

世界科学大辞典

Encyclopedia of Science and Technology
McGraw-Hill Kōdansha

6

コカソーサイハ

N 61/007

Encyclopedia of Science and Technology
McGraw-Hill·Kodansha

世界科学大事典

講談社

6

Encyclopedia of Science and Technology

世界科学大事典

発行	昭和52年3月20日 第1刷発行 昭和54年11月27日 第3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
製版・印刷	凸版印刷株式会社
製本	牧製本印刷株式会社
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 494p. 31×22cm
©KODANSHA 1977 Printed in Japan
落丁本、乱丁本はおとりかえいたします。
3540-439567-2253 (0)

世界科学大事典

6

コウソーサイハ

McGRAW-HILL ENCYCLOPEDIA OF SCIENCE AND TECHNOLOGY Copyright©1971,
McGRAW-HILL YEARBOOK OF SCIENCE AND TECHNOLOGY Copyright©1971,
McGRAW-HILL YEARBOOK OF SCIENCE AND TECHNOLOGY Copyright©1972,
by McGraw-Hill Book Company Inc.
Japanese translation rights arranged through Charles E. Tuttle Co., Inc., Tokyo.

ウソ

酵素～根鞭毛虫目

酵素 こうそ

[Enzyme] 生細胞のつくり出す触媒タンパク質。食物の消化に関与する化学反応、高分子の合成、制御された化学エネルギーの遊離と利用、その他生命に特徴的な諸過程は、すべて酵素によって触媒される。酵素がなければ、これらの反応は十分な速さでは起らないであろう。生細胞内では、数百の異なる反応が同時に進行するので、細胞はこれに匹敵する数の酵素を含む。そしてそれぞれの酵素が、1つまたはそれ以上の反応の速度を制御している。細胞が成長し分裂する能力、あるいは収縮、神経刺激の伝達など特殊な働きをする能力は、細胞のもつ酵素の種類と量で決定される。いくつかの代表的な酵素について、起源および反応の特異性を表に示す。

酵素は単離することができ、生細胞の外で活性を示す。酵素は極めて有力な触媒なので、タンパク質に対する一般的な化学試験では検出できないような低濃度であっても、十分測定できる程度に化学反応を促進する。酵素触媒反応も他の化学反応と同様に、自由エネルギーが減少する場合のみ進行する。平衡点では、反応物質と生成物質の濃度は、酵素があってもなくても同じである。酵素は自分自身減少せず、変化もせずに、無限量の化学変化を触媒することができる。しかし単離した酵素はたいてい不安定なので、研究に用いる条件ではしだいに活性を失うことが多い。

化学的性質 酵素はすべてタンパク質である。分子量は約1万から100万以上にわたる。他のタンパク質と同様、酵素はペプチド結合でつながれたアミノ酸からなる。酵素分子には、このようなポリペプチド鎖が1つまたはそれ以上ある。ポリペプチド鎖のアミノ酸配列は、それぞれの酵素に特徴的であり、その配列によってポリペプチド鎖を折りたたむ独特の3次元配置が決定されると考えられている。酵素の活性に必要なこの立体配置は、ポリペプチド鎖のいろいろなところにあるアミノ酸が相互作用したり、周囲の溶媒と相互作用したりして安定化される。これらの相互作用は比較的弱いので、高温、酸、アルカリ、溶媒の極性の変化などで容易にこわされる。そうするとポリペプチド鎖の巻きもどし(変性)

が起り、同時に酵素活性や溶解性など生の酵素の特徴的な諸性質が失われる。酵素の変性は、場合によっては可逆的である。すなわち条件を加減して、変性した酵素をもとの立体配置に巻きもどし、初めの触媒活性を再獲得することができる。 \rightarrow アミノ酸；タンパク質

多くの酵素が、ポリペプチド鎖のほかに補酵素または補欠分子族と呼ばれる非タンパク質性成分を含む。補酵素は有機分子(ビタミンの誘導体であることが多い)か金属イオンである。普通、補酵素は触媒反応に直接関与している。例えはある補酵素は、ある基質から別の基質へ転移する基の中間運搬体として役立つ。酵素によっては、タンパク質にしっかりと結合し、はずのがむづかしい補酵素をもつものがあり、逆に容易に解離する補酵素をもつものもある。タンパク質部分(アボ酵素)と補酵素を分離すると、どちらにももとの複合タンパク質(ホロ酵素)にあった触媒としての性質はなくなる。アボ酵素と補酵素をただ混ぜ合せるだけで、しばしば完全に活性なホロ酵素が再構成される。同一の補酵素が、異なる反応を触媒する酵素と結合していることもある。したがって反応の特異性を決定するのは主としてアボ酵素であって、補酵素ではない。 \rightarrow 生体酸化；補酵素

化学的な方法を用いて、多くの酵素の完全アミノ酸配列が決定された。またX線結晶学により、いくつかの酵素の正確な3次元の分子構造が明らかにされた(Fig. 1)。 \rightarrow X線結晶学

分類と命名 普通、酵素は触媒する反応によって分類、命名される。酵素の主要な種類は次のようである。
[オキシドレダクターゼ(酸化還元酵素)] 電子伝達を含む反応を触媒するこれらの酵素は、細胞の呼吸とエネルギー生産に重要な役割を果す。そのうちのあるものは、酸化的リン酸化に関与する。この過程では、炭水化物と脂肪の酸化によって遊離したエネルギーが、アデノシン三リン酸(ATP)の合成に用いられ、エネルギーを必要とする反応に直接利用できるようになる。オキシドレダクターゼはたいてい補欠分子族か補酵素を必要とする。これらは中間電子運搬体として触媒反応に参加する。補酵素には、フラビンスクレオチド、ピリジンスクレオチド、ヘム、金属イオン(鉄、銅、モリブデンなど)がある

代表的な酵素とその起源および反応特異性

酵素	起源	触媒する反応
ペプシン	胃液	タンパク質のペプチドとアミノ酸への加水分解
ウレアーゼ	ナタマメ、細菌	尿素のアンモニアと二酸化炭素への加水分解
アミラーゼ	だ液、すい液	デンプンのマルトースへの加水分解
ホスホリラーゼ	筋肉、肝臓、植物	デンプンまたはグリコーゲンのグルコース-1-リン酸への可逆的加リン酸分解
トランスアミナーゼ	多くの動植物組織	アミノ酸からケト酸へのアミノ基の転移
ヘキソースホスフェートイソメラーゼ	筋肉、酵母	グルコース-6-リン酸とフルクトース-6-リン酸の相互転移
ビルベートカルボキシラーゼ	酵母、細菌、植物	ビルビン酸のアセトアルデヒドと二酸化炭素への脱炭酸
カタラーゼ	赤血球、肝臓	過酸化水素の酸素と水への分解
アルコールデヒドロゲナーゼ	肝臓	エタノールのアセトアルデヒドへの酸化
キサンチンオキシダーゼ	乳、肝臓	キサンチン、ヒポキサンチンの尿酸への酸化

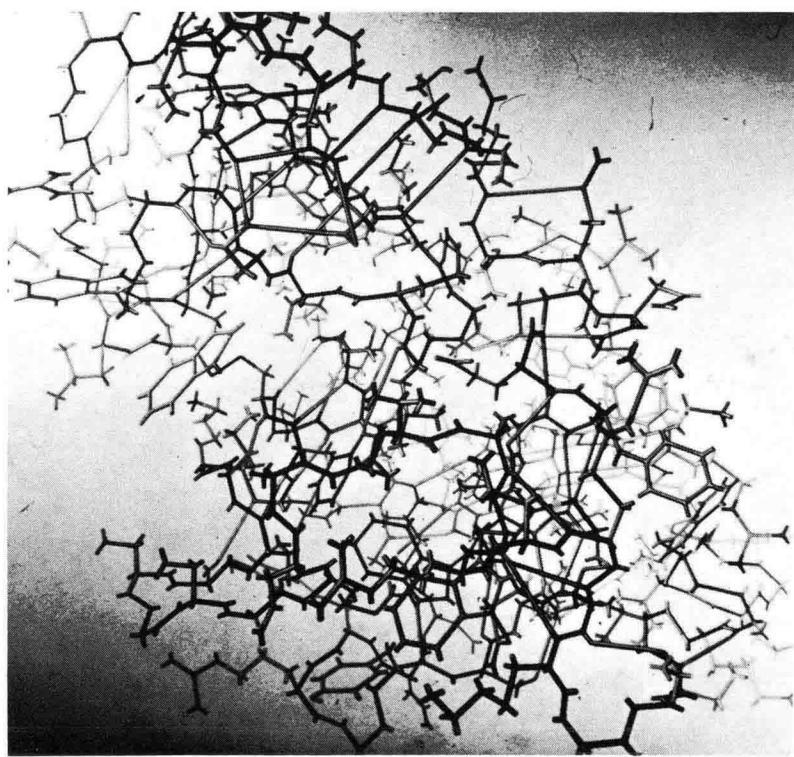
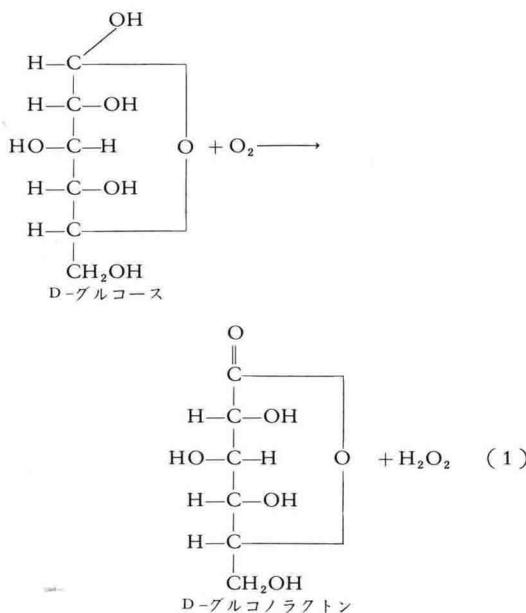


Fig. 1 酵素リゾチームの分子模型 (The threedimensional structure of an enzyme molecule, Sci. Amer., 1966)

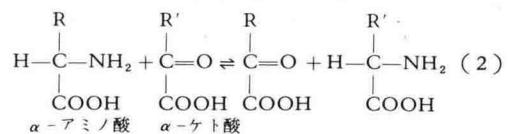
る。ある種のオキシドレダクターゼつまりオキシゲナーゼ(酸素添加酵素)は、基質に酸素を直接取込む反応を触媒する。オキシダーゼは、分子状酸素を電子受容体とする酵素で、デヒドロゲナーゼは、基質から水素原子を奪い、酸素以外の受容体に転移する酵素である。例えばグルコースオキシダーゼは、式(1)に示す反応を触媒する。



