から分泌されて、成長促進因子の分泌を抑制して、成長を調節しているホルモンであるが、このホルモンは下垂体中にごく微量にしか含まれないために、これを抽出精製するには多数の動物からの組織が必要であるが、大腸菌の中に組み入れた遺伝子の作用を利用すれば、数十¹培養すれば十分であるという。実験的な研究から、一歩実用的な方向に向って具体的な成果が得られた最初の例である。この場合には、このペプチドを指定しているものと推定されるDNA断片を人工的に合成し、これに制限酵素の切断点のヌクレオチドの並び方の部分をつぎ足して、これをプラスミド断片と結合させて、菌体内に取込ませた実験で、ここでも、菌体内での複製能のある単位および、DNAが入っていることの確認の指標として、プラスミド断片が利用されている。

具体的な成果を目標に、現在研究が進められている例としては、インシュリンの遺伝子、カイコの絹糸タンパク質であるフィブロインの遺伝子、および、窒素固定能を決定している遺伝子をあげることができる。インシュリンは、糖尿病の治療に大切なホルモンであるが、ブタからのインシュリンは、ヒトのインシュリンとほぼ同じ構造であるが、1か所アミノ酸が入れ替っているために、長期間にわたって利用していると、ブタ・インシュリンに対する抗体が産生されることもあって、その効力が減退する。したがって、ヒトのインシュリンが簡単に入手できる方法が望まれていて、部分的に成功したと報告されているが、ごく最近細菌による完全な分子の合成に成功したと報告されている。

窒素固定能を決定している遺伝子が、大腸菌の中で機能できることは、実験室内で確かめられているが、まだ、その遺伝子を人工的に操作して、大腸菌中に取込ませることに成功していない。しかし、窒素固定のために、毎日巨大な量の電気エネルギーを消費していることを考えると、生物を利用して、このような消費を避けることができるとすれば、エネルギー問題、資源問題の解決への一歩となるものと期待されている。

遺伝子を、特定の目的に適した形に、思いのままに操ることの利点は、ほかにも多数述べることができるが、しかし、この技術の無制限な応用には問題が多いことが指摘されてきている。例えば、動物ではがんを誘発させるウイルスの存在が確かめられていて、ヒトについても同じようにウイルスが原因となっているものがあるのではないかと疑われている。この点の確認のための1つの手段は、がん誘発性ウイルスのどの遺伝子が働いて、動物の細胞をがん細胞にするのかという点を明確にすることであろう。当然、ウイルスの遺伝子のそれぞれについて、その作用、細胞への影響を究明することになるが、可能な限り条件を単純にするためには、少数の遺伝子、できることなら、ウイルスの遺伝子を1つずつ適当な細胞に入り込ませることができればよい。このような遺伝子を、実験に利用できるようなほど十分な量に抽出することが可能になったわけだから、ウイルスDNAの適当な断片について、その作用を究明しようという研究が進められるのは当然のことであろう。しかし、このDNA断片を調製するための材料が、ヒトの体の中に存在しているのと同じ種類の大腸菌であるという点に、潜在的な危険性がある。つまり、がんの原因となる遺伝子をかかえ込んだ大腸菌が、事故かなにかの形で、実験室外に広まったとしたら、多数の人にがんが生じる可能性を考えなければなくなるからである。またDNAを取込んだ細菌とそうでないものとを区別するために、抗生物質に対する抵抗性が利用された。いろいろな抗生物質に対する抵抗性を自由に組合せることが可能であるが、病原

性のある細菌がこのような遺伝子を取込むと、抗生物質の有用さに重大な影響が生じることになる。

このような可能性に対処するために、研究者の制約としていくつかの規則を守るようにと提案されている。1つは、このような細菌が実験室外にもれ出ることのないように万全の設備を整え、十分な注意を払うという点である。取扱う遺伝子の考えられる危険性に応じて、厳密さの段階を設定して、その条件を満たす研究室、研究者でなければ、このような実験を遂行してはならないという規則がつけられている。

もう1つは、実験室外では増殖できないような細菌を利用するという考えで、万全を期した条件でも不測の事態が生じないという保証がない以上、十分な配慮のもとに注意したうえで、なおかつ、実験室内の特殊な条件でのみ生育できる型の細菌をつくり出す努力が払われている。菌体の外側をおおう成分が合成できない突然変異菌では、実験室の廃液や下水の中では、数日で菌数が数万分の1に減少し、1週間放置すると百万分の1に低下する。このような種類の細菌を探し出し、あるいは、遺伝子を操作してつくり出す研究が進められている。

生物の遺伝的な特徴を、人類に都合のよい形のものへ変えようとする姿勢そのものは、育種学などにみられるように、遠い過去にさかのぼることができるが、遺伝子の断片そのものを、意のままに組み入れる技術の登場とともに、過去の状況とはまったく異なった事情となった。科学技術の乱用について厳しく批判されている現在、この新しい技術のはらむ可能性が、有益な形で開発されることへの期待とともに、この技術についても再び過去の轍(5)を踏むことのないように、研究者の良識に関心を抱くべきであろう。

遺伝子工学という言葉は、ここまで述べてきたDNAの断片の操作よりも、もっと広い意味で用いられることがある。その場合にも、特定の目的のために、遺伝的性質を人為的に修正、改善しようという点は同じであり、優生学、育種学の分野の知識、技術を積極的に利用しようとするものである。[木原弘二]

遺伝子作用 いでんしきょう

[Gene action] 遺伝子の働き方についての最近の発展から、遺伝子の構造が解明されたことと、高等生物における遺伝子作用の制御についての考察をとりあげることにする。

遺伝子の構造

遺伝子作用についての最近の研究の中には、(1)大腸菌 *Escherichia coli* のラクトースオペロンのオペレーター(作用遺伝子)の分離、精製、そのヌクレオチドの結合順序の解析と、その遺伝子についての2個の突然変異遺伝子のヌクレオチドの結合順序の解析、(2)バクテリオファージ・ラムダ(λ)の遺伝子制御に関係する分子の相互作用のしくみの理解に関したものがあ

大腸菌のラクトースオペロンのオペレーター 大腸菌のラクトース遺伝子群のオペレーター部位に、ラクトース・レプレッサー(抑制因子)タンパク質が結合して、ラクトースオペロンのDNAの転写を妨げる。このレプレッサーは、大腸菌の染色体全体の中から、この部分だけに選択的に結合するので、この特異的な相互作用を決定しているオペレーターのDNA部分に、なにか独特な特徴があることは明白である。このような特徴を確かめようとの努力の結果、オペレーター部分の構造が、可能な最大限の程度にまで詳細に明らかにされることとなった。

[ラクトースオペロンの制御] ラクトース(*lac*)オペロンには、3個の構造遺伝子が含まれていて、それらは z 、 y 、 a で、それぞれ β -ガラクトシダーゼ、ラクトース透過酵素(パーミアーズ)、トランスアセチラーゼ(アセチル基転移酵素)を指定している。ラクトース透過酵素は、ラクトース(乳糖)を細胞内へ取込み、 β -ガラクトシダ