昆虫糖受容器—受容器電位発現の機構

森 田 弘 道*

動物感覚器の受容細胞の中には、これ以上の感度は原理的にありえないといった最高感度の受容細胞が幾つも知られている。たとえば化学受容器のなかでも、カイコ雄蛾の嗅覚器がそれであって、この嗅覚細胞は雌蛾の発する種特異の性誘引物質のわずか1分子を検出するといわれている。これに比べると味覚の細胞はしごく平凡であって、たいていは刺激物質の1,000分の1M から10M くらいの濃度範囲に反応するにすぎない。しかしこの平凡さが実は重要なのであって、高感度な受容細胞における特別な増幅作用のようなものは、味覚細胞の場合は無視できると考えられる。事実、刺激の開始から受容細胞の反応の現われるまでの潜時をみても、以下述べるような昆虫の接触化学受容器では、光受容器に比しはるかに短い。刺激の到達で光より速いものはないことを考えると、この潜時の短いことは重要である。つまり光受容器の場合、光感物質分子の光励起から幾つもの化学反応のステップを踏んだあとに初めて細胞の反応が現われてくることを示唆している。逆に接触化学受容器では、おそらく刺激分子が受容細胞の膜に到達して膜と反応すると同時に細胞の興奮が起こると考えてよさそうである。

接触化学受容器のなかでも昆虫のものは特別に単純にできている。周知のように脊椎動物の味覚神経線維は2個以上の味細胞に分枝を送り、単一神経線維のインパルス記録して反応性を調べてみると、食塩にも酸にもといったように2種以上の質的に異なった刺激に応ずることはざらである。これに反し昆虫の化学受容細胞は第一次感覚細胞であって、受容細胞自身その求心側が神経線維に分化しているので、常に単一の受容細胞の反応を調べることができる。しかも昆虫の化

学感覚器は体表から毛状に突出しているので、受容細胞の反応を調べるのに非常に簡単な操作で足りるのである。

I. 受容器電位

受容細胞は刺激を受けて反応する。この反応にもいろいろあるが、我々が検出できる最初の反応が受容器電位である。この受容器電位によって、第一次感覚細胞ではインパルスが神経線維側で誘起され中枢神経系に向かって送り出され、第二次感覚細胞では伝達物質が放出されて神経細胞の後シナプス膜を二次的に刺激してインパルスを発生させる。我々が検出できる最初の反応が受容器電位であるを書いたが、実は受容細胞の受容器としての働きからすれば、この受容器電位が最終産物であって、受容器はいろいろな形の適刺激を受容器電位という電気変化に変える変換器として存在理由を主張しているのである。

細胞の電気現象に共通していえることは、我々が比較的容易に記録できる電気現象の生じている場所は、細胞表層のごく薄い膜に局限されていることである。またいかなる細胞でも、細胞内外のイオン組成は同じではなく、したがって細胞膜を境にして電位差をもっていて、我々はこれを膜電位とよんでいる。受容細胞も事情は同じと考えてまずまちがいはない。ただ他の細胞と違うところは、受容器膜とよばれるべき特別な膜構造を細胞膜の一部にもち、適刺激によってこの受容器膜構造に可逆的な変化が生じ、これが受容器電位となって現われるのだと考えられる。これらの事情を生理学者は図1のような等価回路で説明している(たとえば Martin, Rushton)^{10), 16)}。ここで ng , E_r と書かれた分路は受容器膜に相当する部分で、それぞれ受容器膜の電気伝導度と受容器膜の起電力を表わす。 G_t , E_o と書かれた分路は受容器膜以外の部分を一まとめにしたもので、 G_t はその電気伝導度、 E_o は受容器膜以外の

Insect sugar receptor—The mechanism of generation of the receptor potential;

* Hiromichi MORITA 九州大学理学部生物化学教室 (Department of Biology, Faculty of Science, Kyushu University, Fukuoka)

図 1. 受容器膜電位 (E_0) を与える受容細胞の電気的等価回路。左側は受容器膜の部分を表わし、 n が刺激の強さに従って増減する。右側はそれ以外の場所を一括して表わし、 E_∞ は受容器膜から十分に離れた場所の膜電位を表わす。 ng , G_t はそれぞれの電気伝導度。