この酵素は補酵素として、ビタミンの一種リボフラビンの誘導体フラビアデニンジヌクレオチドを用いる。 \rightarrow 酸素添加酵素；リボフラビン

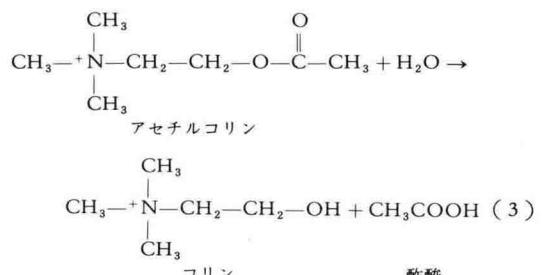
〔トランスフェラーゼ(転移酵素)〕 特定の化学基の物質間転移を触媒する酵素。例えば、トランスアミナーゼはアミノ基を転移し、トランスメチラーゼはメチル基を転移する。重要なトランスフェラーゼとしてキナーゼがある。この酵素は、普通ATPからリン酸基を転移して基質をリン酸化し、ふだんは代謝的に不活性な化合物を、さらに転換できるように活性化する。トランスアミナーゼ

が触媒する反応は、式(2)に表される。



トランスアミナーゼは補酵素として、ビタミンB₆の誘導体、ピリドキサルリン酸またはピリドキサミンリン酸を必要とする。 \rightarrow ビタミンB₆

〔ヒドロラーゼ(加水分解酵素)〕 タンパク質(プロテイナーゼ、ペプチダーゼ)、核酸(ヌクレアーゼ)、デンプン(アミラーゼ)、脂肪(リバーゼ)、リン酸エステル(ホスファターゼ)、その他の物質の加水分解を触媒する酵素がある。多くのヒドロラーゼが胃、脾臓(脾膵)、腸などから分泌され、食物の消化にたずさわる。もっと特殊な細胞の機能に関与するヒドロラーゼもある。例えば式(3)に示すように、アセチルコリンを加水分解するコリンエステラーゼは、神経刺激の伝達に重要な役割を果す。

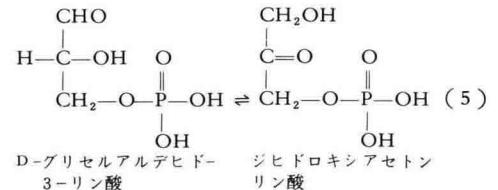


〔リアーゼ〕 二重結合の生成を伴う、非加水分解的開裂を触媒する酵素。例えば、カルボキシル基を二酸化炭素として除去するデカルボキシラーゼや、水分子を取り去るデヒドロラーゼがある。同じ酵素により、逆反応が触媒されるが、平衡が不利なため、証明のむずかしいことがある。

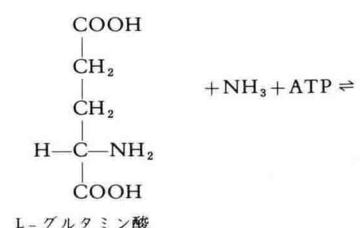
ピルビン酸デカルボキシラーゼは、活性化にチアミンピロリン酸とマグネシウムイオンを必要とし、式(4)に示す反応を触媒する。

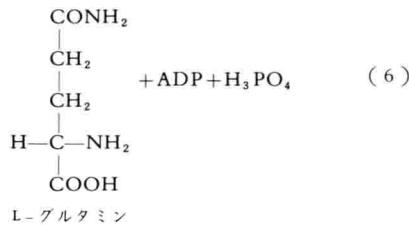


〔イソメラーゼ(異性化酵素)〕 異性化合物の相互転換を触媒する酵素。例えばトリオースホスフェートイソメラーゼは、式(5)に示す反応を触媒する。



〔リガーゼまたはシンテターゼ(合成酵素)〕 ATPの発エルゴン的加水分解に共役した、吸エルゴン的合成反応を触媒する酵素。リガーゼは、ATPに蓄えられた化学エネルギーを利用して、合成反応を可能にする。例えば、グルタミンシンテターゼは、式(6)に示す反応を触媒する。





この酵素は、活性化にマグネシウムまたはマンガンイオンを必要とし、脳組織に豊富に存在する。

活性部位 酵素は大きな分子であり、基質は小さな分子であることが多いので、酵素タンパク質のごく小さな部分つまり活性部位が、基質と接して直接反応を触媒するのであろう。活性部位は数個のアミノ酸残基からなるが、これらは必ずしもポリペプチド鎖上で隣合っているのではなく、ポリペプチド鎖が折りたたまれて近接するようになったものである。活性に必要な補酵素は活性部位にある。タンパク質分子の残りの部分の機能は、主として活性部位の成分を適当な相対位置と方向に保つことであろう。活性部位の一部は基質との結合に関与し、他の部分は化学結合をつくるかこわす役にたずさわる。ある酵素では、基質が結合すると立体配座の変化が起り、その結果反応性に富む基が、反応が起るにつごうのよい位置にくる。

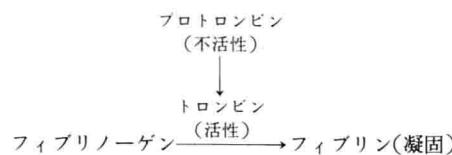
酵素の活性部位の環境は特殊なので、補酵素やある種のアミノ酸残基が、遊離のときにはみられない特異的な性質や反応性をもつようになる。例えばプロテイナーゼのキモトリプシンをジイソプロピルフルオロリン酸で処理すると、活性部位の1個のセリン残基がすみやかにこの試薬と反応し、その結果酵素は完全に失活する。このタンパク質の他の27個のセリン残基は反応しない。タンパク質をあらかじめ変性させると、反応はまったく起らない。酵素の活性部位から遠いアミノ酸残基は、触媒活性に影響を及ぼさないので、取除いたり、化学的に修飾したりできる。

細胞内分布 酵素は細胞全体に均一に分布しているのではなく、いろいろな細胞下構造つまり細胞内の区画に局在している。例えば解糖を行う酵素は、細胞の可溶性つまり非果粒性区画に局在している。これに対し、ピルビン酸をさらに酸化して二酸化炭素と水にし、この酸化反応をATPの生成に共役させる酵素群は、特殊化された粒子すなわちミトコンドリアに局在している。また、タンパク質合成のためのアミノ酸の活性化は溶液中で起るが、アミノ酸がタンパク質に合成されるのはリボソーム粒子の上である。細胞膜、核、その他の細胞下粒子に局在する酵素もある。 \rightarrow 細胞(生物学)；ミトコンドリア；リボソーム

酵素活性の調節 生物は、内部の化学的環境を安定に保つために、代謝反応の速度を調節する手段を必要とする。この調節手段には、代謝反応を触媒する酵素の量を調節するものと、活性を調節するものがある。このような調節機構のあるものは非常に複雑で、この分野の長足の進歩にもかかわらず、まだ完全にはわかっていない。2、3の例を以下に述べる。

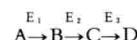
〔プロ酵素活性化〕 酵素活性の1つの調節法は次のようにある。すなわち、酵素はチモーゲンまたはプロ酵素と呼ばれる不活性形で作られ、必要なときだけ活性形に転換する。トロンビンの場合がこれで、この酵素は、可溶性タンパク質のフィブリノゲンを不溶性のフィブリンに変換し、血液を凝固させる。ふだん血液はトロンビンを含まず、その不活性前駆体プロトロンビンを含む。凝固が起るのは、プロトロンビンが(別の酵素により)トロンビンに転換するときだけである。その機構を次図に示す。

同様な活性化が、プロテイナーゼであるトリプシンでも起る。この酵素は、不活性なトリプシノーゲンとして臍臓に蓄えられている。臍臓から分泌されたトリプシノーゲンは、腸で酵素エンテロキナーゼによってトリプシ



ンに転換する。トリプシノーゲンのトリプシンへの転換は、トリプシン自身によっても触媒される。したがって、この活性化反応は自触媒的である。トリプシノーゲンの活性化は、分子の一端からのペプチドの遊離を伴う。

〔フィードバック阻害〕 Aという物質が、細胞に必要な物質Dに転換する次のような仮想の代謝経路を考える。



酵素調節の1つの機構として、最終生成物Dが酵素E₁を特異的に阻害する現象があり、これをフィードバック阻害と呼ぶ。この現象は明らかに細胞にとってたいへんつごうがよい。この機構があれば、生成物Dの濃度を正確に調節できるからである。Dは、ある濃度に達すると、AがBに転換するのを妨げ、D自身の合成速度を低下させる。中間体のB、Cは蓄積せず、出発物質のAは他の反応に利用することができる。Dの濃度が低下すると、酵素E₁の阻害は解かれ、Dの合成が再び始まる。 \rightarrow 酵素阻害

この型の調節はアロステリック調節とも呼ばれ、酵素はアロステリック酵素という。アロステリック酵素は、調節物質Dに対する特異的結合部位をもち、Dがこの部位に結合すると阻害される。正のアロステリック調節つまりアロステリックな活性化も観察されている。この場合には、他の代謝経路の生成物が調節物質として結合し、酵素の活性化を引き起す。多くの異なる代謝物質により正負両方のアロステリック調節をうける酵素もいくつかある。 \rightarrow アロステリック酵素

〔誘導と抑制〕 酵素合成のレベルでの調節も存在する。このような調節の1つに酵素誘導がある。例えば、誘導酵素E₁、E₂、E₃が物質Aを利用するためには必要であるとすると、細胞はAがないときにはこれらの酵素をつくらない。誘導物質(Aまたはその関連化合物)が存在するときのみ、酵素E₁、E₂、E₃が合成される。これに関連したもう1つの型の調節は、酵素抑制である。この場合、Dのような代謝経路の最終生成物が調節を行う。したがって酵素E₁、E₂、E₃を抑制酵素とすると、細胞によるこれらの酵素の合成は、Dの蓄積により妨げられる。酵素の抑制と誘導には、直接遺伝子の制御下にある複雑な調節機構が関与している。

精製 酵素の構造と作用機構を研究するための必要条件の1つは、酵素が純粋な形で得られるということである。したがって酵素を、まずそれが見いだされた細胞なり組織なりから抽出し、次いでその粗抽出液にある多くのタンパク質やその他の物質から分離する必要がある。しかしながらこのタンパク質は不安定なので、単離には特別な手法が必要である。そのうちのいくつかを以下に述べる。

〔細胞破壊〕 酵素が細胞の中にある場合には、まず細胞をこわさなくてはならない。それには細胞を、研磨剤とすりつぶすか、凍結・融解するか、超音波振動にさらせばよい。このような方法により、多くの酵素が溶けた状態で遊離してくるが、膜や細胞内粒子と結合したまま残り、可溶化するのがむずかしい酵素もある。

〔基質と加熱〕 ある酵素は、基質の存在下に安定化されるので、一定の温度までは短時間加熱してもさしつかえない。その際、より不安定なタンパク質は変性して沈殿するので、精製ができる。

〔選択的沈殿〕 酵素は、負に荷電するカルボキシル基、正に荷電するアミノ基など、イオン化する基をたくさんもっている。おののの基のイオン化の程度は、溶液の

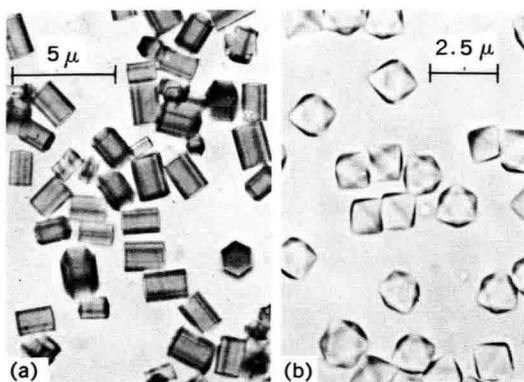


Fig. 2 結晶酵素 (a)牛血カタラーゼの結晶、(b)ナタマメひきわりからのウレアーゼの結晶。

pHによって変るので、タンパク質の総電荷もpHによって変ってくる。タンパク質の実効電荷が0となるpHすなわち等電点において、普通タンパク質の溶解度は最小となる。したがって、溶液のpHを酵素の等電点に合わせることによって、しばしば酵素を選択的に沈殿させ得る。

〔電気泳動〕 酵素はまた、電気泳動によって電荷の異なるタンパク質と分離することができる。この方法は、溶液に電場をかけ、タンパク質をそれぞれの電荷によって決っている方向、速度で移動させるものである。→電気泳動

〔硫安分画〕 異なるタンパク質を相互に分離するもう1つの有用な方法は、硫安分画である。タンパク質の溶解度は硫安濃度が増すにつれて減少し、硫安濃度が十分に高くなるとタンパク質は沈殿する。異なるタンパク質は異なる硫安濃度で沈殿するので、硫安濃度を段階的に上げ、各段階で生ずる沈殿を集めれば、かなりの精製ができる。

〔透析〕 塩や低分子の有機不純物は、透析によって容易に除くことができる。この方法は、酵素溶液を、セロハンなどの半透膜でできた袋に入れ、水か緩衝液に浸すものである。タンパク質は袋の中にとどまり、低分子の溶質は拡散していく。酵素はまた、分子量の異なるタンパク質から、ゲルろ過や超遠心により分離し得る。→クロマトグラフィー；超遠心分離機

〔その他の手法〕 酵素の精製によく用いられる他の方法には、アセトンやアルコールのような有機溶媒による低温での沈殿、リン酸カルシウムやアルミニウムなどのゲルへの選択的吸着、イオン交換樹脂や修飾セルロース上のクロマトグラフィーなどがある。酵素を完全に精製するには、これらの方法を組合せて用いなければならない。一般に適用し得る酵素の精製手順というものはないので、それぞれの酵素について、いちばん満足のゆく方法を経験的に決める必要がある。

酵素精製の最終段階は、多くの場合結晶化である。最初の結晶酵素ウレアーゼは、1926年サムナー(J. B. Sumner)によって調製された。それ以来、多くの酵素が結晶化されている(Fig. 2)。

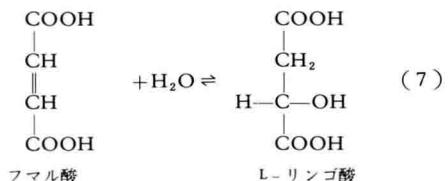
アイソザイム 結晶酵素標品さえも、なお同じ反応を触媒するいくつかの異なるタンパク質からなる場合もあることが発見された。これらの異なる酵素は、同じ生物どころか同じ細胞にさえ存在し、アイソザイムと呼ばれる。アイソザイムは、普通電気泳動かクロマトグラフィーによって相互に分離される。例えばいろいろな組織で、乳酸のピルビン酸への酸化は、5つの異なるアイソザイムによって触媒されるのがみられる。この5つのアイソザイムは、電気泳動の易動度のみならず、触媒的性質も多少違う。おのおのの乳酸デヒドロゲナーゼ分子は、HとMという2つの型のサブユニットが4つ集ってできている。5種類のアイソザイムが存在することは、4つで1群をなすH、Mサブユニットの組合せを考えれ

ばわかる。すなわち、4つのHサブユニットからなる(H₄)のと、4つのMサブユニットからなる(M₄)乳酸デヒドロゲナーゼ分子があり、さらにH₃M、H₂M₂、HM₃という組成で中間的性質を示すものがある。アイソザイムの生理的機能の1つは、代謝調節における細胞の融通性を増すことであろう。

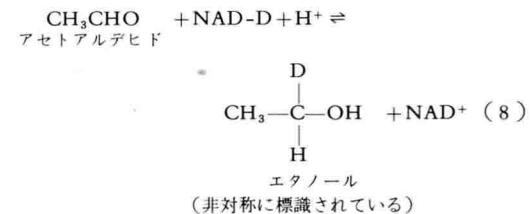
特異性 酵素の示す高度の特異性は、酵素の最も特徴的な性質の1つである。

〔基特異性〕 酵素の大多数は1つの型の反応のみを触媒し、1つの化合物のみか、さもなくば密接に関連した1群の化合物に作用する。酵素と基質の間には、ぴったりと合う関係つまり相補性があるに違いない。この関係は鍵(?)と錠前の関係に例えられた。多くの場合、酵素反応で変化をうける基質分子の部分から離れたところにわずかな構造の変化があっても、その化合物は基質となる能力を失う。ただ1つの基質に特異的な酵素の例は、ウレアーゼである。この酵素は、尿素を加水分解して二酸化炭素とアンモニアにする。今までに試されたいろいろな尿素誘導体は、どれもこの酵素の作用をうけなかつた。一方もっとゆるやかな特異性を示し、特定の化学基をもつたくさんの異なる化合物に作用する酵素もある。このような特異性を、基特異性という。

〔立体特異性〕 多くの酵素にみられる注目すべき性質は、高度の立体特異性である。すなわちこれらの酵素は、不整分子の右旋性と左旋性の立体配置を見わける能力がある。基特異的であるとともに立体特異的である酵素の例は、L-アミノ酸オキシダーゼである。この酵素は、R-CH(NH₂)COOH型のいろいろなアミノ酸の酸化反応を触媒する。酸化の速度は、R基の性質によって大きく変化するが、L配置のアミノ酸だけが反応する。別の酵素D-アミノ酸オキシダーゼは、D配置のアミノ酸を特異的に攻撃する。酵素によって対称基質から非対称基質が生ずる場合、生成物はほとんど常に光学活性である。すなわち生成物の可能な立体異性体のうち、1つだけが生ずる。例えば式(7)に示すように、酵素フマーゼにより、フマル酸と水からリンゴ酸のL異性体のみが生ずる。



酵素はまた、対称基質から対称生成物を生ずる場合でも、非対称に作用することがある。このような特異性は、同位体を用いて検出できる。例えば、エタノールをアセトアルデヒドに変換するアルコールデヒドロゲナーゼは、エタノールの炭素原子1の特定の水素原子を取去る。この水素原子は、ニコチンアミドアデニジスクレオチド(NAD)のニコチンアミド環に転移する。もし重水素(D)を含む還元NADを用いて逆反応を行えば、式(8)に示すように非対称に標識されたエタノールを生ずる。

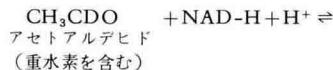


このエタノールの酵素的脱水素によって生ずるアセトアルデヒドには、重水素は見いだされない。ニコチンアミドアデニジスクレオチド(NAD)

しかしアルコールデヒドロゲナーゼは、水素と重水素を区別することはできない。このことは、式(9)に示すように、炭素原子1に重水素をもつアセトアルデヒド

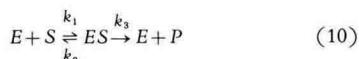
を、標識されていないNADHで水素化すると、先ほどとは別の重水素標識されたエタノール異性体を生ずることでわかる。このエタノールをさらに酵素的に脱水素すると、重水素は全部アセトアルデヒド中に回収される。

→立体化学



反応速度論 酵素触媒反応の速度に対するpHや温度の効果、また基質、補酵素、阻害剤、活性化物質の濃度の効果などを研究することによって、反応機構について多くの情報を得ることができる。このような研究はすでに19世紀に、酵素の化学的性質がなにもわからっていないころから行われていた。

〔ミハエリス-メンテン式〕 非触媒化学反応の速度は、1つの反応物質の濃度とともに直線的に増大することが多い。酵素反応の速度はこれとは異なり、基質濃度が増し、最大値に近づくにつれて横ばいの状態となる(Fig. 3)ことがずっと以前から知られていた。この挙動を説明する数学理論が、1903年にヘンリ(V. Henri)によって初めて提出され、1913年にミハエリス(L. Michaelis)とメンテン(L. M. Menten)によって拡張された。この理論は、酵素 E と基質 S が特異的に結合して酵素-基質複合体 ES を生じ、酵素反応の速度は ES の濃度に比例するという着想に基づく。複合体 ES はさらに反応し、生成物 P を生じて遊離の酵素 E を再生すると仮定された。これらの反応は式(10)のように表すことができる。ここで k_1 , k_2 , k_3 は 3 つの反応の速度定数で、それぞれの反応速度を v_1 , v_2 , v_3 とする。



酵素-基質複合体の存在は、実験的に広く確かめられており、この複合体が直接観察された場合もある。

普通、反応速度論の研究に用いられる条件下では、酵素濃度は基質濃度に比べて、非常に小さい。酵素と基質を混ぜると、ES の濃度はすみやかに増大し、定常状態に達する。この状態では、複合体の分解速度と形成速度が等しい。普通、定常状態は 1 秒以内に実現し、数分間続く。この間は、反応全体の速度は事实上一定である。この速度は、生成物が生ずる速度として測定することができ、反応の初速度と呼ばれる。初速度 v_0 を基質濃度 $[S]$ によって表す式は、簡単に導くことができる。

質量作用の法則により、 $v_1 = k_1 [S] [E]$, $v_2 = k_2 [ES]$, $v_3 = k_3 [ES]$ 。そして定義により、 $v_0 = v_3$ 。全酵素濃度 $[E_t]$ は $[E] + [ES]$ で、定常状態の条件は、 $v_1 = v_2 + v_3$ とかける。これらの関係式を v_0 について解けば、式(11)を得る。

$$v_0 = \frac{k_3 [E_t]}{1 + \frac{k_2 + k_3}{k_1} [S]} \quad (11)$$

式(11)より、任意の基質濃度において、初速度は酵素濃度に直接比例することがわかる。基質濃度が無限大に近づくと、初速度は式(12)で表される最大値 V_{\max} に近づく。

$$V_{\max} = k_3 [E_t] \quad (12)$$

K_m を $(k_2 + k_3)/k_1$ と定義すれば、 v_0 は式(13)で表される。これがミハエリス-メンテンの式で、ミハエリス定数 K_m は、与えられた酵素濃度で、最大速度の $1/2$ を得るために必要な基質濃度を表す。