場所の膜起電力を表わす。つまり刺激に応じて、いわば起電力 E_r 、その内部抵抗 $1/g$ の電池 (active spot) がいくつも受容器膜上に生成され则认为しているわけで、 n はその active spot の数に相当する。したがって回路中の値は n と受容器膜の膜電位 E_0 とを除いてみな一定であると考え。いま n の値が刺激に応じて変

化すれば E_0 の値も当然変化する。刺激 0 の場合に $n=0$ とし、刺激の強さが増すに従って n が増大していくと仮定して、 E_0 の変化量 $V(=E_0-E_\infty; n=0$ のときは $E_0=E_\infty$) を $V_m(=E_r-E_\infty; n=\infty$ のときの V の値) に対する相対値で表わしてみると

$$V/V_m = 1/(1+G_t/ng) \quad (1)$$

となり、これを図示すると図 2 のようになる。ただし横軸には ng/G_t を相数目盛りで取っている。一般に受容器の反応の大きさを刺激の強さの対数に対してプロットすれば、ほとんど必ず S 字状曲線が得られるのであって、もし S 字状になっていないとすれば、それは実験者が広範囲の刺激強度で実験しなかった証拠と考えてまづまちがいない。つまり図 1 の等価回路で n が刺激強度に比例すれば、受容器電位の相対値 V/V_m は刺激強度の対数を横軸にとって、図 2 と全く同じ形の曲線となるはずである。

ここで一つ問題なのは、細胞膜の整流現象は広く指摘されているところなので、 E_0 が 100mV 近くも変化した場合、 g , G_t が一定でありうるかということである。これについては君塚のすぐれた理論的研究があり、その結果を使って検討することが可能である。君塚によれば図 1 の G_t 側を流れる電流は定常状態で

図 2. (1) 式によって計算された受容器電位の相対値 (破線) と (4) 式によったもの (実線) との比較。

$$I_m = 4RTG_t F^{-1} \sinh[F(E_0 - E_\infty)/4RT] \quad (2)$$

同じく, ng 側を流れる電流は

$$-I_m = 2RTF^{-1}ng \sinh[F(E_0 - E_r)/2RT] \quad (3)$$

ここで, R , T , F はそれぞれ気体常数, 絶対温度, ファラデー常数を表す。これらの式で G_t , ng が不変としても細胞膜の整流作用を記述できることが証明される。さてこの二式から

$$\frac{2\sinh[F(E_0 - E_\infty)/4RT]/\sinh[F(E_r - E_0)/2RT]}{=ng/G_t} \quad (4)$$

が得られる。 $F(E_0 - E_\infty)$, $F(E_0 - E_r)$ がそれぞれ $4RT$, $2RT$ に比して十分小さいときは (2), (3) 式は

$$I_m \approx G_t(E_0 - E_\infty); I_m \approx ng(E_r - E_0)$$

となり, この両式から (1) 式と全く同じ式を導くことができる。ちなみに (4) 式で $E_\infty = 60\text{mV}$, $E_r = 0$ として V/V_m の値 (図2の破線) を計算してみると, 近似式による計算値との間には, 以下述べるわれわれの実験値の荒さからは, 問題になるほどの相異は全くないことがわかる。

E_r という受容器膜に固有な起電力があることは種々の受容器で実証されている。その実証の仕方は次のようにすればよい。細胞膜に定電流を通じて (current-clamp) E_0 の値をちょうど E_r の値と同じにしておけば, 刺激によって n の値がいかに変化しても G_t

の部分に新たに電流は流れず, したがって受容器電位は現われない。しかし $E_0 > E_r$, $E_0 < E_r$ であれば, G_t の部分にそれぞれ外向き, 内向きの電流が刺激によって新たに流れ, 細胞外の電位を基準に取ればそれぞれ正, 負の受容器電位が現われる。生ずる受容器電位がその点を界にして逆転するような E_0 の値が E_r の値であり, これは刺激強度によらず一定である。このことは筋の終板部やシナプスのアセチルコリン受容器^{6,2)} だとか, 光受容器などで確められているのである。