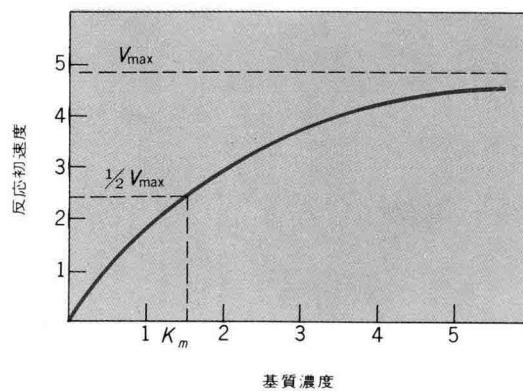


Fig. 3 基質濃度の関数としての酵素触媒反応の初速度

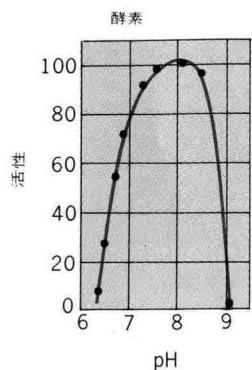


Fig. 4 酶素カルバミルホスフェートシンテーゼが触媒する反応の速度に対するpHの影響

$$v_0 = \frac{V_{\max}}{1 + \frac{K_m}{[S]}} \quad (13)$$

k_3 が k_2 に比べて小さいときは、 K_m は酵素-基質複合体の解離定数にほぼ等しく、したがって酵素の基質に対する親和力の指標となる。式(13)の示すところでは、 v_0 を $[S]$ の関数としてプロットすると、Fig. 3 に示すような直交双曲線が得られるはずである。事実多くの酵素について、これに極めて近い結果が見いだされた。しかしたいい、この酵素反応は 2 つ以上の基質を含むので、生成物が生じ、遊離酵素が再生するまでに、いくつか異なる酵素-基質複合体が形成されると考えられる。ある場合には、反応速度に対する生成物、阻害剤、活性化物質などの影響を考慮する必要もある。最近では、新しい装置を用い、反応が定常状態に入る以前の遷移状態の速度論が研究され、2, 3 の酵素反応については個々の反応速度定数の値を決定できるようになった。

〔最適温度〕 化学反応は、普通、温度が上昇すると速くなる。それは、分子が反応するためには少なくともある量のエネルギーが必要で、温度が高いほどこのエネルギーを獲得する分子の割合が大きくなるからである。酵素反応の速度を温度の関数として測定すると、速度はある温度まで温度とともに上昇し、それから急に低下する。多くの酵素は不安定なので、臨界温度以上では急速に変性するからである。多くの酵素反応に対する最適温度は、約37°Cである。

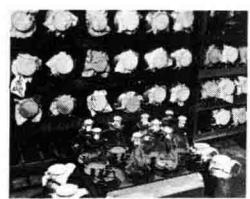
〔最適pH〕 酵素活性はまた、反応溶媒の水素イオン濃度によってかなり影響をうける(Fig. 4)。酵素には可能なイオン形がいくつかあるが、どのイオン種が主成分となるかは、pHによって定まる。それはこれらのイオン形のうち、1つだけが触媒活性を示すのか、またはある1つが他のイオン形に比べてより活性なのかであろう。いろいろな酵素に対する最適pHは、ペプシンに対するpH約2から、アルギナーゼに対するpH約10まで広い範囲にわたっている。酵素によっては、数pH単位にわたる広い最適範囲を示すものや、逆に非常にはっきりした最適pHをもつものもある。酵素の最適pHは、最適温度と同様、用いる基質など実験条件を変えることによって変化することがある。

[DANIEL WELLNER]

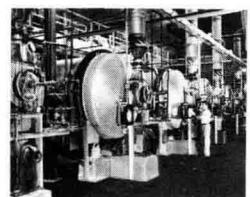
酵素(工業生産) こうそ(こうぎょうせいさん)

〔Enzyme, industrial production of〕 酵素は、微生物学的方法を用いて、現在工業的に大量に製造されている。すべての生物は、有機触媒である酵素をつくっており、これによって生命活動に必要な化学反応を行っている。細胞によっていったんつくり出された酵素は、適当な条件さえ維持されれば、独立に働くことができる。人間は長い年月、生きた細胞の酵素反応を広範に利用して、醸造、製パン、抗生物質の製造などを行ってきた。そして、酵素系をその給源から分離することが可能

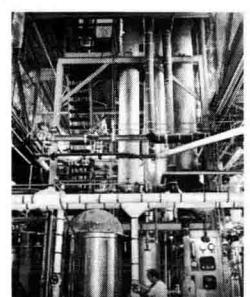
6 コウソ(コウギョウセイサン)



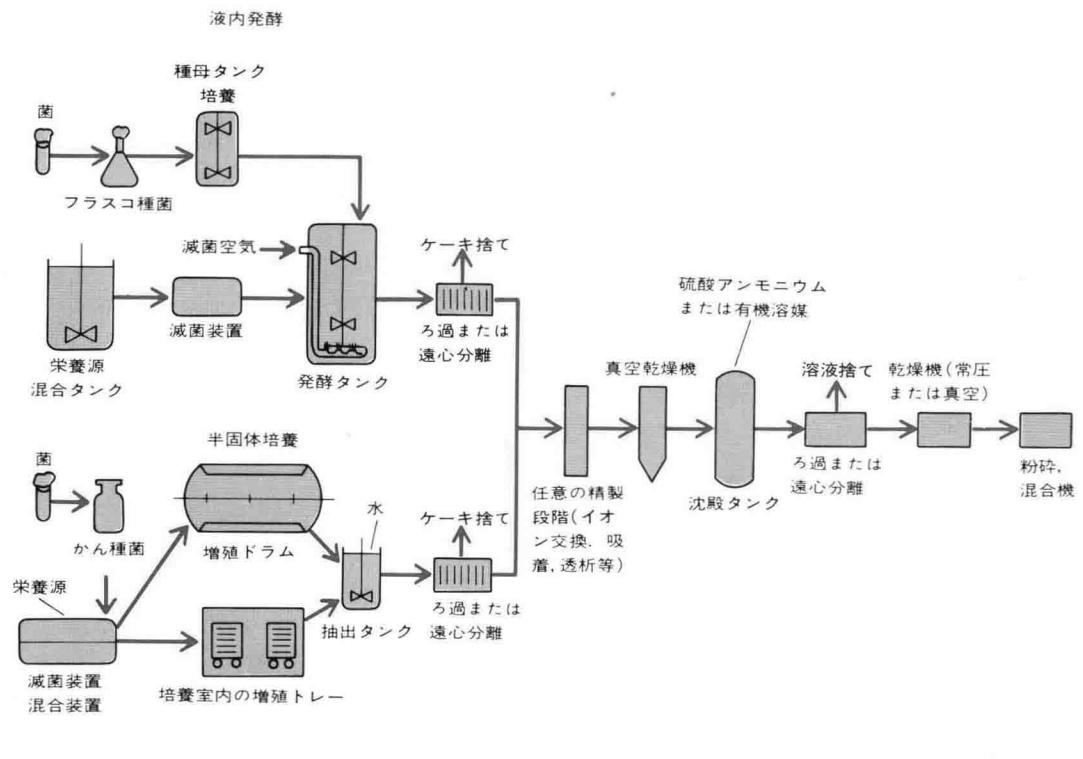
ステンレス製培養かん
と振盪(けんとう)フラスコ



増殖ドラム



低温真空乾燥機



工業的発酵による酵素製造法 (Wallerstein Co., Inc.)

になると、酵素を使用できる領域はさらに著しく広がり、その結果工業的規模の酵素工業が興ってきた。公表はされていないが、繊維、皮革、食品、飲料、薬品などの諸工業用の酵素の年間売上高は、アメリカでは全部で数百万ドルに達する。
→抗生物質；酵素；食品製造工学；皮革と毛皮の加工

工業用酵素は、次の3つの主要な給源から得られる。(1)植物：麦芽ジアスター、パパイン、プロメライン、フィシン、(2)動物：臍臓(ちきやう)酵素、ペプシン、リパーゼ、カラーラーゼ、レンニン、(3)微生物：アミラーゼ、プロテアーゼ、ペクチナーゼ、インペルターゼ、グルコースオキシダーゼ。

動植物から経済的に取出せる酵素の数は限定されている。また、ある酵素は他の産業の副産物として得られるので、利用したくても限界がある。例えば動物の酵素は食肉かん詰工業によって供給されるから、と殺規模によって酵素の全供給高が決る。

微生物を用いる発酵生産法の開発は、酵素を無限に供給できるようにした。この方法は、動植物の給源からでは経済的に利用できないような新しい酵素系の開発を可能にした。発酵という言葉は、厳密な生化学的意味では炭水化物がより簡単な化合物へと嫌気(けんけい)的に転換することを意味する。しかし現在一般的には、この言葉は生きた微生物の化学反応を利用する工業的な方法のすべてに対して適用されている。
→細菌生理学

酵素の給源には細菌、カビおよび酵母が用いられる。用いる菌や酵素系によって細かいところはまちまちであるが、すべての方法は、多くの共通な要素をもっている。すなわち、これらは液内発酵と半固体培養による生産の2つに大別される。

液内発酵による生産 大部分の細菌酵素および一部のカビの酵素は液内発酵によってつくられる(図参照)。1,000ないし25,000ガロン(1 gal=3.785 l)の大きさのステンレス製タンクが用いられる。滅菌は121°C、1/2~1時間、蒸気を用いて行われる。活性炭またはガラススールでろ過した除菌空気が、タンク底部のノズルまたは穴を開いた輪状構造物から供給される。また、空気と培地

を混ぜ合わせるために攪拌(かく)装置が設けられる。温度は、タンク付属のジャケットまたはコイルに水を循環させることによって調節する。各酵素系はおのおの異なる適温をもつが、大部分は25~37°Cの範囲に入る。微生物の作用によって発生する熱を除くため、通常、冷水を循環させる必要がある。増殖中の栄養源添加、pH調節のための酸やアルカリの添加、あるいはラード油やシリコン化合物などの消泡(けいほう)剤の添加のために、補助タンクが設けられる。

選び抜いた微生物株が、実験室の振盪(けんとう)フラスコ内で純粋に育てられる。好適な菌株を選び出すことは極めて重要である。振盪フラスコで培養した菌は種母タンクに接種され、ここで育てられたのちに生産タンクに接種される。工業用酵素を製造するために用いる数種の重要な菌を表1に示す。

増殖用の培地は炭水化物(デンプン、グルコース、糖類、コーンシロップ)、窒素化合物(タンパク質分解物、アンモニウム塩)、生育促進剤(酵母加水分解物、コーンスティーブリカー)、および無機物の混合物からなっている。しばしば、特別な栄養源が酵素生成を促進するために加えられる。特に適応酵素の場合には、その基

表1 数種の酵素の微生物給源

給源	酵素	微生物
細菌	アミラーゼ プロテアーゼ	枯草菌 巨大菌
カビ	アミラーゼ アミログルコシダーゼ	コウジカビ クロカビ、アスペルギルス・フラブス、リゾpus・オリゼ
	プロテアーゼ	コウジカビ、アスペルギルス・フラブス
	ペクチナーゼ グルコースオキシダーゼ	クロカビ ペニシリウム・ノタツム
	カタラーゼ	クロカビ
酵母	インペルターゼ	サッカロミセス・セレビセエ

表2 代表的な酵素の用法

酵素の種類・給源	用法	産業
アミラーゼ 麦芽, カビ カビ 麦芽	コムギ粉添加物 パン焼き 培養液調製	製パン 製パン 醸造・蒸留 酒製造
カビ, 麦芽	インスタントペ ビーフード	食品
麦芽, カビ	培養液調製	工業用アル コール
細菌	デンプンコーテ ィング	製紙
カビ, 細菌 細菌	シロップ製造 低温溶解性洗た く用デンプン	食品 デンプン
カビ, 麦芽, 脾臓(?) 細菌, 麦芽, 脾臓 カビ 細菌	消化促進 のり抜き グルコース製造 パン類の堅化防 止	薬品 繊維 食品 製パン
プロテアーゼ カビ 脾臓 脾臓	パン焼き 酸化臭防止 タンパク質加水 分解	製パン 酪農品 食品
細菌	しみ抜き	ドライクリ ーニング
脾臓, 細菌 パパイン, 細菌 脾臓, ベブシン, パパイン パパイン, ベブシン レンニン トリブシン, ストレブト キナーゼ, ストレブト ドルナーゼ	皮なめし 食肉柔化 消化促進 安定化 チーズ 創傷壊死(?)組織 除去	皮革 食肉 薬品 ビール 酪農品 薬品
細菌, 脾臓 細菌 パパイン, プロメライン インペルターゼ 酵母	のり抜き 洗たく 抗炎症	繊維 洗剤 薬品
グルコースオキシダーゼ(+ カタラーゼ) カビ	ソフトセンター キャンデー類	キャンデー
グルコースオキシダーゼ(+ ペルオキシダーゼ) カビ ペクチナーゼ カビ	グルコース除去, 酸素除去	食品
リバーゼ カビ, 脾臓 ラクターゼ 酵母, カビ セルラーゼ カビ	糖尿病用試験紙 果汁清澄化 消化促進 ラクトース除去 消化促進	薬品 ワイン, 果 汁 酪農品 薬品

質を加える必要がある。例えば、ある種のペクチナーゼを生成させるためには、培地にペクチン化合物を加えなければならない。

酵素系の種類によって異なるが、最大酵素生成は18時間から7日間の発酵で得られる。また、発酵中の雑菌汚染を防ぎ、純粋培養を維持するために、できる限りの予防策をとる必要がある。

工業的に製造される酵素の大部分は、培地中に分泌される(加水分解酵素)。ごく一部のものは、例えはグルコースオキシダーゼ、カタラーゼ、インペルターゼなどは、細胞内にとどまるので、細胞の自己融解や機械的な破壊によって取出さなければならない。

枯草菌*Bacillus subtilis*による細胞性アミラーゼおよびプロテアーゼの生産は、液内発酵の典型的な例である。デンプンあるいは糖のほか、コーンスティーブリカー、タンパク質性物質、無機塩などからなる培地を用いて、活性な通気のもとで、36~48時間、34~37°Cで発酵が行われる。酵素は培地から直接回収される。アミラーゼとプロテアーゼの比率は、培地と培養条件によって変る。同様の方法が、コウジカビ*Aspergillus oryzae*によるアミ

ラーゼおよびプロテアーゼの生産にもいかか用いられている。

半固体培養による生産 この方法は、伝統的にコウジカビによるアミラーゼとプロテアーゼの生産に用いられてきたが、今日の大勢ははるかに液内培養法を用いる方向に傾いている。

培地の主成分はコムギのふすまで、そのほか、生産される酵素系によっては炭水化物、タンパク質、無機物、緩衝物質などが付加えられる。これらの混合物に水で湿気を与え、蒸気滅菌を行い、選び抜いた微生物菌株の純粋培養菌体を接種する。

湿らせたふすまは、浅い箱に薄く層状に入るか、あるいははゆっくり回転する水平ドラムに入れて培養する。冷却し、かつ湿気を与えた空気をふすま上に循環させ、適温を維持する。通常コウジカビによるアミラーゼおよびプロテアーゼの生産は、30°C前後の温度で行われる。また、適当な湿度を維持するために、時々水を材料上に噴霧する必要がある。pHは培地中に含まれる緩衝液によるか、噴霧水に酸やアルカリを加えることによって調節される。コウジカビでは、24~48時間で適当な酵素レベルに達する。他の系では、7日間以内の培養が必要である。酵素系はカビのよく繁殖したふすまから水抽出される。その後の酵素回収は、液内発酵法で行われているのと同様の方法で行われる。

酵素の回収と規格化 細胞の破片や不溶性のろみ成分は、遠心分離もしくはろ過によって除去される。通常、ケイソウ土がろ過を助けるために用いられる。緩衝液と安定剤を加えたのち、ろ液は低温真空蒸発かん中で濃縮される。得られた濃縮物は規格化され、そのままの形で市販される。繊物ののり抜き用の細菌アミラーゼは、このような製品の例である。

高純度の乾燥酵素が望まれる場合、酵素はろ液から沈殿操作によって回収される。通常硫酸アンモニウムなどの塩類や、メタノール、イソプロパノールなどの溶剤が用いられる。さらに純粋な酵素が必要な場合には、吸着、透析、分画沈殿、晶析などの方法も用いられる。どれくらい精製するかは、なにに用いるかによって決る。大部分の酵素は、天然に存在する混合物の形で市販される。この混合物中の少量成分は、使用する際にしばしば重要な役割を演じる。製品の純度を使用目的に合うように調整するために、不活性物質、例えは塩類、デンプン、コムギ粉などが加えられる。各製造ロットは、最終製品の活性が均一であることを保証するために検定されなければならない。

利 用 表2に2,3の代表的な酵素の利用法をまとめた。さらに新しい用法と新しい工業用酵素が開発されつつある。

[EDWARD J. BECKHORN]

コウゾ

[Paper mulberry] コウゾ*Broussonetia kazinoki* Sieb. はクワ科(Moraceae)の落葉低木で、高さ2~5mである。樹皮は黒色で、葉は有柄互生し、ゆがんだ卵形鋭頭、基部は円形ないし浅心形、細かい鋸歯(?)があり、表面は多少ざらつく。若木の葉は3~5浅裂する。春、若枝の下部に雄、上部に雌の花序が腋生(?)し、共に緑色の小花が球状に集り、長さ1cmの柄をもつ。じん皮繊維が和紙の原料となるため、多くの品種が畑の縁などに植えられている。本州、四国、九州、沖縄、朝鮮、台湾、中国大陆に自生する。類似のものにカジノキ*B. papyrifera* Vent., ツルコウゾ*B. kaempferi* Sieb. がある。カジノキは10mに達する小高木で、枝や葉裏に毛が多い。雌雄異株で、本州(東海地方以南)、四国、九州、沖縄、濟州島、台湾、中国大陆に自生し、また栽培もされる。日本での自生は、古く南方から渡來したものの野生化によるといふ。

コウゾの栽培品種は地方によって種々の呼び名がつけられており、四国、中国、九州地方の山ろくや畠地の周

コウゾウ *Broussonetia kazinoki* Sieb.

辺に多く植栽されている。茎のじん皮纖維は細長く、柔軟で、光沢があるため、和紙原料に適し、古くから奉書紙、障子紙、かさ紙などに使われている。コウゾウ皮を調製するには、落葉後の冬の間に根元から1年生枝を刈取り、束ねて蒸しがまに入れて蒸煮して皮をはぎ、これを日光にあてて乾燥させる。これは黒皮と呼ばれる。さらにこれを清水に浸して十分に吸水させたのち取出し、小刀などで表皮(外皮)を削り、さらに清水で洗浄して乾燥する。これは白皮と呼ばれ、製紙原料として用いられる。生産した枝条に対する生皮の収量は33%前後、黒皮にすると乾燥収量で17%，さらに白皮に仕上げると9%となる(いずれも平均値)。カジノキは、枝条の皮は黒色をしており「くろそ」といわれる。じん皮の纖維は短く、和紙原料としてはコウゾウよりも劣るが、かさ紙、ちょうちん紙、紙ひも原紙などに用いられ、またコウゾウの補助原料として奉書紙などに混用される。
[香山彌]

構造解析 こうぞうかいせき

[Structural analysis] 与えられた構造について、その応力とひずみを決定すること。すべての構造物は、その各成分が全面的な破壊の危険なしに荷重を支持するように設計されなければならない。構造物の安全性を確かめる方法の1つは、荷重によって生じる応力とひずみが、確立された設計基準によって許容される値より小さいことを確かめることである。このように、提案された新構造物の応力とひずみを決定することが、構造解析の基本的な目的となっている。
→応力とひずみ

一般に、解析は構造物の全体的な安全性の検討から始まる。すなわち、まず構造物がその支点に加える力を決定する。もし支点がこれらの力をもちこたえるのに適当であれば、今度は支点は等しいが反対方向の力を構造物に作用させる。

計算の結果、この反力が荷重(構造物、占有者、貯蔵物および車両の重量、風および地震による力)とつりあうことがわかれば、構造物は静的平衡状態にある。
→静力学

次の段階は、構造物の成分の内部力および応力度の決定である。そして最終的には、必要ならば、構造物全体および各成分の変形が計算される。これらの計算段階は、平衡の法則、最小仕事の原理、モーメント分配法、および仮想単位荷重法などの原理および式を用いて行われる。これらの法則や原理の多くは、構造物が荷重のもとで弾性的であること、すなわち応力がひずみに比例するという仮定に基づいている。
→構造物のたわみ

基本原理 平衡の法則は構造解析の基礎であり、応力とともに、桁、トラス、ラーメン、アーチ、その他の構造物の反力の計算に用いられる。例えば、Fig. 1の構造物には、同一平面の独立な力の系、あるいは荷重と反力が作用している。構造物が安定であるならば、これらの力はつりあわなければならない。
→慣性モーメント；力：力の分析

平衡状態にある場合には、構造物は次の3つの条件あるいは式を満たさなければならない。すなわち、(1)すべての力の水平成分の和はゼロである、(2)鉛直成分の和はゼロである、(3)平面に垂直な任意の軸のまわりのモーメントの和はゼロである。

3つの独立な方程式からは、3つの未知量が求められる。このように、平衡方程式は、反力、曲げモーメント、剪断(せんさん)力、したがって応力を計算するのに直接用いられる。これらの式が満足されれば、構造物は静定であるという。Fig. 1aは、そのような構造物の例であり、3つの未知量、すなわち、左端での反力の鉛直成分および水平成分と右端での鉛直反力が存在する。