II 昆虫糖受容器

最近数年間, 我々の研究室ではハエ (主にセンチクバエ) の唇弁化学受容器 (口器にある唇弁に毛状に突出している感覚毛中の化学受容器) のうち, 特に糖受容器について集中的に研究を行なった。この感覚毛は大型のものでも長さ 500μ , 直径は基部の太い所でせいぜい 20μ , 先端近くではわずかに数 μ で, この中に4個の化学受容細胞が詰まっているのだから, とても細胞膜の電位を直接測ることはできない。しかし先端 0.5μ 以下の微小電極をこの感覚毛の中に挿入して, 細胞の活動電位を記録することはしごく簡単である。またこのような記録方法で受容器電位と活動電位の頻度が (定常状態で) 比例することも実験的に確かめられている。したがって受容器膜電位変化の相対値 V/V_∞ (V_∞ は後述 (7) 参照) は十分測ることができる。図3はこのようにして V/V_∞ 値を刺激強度 (蔗糖濃度) に対して描いたもので (濃度は対数目盛り), 単

図3. 単一糖受容器の蔗糖に対する反応。十分高い濃度に対する反応の大きさを基準にして相対値で表わしてある。曲線の形は図2の実線と全く同じである¹³⁾。

一の糖受容器における結果である。図3の実線のかたちは図2の実線と全く同じものであるが、実験値とかなりよい一致を示している。それでは、(1)式の n は蔗糖濃度に比例するのであろうか？もっと一般的にハエの糖受容器では n は糖の濃度に比例するといえるか？答ははっきりと否であって、ブドウ糖の例を図4に示す。図の目盛りは図3と全く同様であるが、曲線の傾斜は明らかに図2の曲線より急である。それでは糖濃度と n との関係はどうなっているのか？

図4. ブドウ糖に対する反応の相対値, 10例をまとめたもの。横軸は(10)式の c 。実験値(・)はいままで曲線より明らかに傾斜の急な曲線に乗る¹³⁾。

現在のところ active spot の数 n の定量法は全くない。実は g と E_r といった特性値を持つ spot それ自体仮説的存在である。したがって以下述べるころはどうしても仮説の域を出ないが、それにもかかわらず、かなり本質的に受容器の本性を突くことになると思われる。その理由は、現在までの多くの実験事実が図1に示されたモデルを支持するからである。

糖分子が糖受容器膜の状態を変えるにはなんらかのかたちで受容器膜に吸着されると考えられる。しかも糖受容器がかなり強い糖分子の構造特異性を示すことを考えれば、受容器膜上に糖分子と結合する特別な分子構造があると考えるべき。この分子構造を receptor site, S , とよぶことにしよう。糖分子を A とすれば

のような会合、解離の反応が行われるであろう。いま複合体 AS の数を n とすれば

$$n = s / (1 + K/a) \quad (6)$$

が得られる。ただし s は S の総数、 a は A の濃度、 K は(5)式の反応の解離常数である。 A の濃度が a と無限大である場合の V の値をそれぞれ V_a , V_∞ とすれば

$$V_a = V_m / (1 + G_t/sg + KG_t/asg), \quad (7a)$$

$$V_\infty = V_m / (1 + G_t/sg). \quad (7b)$$

したがって

$$V_a/V_\infty = 1 / [1 + KG_t/(sg + G_t)a] \quad (8)$$

を得る。(8)は

$$V_a/V_\infty = 1 / (1 + K_b/a) \quad (9)$$

$$K_b = KG_t/(sg + G_t) = \text{常数}$$

と書けることを注意しておこう。この式から明らかにように K_b は最大反応値の1/2の反応を引き起こすのに必要な刺激濃度であって、受容細胞と糖の種類によってきまる常数となる。

ブドウ糖、果糖のような単糖類による刺激では、唇弁糖受容器の反応は図4に示されるように(9)には従わない。この場合は下記のように考える。前と同じように糖分子を A , receptor site を S とし、単糖の2分子が1つの receptor site に結合してはじめて active spot となるとすれば、前と同じ記号を使って

$$V_a = V_m / (1 + G_t/sg + \alpha G_t/sgc + \alpha G_t/sgc^2) \quad (10a)$$

$$V_\infty = V_m / (1 + G_t/sg) \quad (10b)$$

を得る。ここで $\alpha \equiv K_1/K_2$, K_1 , K_2 はそれぞれ $A + S \rightleftharpoons AS$, $A + AS \rightleftharpoons A_2S$ の反応の解離常数であり、 $c \equiv a/K_1$ である。(10a), (10b)から

$$\begin{aligned} V_a/V_\infty &= 1 / \{1 + \alpha G_t/(sg + G_t)c + \alpha G_t/(sg + G_t)c^2\} \\ &= 1 / (1 + \alpha'/c + \alpha'/c^2) \end{aligned} \quad (11)$$