Fig. 1bの構造物には水平荷重につりあうための水平反力がなく、またFig. 1cのものにはつりあうための支点がないため平衡の式を満足しない。これらは不安定である。

構造解析のもう1つの基礎的な道具は、重ね合せの原理である。すなわち、一群の荷重によって生じた全モーメント、剪断力、応力およびひずみは、これらの荷重の組合せによって、材料に弹性範囲以上の応力が生じなければ、個々の荷重の効果の和に等しいという原理である。

不静定構造物 反力の成分の数が、つりあいの成立しているときに荷重と反力が満たすべき独立な方程式の数より多い場合、その構造物は不静定であるという。例えば、Fig. 2aの剛なラーメンの柱が、その基礎dおよびeで固定されているとすれば、Fig. 2bに示すように6個の反力の成分がある。この構造物は3次不静定であり、6個の未知量に対し、つりあい式は3個である。

不静定構造物の解析には近似法が用いられる。これらの方法は、厳密な解析と、たわみのあるしない定規で作られた模型試験の結果とに基づいている。これらの研究の結果、基礎における回転が許されていない剛なラーメンにおいては、Fig. 2cに示すように、部材の中点付近のどこかで曲率が変わることがわかった。これらの点では、曲げモーメントはゼロである。したがって、これらの変曲点はピン継手と等価である。

Fig. 2に示すように、ラーメンの柱および桁にこれらの位置が仮定され、さらに柱に働く剪断力がおのおの横方向力の半分に等しいとすれば、反力は平衡方程式から求めることができる。同じような近似法(次に述べるように)が、建築物の骨組に働く風力を評価するのに用いられている(Fig. 3)。

[近似法] 多層ラーメンにおける風の応力を計算する円形法では、柱と桁の中点に変曲点が存在し、内部の柱は外部の柱の2倍の剪断力を受けると仮定する。その結果、構造物は静定になる。

片持梁(せんじょう)法でも、柱および桁の中点に変曲点が存在すると仮定する。さらに、柱の単位直応力は、ラーメンの重心から柱までの距離に比例して変化すると仮定す

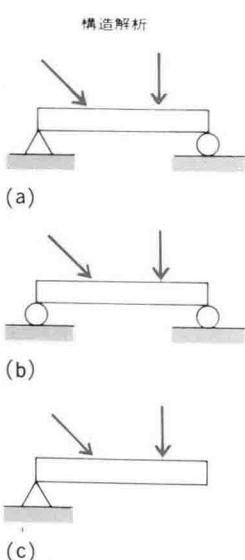


Fig. 1 (a) 安定構造物、(b, c) 不安定構造物。△は固定支点、○は移動支点を示す。

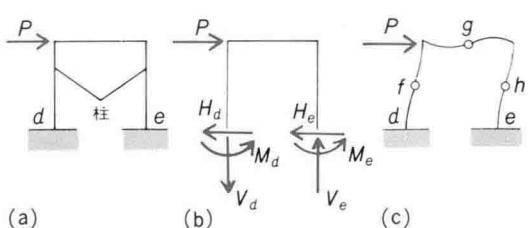


Fig. 2 (a) 不静定構造物、(b) H_d および H_e は d および e の点での P に対する水平反力、 V_d および V_e は鉛直反力、 M_d および M_e はモーメントである。(c) 変曲点は f, g および h である。

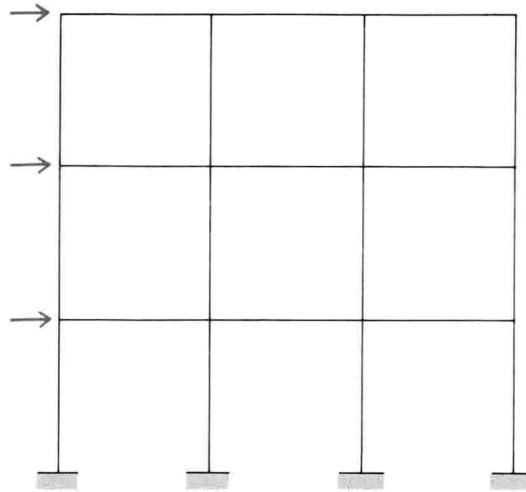


Fig. 3 風による応力(矢印で示されている)の近似評価法を示す建築物ラーメンの図式表示

る。この場合も静定構造物になる。

多層ラーメンに働く水平荷重の効果を見いだすために、部材の剛度を考慮に入れた近似解法がいくつか提案されている。すなわち、ウィットマーK%法、ファクタ一法、C法である。

多くの高層ビルのラーメンは、利用できる厳密な方法が、めんどうで時間のかかる、カスティリヤーノの理論(Castiglione's theorem)と最小仕事法だけであったころは、門形法と片持梁法を用いて設計された。現在では、新しい厳密な方法(たわみ角法およびモーメント分配法)ができ、しかも計算機が利用できるようになったため、近似法はすたれてきた。

カスティリヤーノの理論は、連続桁やFig. 3に示した型式のラーメンに応用できる。この理論は、次のようなものである。すなわち、任意の力(またはモーメント)に関するひずみエネルギーの第1次微係数は、力(またはモーメント)が働いた点のその作用方向の変位(またはモーメント)に等しい。

この理論は、以下に述べる最小仕事の原理と密接に関係している。すなわち、荷重を受けている不静定構造物においては、全内部仕事量は平衡状態のときに最小になるのである。例えば、Fig. 2の場合に、構造物が右側の柱の基礎で固定されると仮定すると、未知の反力は H_d 、 V_d および M_d である。構造物における全仕事量は、これらの反力と作用力 P で表現される。3つの余分な反力(すなわち未知量)に関する偏微分をゼロとおいて得られる3つの式は、未知量の値を決定する。

Fig. 3の型式の非対称ラーメンの場合は、1層当たり9個の未知量がある。すなわち、27次不静定である。この解を最小仕事の原理を用いて解くのはきわめてめんどうである。

直応力およびモーメントに対する仕事量の式を立てる場合には、それぞれ式(1)および(2)の関係を用いる。ここで W は仕事量、 S は部材の直応力、 L は部材の長さ、 A はその断面積、 E は弾性係数、 M は x で表された作用力および未知反力によるモーメント、 I は慣性モーメントである。

$$W = \frac{S^2 L}{2AE} \quad (1)$$

$$W = \frac{M^2 dx}{2EI} \quad (2)$$

たいていのラーメンでは、直応力による仕事量は小さく、無視してよい。

【たわみ角法】この方法は、式(3)に基づいている。

$$M_{ab} = \frac{2EI}{L} (2\theta_a + \theta_b - 3R) \pm M_{F_{ab}} \quad (3)$$

ここで、 M_{ab} は部材 ab の a 端でのモーメント、 E は材料の弾性係数、 I は部材 ab の断面の慣性モーメント、 L は部材 ab の長さ、 θ_a は ab の a 端の節点回転角(rad)、 θ_b は b 端の節点回転角(rad)、 R は a に対する b の移動量を L で割った部材回転角(rad)、そして $M_{F_{ab}}$ は部材 ab がこの部材に加わる実際の横方向力を支持する固定軸としたときの a での固定端モーメントである。

Fig. 4において θ_a 、 θ_e および R (点 c および f に相対的な de の水平移動量を ef の長さで割ったもの)がわかっていると、部材の端でモーメントを書くことができる。式(4)は、これらの値を決めるために書いたFig. 4bに対する3つのたわみ角式である。式(4)を解いて、未知量を求める。

$$M_{dc} - M_{de} = 0 \quad (4)$$

$$M_{ed} - M_{ef} = 0$$

$$M_{cd} + M_{dc} + M_{ed} + M_{fe} + P_1 L_{ca} = 0$$

Fig. 3に示したようなラーメンにおける力および応力を求めるには、15の連立式を解かねばならない。未知量は、12の節点での回転角と各層の柱の剪断力から求められる R 項である。

【3連モーメント法】3連モーメント法によれば、1径間以上にわたって連続な桁の解析ができる。このような桁は、反力を決定するのに平衡方程式の数が十分でないため不静定である。またこのような桁は、支点で曲げモーメントを受けるので、単純支持桁とは異なる。

3連モーメントの式は、3つの隣合う支点(1つまたは2つが固定端の場合もある)上でのモーメントの関係を表す。式は、中間の支点上で隣合う2つの径間のたわみ角が等しいとおいて導かれる。たわみ角は、たわみ角式を用い、支点でのモーメントと径間上の荷重の項で表現する。未知量の数だけ3連モーメント式を用いる。

【モーメント分配法】連続桁およびラーメンに対するモーメント分配法は、Fig. 5aの構造物のモーメントが、Fig. 5b, cに示されたモーメントを加えることによって決定できるという事実に基づいている。Fig. 5bでは、 de は固定端モーメント $M_{F_{de}}$ が作用している固定軸とみなされる。Fig. 5cでは、節点 d でのモーメントに対して、4つの部材が d において、その剛度(すなわち、各部材の I/L)に比例して抵抗する。また、各部材の反対側の端では、各部材が等断面の場合には、 d でのモーメントの半分に等しいモーメントが生じるとする。

モーメント分配法によって連続桁あるいはラーメンの解析を行う場合には、各節点での部材はFig. 5aに示した型式の固定端ラーメンとして考え、モーメントを上述したように分配する。このような分配によって、1つの近似解が求められる。解析は、1つの節点から次の節点へと続く。例えば、Fig. 6の連続桁の場合は、中央支点から分配をはじめて、両側の支点へと移っていき、さらにこの方法を繰返す。補正量はサイクルごとに小さくなっていく。

Fig. 2あるいはFig. 3に示すように、部材の一端が他端に対して相対的に移動し得る場合は、節点変位が生じ

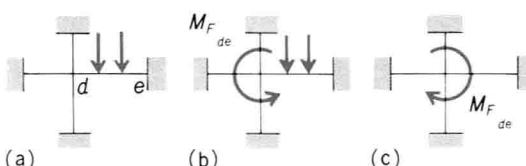


Fig. 5 (a-c)連続桁およびラーメンに対するモーメント分配法の説明

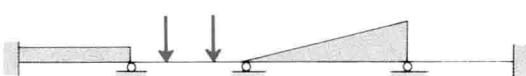


Fig. 6 連続桁におけるモーメント分配

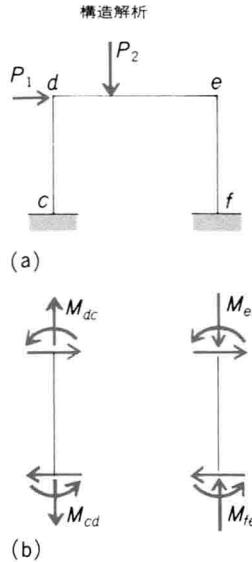


Fig. 4 (a, b)構造物の部材端におけるモーメント

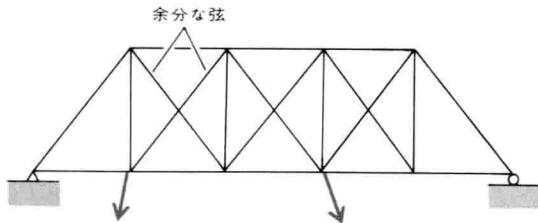


Fig. 7 不静定トラスの余分な弦

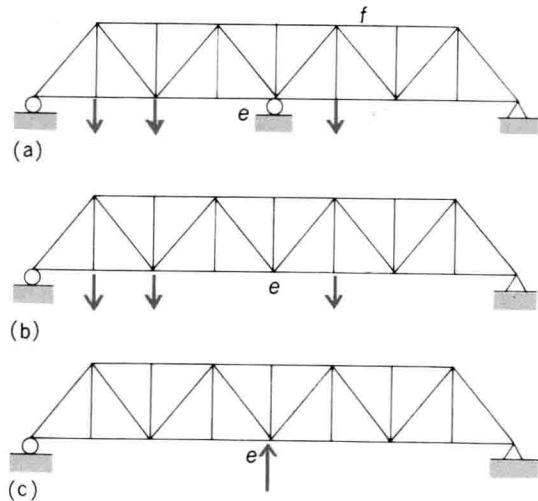


Fig. 8 (a~c)不静定トラスのたわみ計算

る。このために解は複雑になるが、取扱は可能である。節点変位から生じるモーメントを決定するために、式を水平剪断力の形で書くこともできるし、収束近似を用いることもできる。

〔不静定トラス〕 トラスでも不静定のものがある。トラスにも、余分な弦、すなわち静定構造物として必要な数以上の弦を有するものがある。例えば、Fig. 7のトラスの格間の2本の斜材は、引張りと圧縮の両方に耐える場合には余分な部材である。連続桁と同様に、トラスも余分な反力、例えばFig. 8aの任意の反力を有することがある(すなわち、弦fを取去ると静定構造物になる)。

不静定トラスは、最小仕事の方法を用いて解くことができる。あるいは、Fig. 8のようなトラスはたわみを計算する方法によっても解ける。e点のたわみを、Fig. 8bに示すように中央の支点を取去って計算し、次にFig. 8c

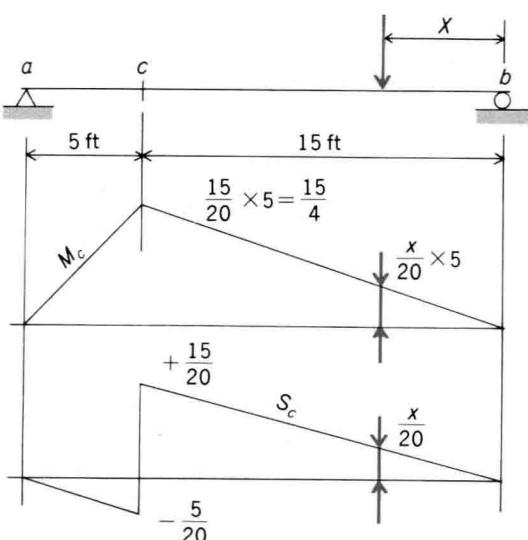
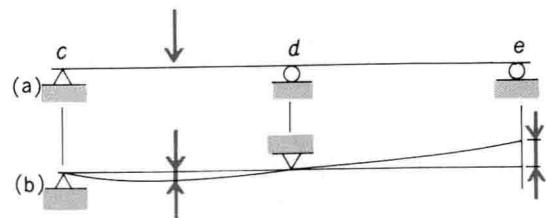
Fig. 9 点cの曲げモーメント M_c および点cのせん断力 S_c に対する影響線

Fig. 10 (a)連続桁、(b)影響線。

に示すように、eにおいて等しいが反対向きのたわみを生じさせる荷重を決定する。その結果生じる応力を加えれば、eでの変位がゼロであるFig. 8aのトラスの応力を等しくなる。

影響線 荷重が変化し、あるいは移動する場合の構造物の解析には、影響線が有効である。影響線は、反力、曲げモーメント、剪断力、たわみおよび応力のような必要な資料に対して描かれる。

桁の1点での曲げモーメントに対する影響線は、構造物上を単位荷重が移動した場合の、その点でのモーメントの変化を示す曲線である。例えば、Fig. 9の M_c はc点でのモーメントに対する影響線である。

位置xでの単位荷重は、Fig. 9に示したように、cにおいて $5x/20$ のモーメントを引き起す。荷重の作用点下にこの値が描かれている。xがゼロから15まで変化すると、c点のモーメントがゼロから $15/4$ まで変化する。また、荷重がc点からa点へ移動すると、モーメントは減少してゼロになる。この影響線は、集中荷重Pによるc点の最大モーメントは荷重がc点にあるときに生じ、その値は $15P/4$ に等しいことを示している。桁の中点に対しては、モーメント影響線の最大値は $L/4$ (Lは径間長)になる。

c点の剪断力に対する影響線(Fig. 9の S_c)は、最大の剪断力は単位荷重がc点の右側、すなわちc点によって桁を分割した場合の、長い方の側に置かれたときであることを示す。最大の剪断力は、一様荷重が桁の長い方の部分にのみ置かれたときである。最高の剪断力影響線の値は、支点のすぐ近くの点に関して生じる。この値は1であり、剪断力は荷重に等しい。

Fig. 8のような不静定構造物を移動荷重に対して解析しなければならない場合は、e点の反力に対する影響線を描かなければならない。この曲線の図示は、適当な縮尺でたわみ曲線を描けば、それが影響線になるということを利用すれば簡単である。Fig. 8のトラスで、e点での支点を取去った場合に、e点の荷重によるたわみ曲線が、縮尺は違うが、e点の反力の影響線になる。

模型解析 たわみ曲線と影響線の間の関係から、模型を用いて応力解析ができる。Fig. 10aのcdeのような連続桁の反力は、しない定規を用いて影響線を描くことによって決定される。例えば、Fig. 10bに示すように、しない定規をe点で単位長さだけ強制的に変位させた場合に、c点とd点でたわみを許さないとすると、得られる曲線はe点の反力の影響線となる。同様に、Fig. 2のラーメンにおいて、e点で変位を許さずに、d点に単位の水平変位(d点での鉛直変位および回転を許さずに)を与えれば、変形したラーメンは、d点の剪断力 H_d に対する影響線となる。ここで、その値は各部材の位置から垂直に読むものとする。同様に、軸応力 V_d およびモーメント M_d に対する影響線も描ける。

ベッグスの模型解析法では、模型(たいていはセルロイドでできている)の1つの切断面で、微小な変位あるいは回転を与えるゲージを用いる。模型にセットされた標的点で、変位を顕微鏡で測定する。標的点の変位と切断面での変位との比は、切断面での反力と標的点での荷重との比と同じである。模型は、必ずしも一様な部材からできていなくともよく、先が細くなっていても、太くなっていても、あるいは曲っていてもかまわない。

相似則は、模型と実際の構造物との間で、長さ、横断方向の寸法および弾性係数が異なることによって生じる効果を処理するものである。これらの相違は、剪断力および直応力に対する影響線を変えることはないが、モーメントに対する影響線は、実際の構造物の長さと模型の対応する長さとの比をかける必要がある。

[HARRY L. BOWMAN/WALDO G. BOWMAN]

構造岩石学 こうぞうがんせきがく

[Structural petrology] 岩石の構造を研究対象とする分野。岩石学の主流を占める純粋な化学的および鉱物学的研究とは別種のものである。この語は、初め、岩石構造解析(岩石ファブリック解析)と同義に用いられたが、現在では、顕微鏡的な構造と組織の解析に限って用いられることがある。→岩石構造解析；記載岩石学

[JOHN M. CHRISTIE]

構造材料 こうぞうざいりょう

[Structural materials] 外力に対して耐えることができるよう、構造物の骨組の設計において考慮される建設材料。装飾、遮蔽(ふさぎ)、あるいは構造以外の目的に用いられる材料は含めない。

粘土製品 主要な粘土製品は、れんがのような中のつまつた石工部品と、粘土タイル(clay tile)あるいはテラコッタ(terracotta)のような中空石工部品である。

れんがは、すべての人工的な建築材料の中で最も古いものであり、化粧れんが、普通れんが、および施ゆうれんが(glazed brick)にわけられる。化粧れんがは壁の外側に用いられ、色、きめ、および機械的仕上げが種々に変化している。普通れんがはれんが窯からの製品で、基本的には、表面材料には無関係にその背後の助成材料として用いられ、壁に必要な厚さを与え、構造物としての強度をもたせる。施ゆうれんがは、主として、美観、掃除の容易さ、および衛生を考えなければならないような内部用として用いられる。→れんが

構造用粘土タイルは、内部にセル(cell)と呼ばれる空間のある焼成粘土上の石工部品であり、その強度、軽さ、遮断性、および耐火性から広く用いられている。目的に応じた種々の大きさのものがある。→タイル

荷重を支持するタイルは、それ自身の重量のほかに、例えば床や屋根などのタイルと一緒にになっている荷重を支持する壁に用いられる。間仕切壁用、壁下地用、および鋼桁や柱の耐火用に作られるタイルは、荷重を支持しないタイルとして区別される。床構造のためには特別のタイルが製造されており、あるものは鉄筋コンクリートの根太と、またあるものはフラット・アーチ(flat-arch)や弓形アーチ構造の鋼桁とともに用いられている。

建築用テラコッタは、装飾用に用いられる焼成粘土製品である。形は、焼きセッコウ型で手作業で作られるか、スティフ・マッド法(stiff-mud process)で機械的に作られる。→テラコッタ

建築用石材 一般に用いられている建築用石材は、石灰岩、砂岩、花崗岩(花崗岩)および大理石である。鋼およびコンクリートが出現するまでは、石は最も重要な建築材料であった。現代では、その美観、高貴さおよび耐久性から、主に装飾用材料として用いられている。→花崗岩；砂岩；石材；石灰岩；大理石

コンクリート コンクリートは、セメント、骨材および水の混合物であり、これらが適当に配合されれば、セメントの水和によって形を作り、硬化することの可能な塑性混合物ができる。→コンクリート；鉄筋コンクリート；プレストレストコンクリート

木材 木の細胞構造は、その基本的な特性に大いに関係し、一般的の構造材料の中では特異なものである。木材の強度は、細胞壁の厚さによるが、一般に、その引張強さは圧縮強さより大きい。強度と剛性の比は鋼やコン

クリートの強度と剛性の比よりもはるかに大きいから、木の床組の設計では変位に十分注意することが重要である。

木を製材した場合、広範な材料が提供され、ヤードランバー(yard lumber)、ファクトリー・ランバー(factory lumber)、および構造用ランバーと、用途に応じて分類される。特に材木(timber)と呼ばれるものは、その最小寸法が5 in以上の製材をいう。→木材(組織と識別)