ただし、 $\alpha' = \alpha G_t/(sg + G_t)$ である。図4の実線は $\alpha' = 1.0$ としたときの計算値であり、ここでもかなりよい一致が実験値との間に見られる。

酵素反応その他、化学変化の速度は(6)の n に比例するものが多い。ここでもいままでと同じように相対値 n/s を考えると、 n の最大値は s だから、 n/s の値はやはり0から1までの値を取り、これを図示すると図5の実線となる。この曲線もまた図2, 3の曲線(実線)と形は全く一致する。ところが(8)の V_a/V_∞ をこの図の中に書き込むと破線のような曲線となる。つまり n/s の曲線を左側に $G_t/(sg + G_t)$ 倍だけ移動したものである。ということは昆虫糖受容器がまさに(6)を介して(8)のような受容器電位を発生

図 5. (8) によって得られる V_a/V_∞ の計算値 (破線) は (6) によって得られる n/s の計算値 (実線) よりも $G_t/(sg+G_t)$ だけ左に平行移動している。

しているとすれば, S の蔗糖に対する感度を $(sg+G_t)/G_t$ 倍だけ上げたことに相当する。たとえば sg と G_t が相等しければ, 感度の上昇は 2 倍にすぎないが, もし sg が G_t の 1,000 倍であれば, 感度の上昇は約 1,000 倍にもなるわけである。

単糖類の場合は

$$n/s = 1/(1 + \alpha/c + \alpha/c^2) \quad (12)$$

となり, α' と α との関係をみるとここでも矢張り V_a/V_∞ 曲線は n/s 曲線よりも $G_t/(sg+G_t)$ 倍だけ左に移動することがわかる。ただしこの場合はそれに加えて曲線の傾斜も急峻となる。

単糖類の結果を説明するために, 反応を生ずるためには単糖類分子 2 個が receptor site 1 個に結合するという 2:1-複合体説¹³⁾を考えた。これは二糖類分子が 1 個結合するのなら receptor site にはそれぞれの単糖類分子が結合する場所があるだろうという単純な推理と, 1:1-複合体説の次にもっとも簡単なモデルであるというそれだけの理由で, 実験結果を整理してみたろうまくいったというだけのことである。しかしこの 2:1-複合体説はその他の単糖類同志の間の干渉などの結果にも説明力をもっている。たとえばマンノースはそれ自身非常に弱い刺激効果しかもたず, 0.1M 濃度以下では全く糖受容器に反応を生じさせないが, この全く刺激効果がないと思われる低濃度でも果糖刺激¹³⁾の効果を著しく抑制し, ブドウ糖刺激には協力的に働く。つまりマンノースは 0.1M 以下の濃度では receptor sites のうちいくらかのものに 1 分子ずつ結合しているが, それだけでは刺激効果が表面に現わ

れないのだと考えられる。

III 常数 K_b

二糖類刺激の場合, 反応の大きさが (9) 式で表わされるということは

$$a/V_a = a/V_\infty + K_b/V_\infty \quad (13)$$

という Lineweaver-Burk と同型のプロットができるということであって (a に対して a/V_a をプロットすれば直線が得られる), K_b は直線の X -切片として直ちに求められる。したがって糖受容器に対する pH や温度の効果を調べるとき, K_b の変化を追跡したくなる。ことに Beidler¹⁾ の仮説のように反応の大きさが (5) の反応の AS の数に比例すると考えれば, K_b はそのまま解離常数となるのだから, receptor site と糖分子間の反応の熱力学的常数が次々と測定されることとなる。たとえば図 6 は白石・森田の K_b と pH との関係⁵⁾を図示したものであり, 酵素反応における Dixon¹⁷⁾説に従えば高 pH 域で正電荷を失うイオン化可能な基が少なくとも 5 個存在するということになる。また K_b に対する温度効果からは, この会合反応 ($A+S \rightarrow AS$) が 10~25°C の範囲で 20 Kcal/mole にも及ぶ強い吸熱反応だということにもなる (未発表)。