積層構造ランバーは、木材の2つ以上の層を、すべての層の木理が部材の長さ方向に平行になるようにして接着することによって作られる。積層ランバーおよび合板は、いずれも、大幅に改良された製品を作るために、最新の接着技術を利用していている。積層化することの主要な利点は、大きな部材を作ることが容易なことと、部材の強度が大きくなることである。積層ランバーは、梁(はり)、柱、アーチリブ(arch rib)、弦材、その他の構造部材に用いられる。

合板も積層化されており、木の3つ以上の薄い層を、各層の木理が交互に直角と平行になるようにして接着したものである。

合板は、一般に、被覆材料や鉄筋コンクリート構造物の型枠(模型)材として用いられる。積層構造ランバーも合板も、節、割れ目、その他木材の欠点を最小にする利点があるが、それは、与えられた断面では1つ以上の層で上記の欠点が生じないようにするからである。→合板；木材(木質材料)；木材乾燥；木材物理

構造用金属 この種のもので重要なものは、構造用鋼、鍛鋼、アルミニウム合金、マグネシウム合金、および鋳鉄、鍛鉄である。→アルミニウム；鋼；構造用鋼；鍛鉄；マグネシウム合金；鍛鉄

鍛鋼は、大きな橋の端部下のロッカー支承に用いられる。シューおよび支承板は、普通炭素鋼を鍛造して作られるが、ローラはステンレス鋼を鍛造して作られることが多い。

アルミニウム合金は、強く、軽量で、腐食に強い。最もよく用いられるアルミニウム合金の強さは、構造用鋼と同程度である。しかし、アルミニウム合金の弾性係数は鋼の1/3しかなく、局所座屈の危険性がアルミニウムの圧縮部材の設計を決定するようである。また、変位を少なくし、材料の経済性を最大にするためには、橋に対する高さと径間の比の許容値を増加させなければならない。アルミニウム合金の重さは鋼の約35%であるから、長径間橋ではかなり重量を減らすことができる。同様な重量の減少は、跳開橋および昇開橋の機械類、つまりおもり、および塔についてもいえる。

マグネシウム合金は、鋳型、圧延板および鍛造品として作られる。主な利用の対象は、航空機、トラック車体、および可搬足場である。マグネシウム合金の重さは、鋼が8.0 g/cm³であるのに対し、約1.8 g/cm³である。

灰色鍛鉄(gray cast iron)は、柱、柱基礎、支持板、階段踏板、および欄干の構造材料として用いられる。鍛鉄は、構造用の用途はほとんどない。

鍛鉄は、腐食に強いので広く用いられる。すなわち、橋を保護するためのblast plates(blast plates)、道床を支持するための剛床版、およびダムの除塵(除塵)格子に用いられる。

複合材料 複合材料は、それぞれに明確な性質をもっている2つの材料を組合せたものである。強度とかその他の望ましい特性の面が、それぞれの材料だけの場合よりも良好となるか、あるいはまったく異なるものになる。この考えから、工業上の用途に重要な変化を引き起す、新しい領域の材料の製造が発展している。複合材料は、これまでにもアメリカの海軍、空軍、および宇宙船やその構造物の設計に重要な貢献をしている。

最もよく知られている複合材料は、フィラメントあるいはファイバーグラスの織布を、ポリエチレンあるいはエポキシ樹脂のベースに埋込んで作られる。その結果得られる材料、すなわちファイバーグラス強化プラスチック

ク(fiber glass reinforced plastics FRP)は、強度も剛性もそれぞれの成分とはまったく異なる性質をもっている。グラスファイバーに作用する荷重の方向の関係で、FRPは木と極めてよく似ている。ほかの複合材料として、黒鉛、ホウ素あるいはタンクスチーンのファイバーを、樹脂および金属の母体に用いて作られたものがある。

FRPは、橋構造物に必要な剛性がない。黒鉛およびホウ素のフィラメントは、剛性-重量比の高い材料を提供するが、どんな場合にも、複合材料は一般的な荷重を支持する構造物には用いられない。どんな複合材料においても、短いフィラメントで用いられても、樹脂その他の母体で荷重を伝達するようにして、もろいフィラメントの強度を利用するようしている。適当な母体の中で単結晶のひげを成長させる方法で、新しい実験的複合材料が開発されている。その1つが、ニオブ母体中で成長するニオブ・カーバイドひげで、1,500°Cを越えても高強度をもっている。→高分子複合体；黒鉛；サーメット

[CHARLES M. ANTONI]

紅藻植物 こうそうしょくぶつ

[Rhodophyta] あまり大きくなない植物の1門で、紅藻(red algae)とも呼ばれる。約2,500種を含むが、そのうちのほとんどは海産で、淡水産はわずか約50種類にすぎない。温帯から亜熱帯地方に特に多く分布し、水のきれいな海では約200 mも深いところに生育する。大多数の種類は、岩またはその他のかたい基物の上に生育する。しかし、他の藻類に着生、内生、または部分的に寄生する種類もたくさんある。この仲間の植物体の構造と外形には、幅広い変異がみられる。生体または乾燥標本がとても美しいものもいくつかある。

経済的重要性 紅藻類は広く利用されている。アサクサノリ類*Porphyra*は東洋ではたいへん貴重なもので、特に日本では静かな入江や干がたで広く栽培されている。天日で干した製品を食料とする。アイリッシュ・モス、またはカラゲーンと呼ばれるツノマタの1種、コンドルス・クリスピス*Chondrus crispus*は、北大西洋の沿岸である程度採取される(Fig. 1)。この種類から得られるゼラチン状の物質カラゲニン(carrageenin)は、食後の葉子ブランマンジュ(blancmange)などをつくるとき、乳化作用剤や安定剤として使用される。ダルスと呼ばれるロディメニア・パルマータ*Rhodymenia palmata*は食料と調味料に使われる。紅藻類を原料とする製品の中で最も重要なものの1つに寒天がある。寒天はテングサ属*Gelidium*のいろいろな種類や、他の紅藻類から得られるもので、緩下剤として、また菌類や細菌類の培養基の原料として、医学上広く用いられている。紅藻類はまた、石灰藻を含むが、この仲間はサンゴ礁の形成に重要な役目を果している。→アサクサノリ；テングサ

色素 フィコエリトリリンは普通、クロロフィルとカロチノイドの表面をおおいかくして植物体を赤色にしてしまうほどたくさん存在する。ときにフィコシアニンもあるが、この色素は、植物体を青色からほとんど黒色にしてしまう。紅藻類の体色が変化に富むのは、これらの色素の量がいろいろと違うからである。生育地と体色には密接な関係がある。深所に生育して、干潮時でも空中に露出することのない海産の種類は、極めて特徴的なピンク色または鮮紅色を呈する。これに対して、潮間帯の上部や淡水中に生育する仲間は、特徴的な紅藻類の色でなく、オリーブ色、かっ色、暗緑色、または青色から黒色にいたるいろいろな色合がある。一般に紅藻類は、他の藻類よりも深所に生育するものが多い。これは、深所に透過してくる青色の光線を他の植物よりも効果的に光合成に利用できるためであると考えられている。この色素は色素体内に存在する。色素体は大きくて、各細胞内に1個ずつあるが、または小さくてたくさんあるのである。光合成産物の余剰分は、その一般的性質がグリコ-

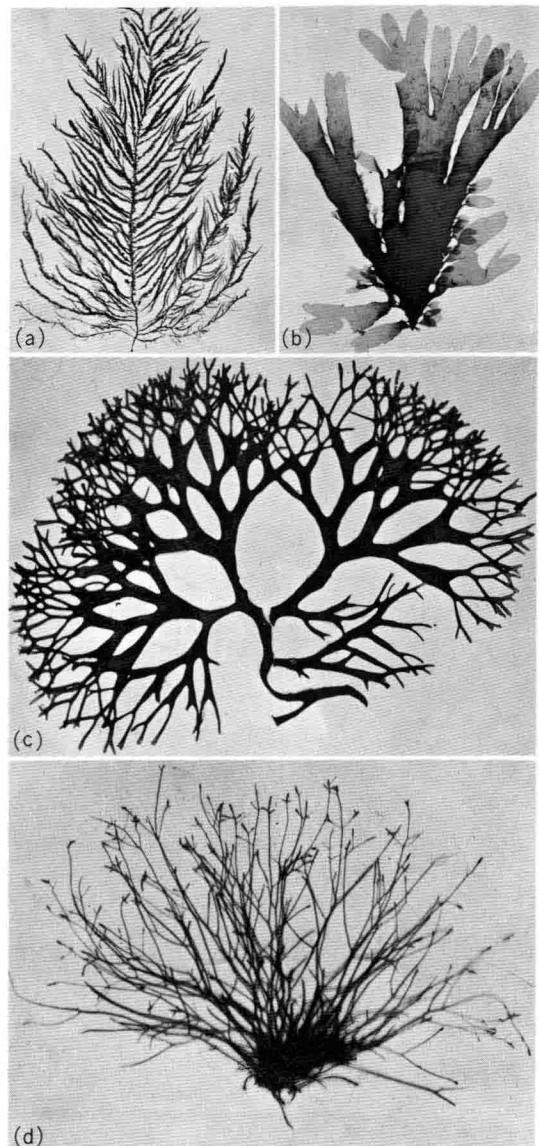


Fig. 1 紅藻植物の代表的な仲間 (a)ダシシア *Dasya* の1種、繊細な体である。(b)ダルス *Rhodymenia palmata*。薄い広がりをもった体である。(c)ツノマタの1種属、コンドルス・クリスピス *Chondrus crispus*。アイリッシュ・モスとも呼ばれる。(d)テングサ *Gelidium* の1種、寒天原料として知られる。(College Botany, Holt, 1954)

ゲンに似た紅藻デンプンと呼ばれる炭水化物として貯蔵される。紅藻デンプンはヨードヨードカリ液で処理すると、赤ブドウ酒色に染まる性質がある。

生殖 この仲間の生殖器官の構造は、他の藻類とは非常に違っているので、特別の用語がそれらの器官について使われている。生殖細胞には鞭毛(鞭)がない。他の藻類の生卵器に相当する雌性生殖器官は、造果器(car-pogonium)と呼ばれ、基部にふくらみをもっている。造果器は1個の卵と受精毛という細長い突起をもっている。機能の上で、他の植物の造精器に相当する精子器は単細胞構造で、精子と呼ばれる1個の不動性の精細胞を放出する。放出された裸の精細胞すなわち精子は、遊泳能力がないので、波によって運ばれて移動する。精子がうまく受精毛にくっつくと、両者の接触した部分の膜は破けて、精子の核は受精毛に入り込み、造果器へさがり、そこで造果器の核と合体する。ウミゾウメン属*Nemalion*では、受精の結果できた接合子は雌性配偶体の中にそのままの位置でとどまり、のちに核分裂と細胞分裂を行って、果胞子(carpospore)と呼ばれる無性胞子を形成する(Fig. 3)。イトグサ属*Polysiphonia*やカザシグサ属*Griffithsia*では、果胞子は受精後や複雑な発生経路を経て形成される(Fig. 2)。これらの植物では、それぞれの