しかしこのような実験結果の解釈は慎重にしなければならぬ。(9) が実験式として満足すべきものであり, (1) が理論的にまた事実として仮りに正しいものとしても (8) で表現される内容は正しくないかも知れないのである。問題は n を与える式 (6) であって (9) を満足する n の式は他にいくらかでもあるから

図 6. センテニクバエ糖受容器の K_s , V_∞ に對する pH の効果. 中性領域の値 K_s^0 , V_∞^0 をそれぞれ基準に取り $K'_s = K_s/K_s^0$, $V'_\infty = V_\infty/V_\infty^0$ としてある¹⁷⁾. ただし $pK'_s = -\log K'_s$.

である.

森田・白石¹³⁾は基本的には Beidler 説¹⁾に立って (反応の大きさが複合体の数に比例するとして), 同一の受容器が示す最大反応値が糖の種類によって異なる事実を説明するために, Monod¹²⁾ らのアロステリックたんばくのモデルを用いた. すなわち receptor site はそれぞれ単糖類分子を 1 個ずつ結合させる 2 つの sub-units から出来ており, これらの receptor site 中では sub-units 間に強い協力現象が成立するとして, 最大反応値の糖の種類による相異を説明した. しかも各種の糖に対する反応—濃度曲線に対する説明力においても古典的な複合体説と同等以上であることを示した. この考え方をもっとも簡単な蔗糖刺激の場合について説明し, (1) に適用した結果を述べよう.

ここで [] は濃度または数を表わし, * は“活性化”された状態を表わす. したがって, L , K^* , K はそれぞれの反応における平衡常数である. “活性化”された site の数 $n = [S^*] + [AS^*]$ は

$$n = s / \{1 + L(1 + \beta\gamma) / (1 + \gamma)\} \quad (15)$$

で与えられる (ここで $\beta \equiv K^*/K$, $\gamma \equiv [A]/K^* = a/K^*$). 一般に $\gamma \gg 1$ が成立するので (15) は

$$n \approx s / \{1 + L(1 + \beta\gamma) / \gamma\} \quad (16)$$

と書ける. “活性化”された site が図 1 のモデルの active spot だと考えれば, (16) を (1) に代入して複合体説の (7) に相当する V_a , V_∞ が定まり

$$V_a/V_\infty = 1 / \{1 + LK^*G_t / (\beta LG_t + G_t + sg)a\} \quad (17)$$

が得られる. ここでは K_b の内容は

$$K_b = LK^*G_t / (\beta LG_t + G_t + sg) \quad (18)$$

で表わされることとなる.

ハエの唇弁糖受容器ではどちらかといえば (8) より (17) の方が確からしい. 第一に, (8) では V_∞ の糖による相異は g の相異以外に求められない. しかしわれわれの研究室では糖の種類が異なっても (V_∞ が異なる糖刺激でも) E_r は一定であることを示唆する結果を得ており, 膜電位の理論的研究によってわかるように g と E_r とは一般に独立とはいえないのである. これに対して (17) の方では n/s の最大値が糖の種類によって異なることが容易に了解できる. 第二に, K_b を平衡常数とすると receptor site と蔗糖分子との結合は相当強い吸熱反応と考えなければならぬ. つまり余程特殊の結合と考えなければならぬが, K_b の内容が (9) であってもこの事情は変わらない. それに反して (18) を見ると $S \rightarrow S^*$ の反応が吸熱反応であることは一向におかしくない.

ことのついでに (14) のモデルで S の安定度の目安として $S \rightarrow S^*$ の反応の自由エネルギー (ΔF^0) を唇弁糖受容器のデータから計算した結果を示しておく. 仮定の上に仮定を設けての計算ではあるが, 自発

性インパルスの頻度からおおよその見当がつくとなれば、このような計算をしておくことも必ずしも無駄ではないと思われる。糖の中で最大の V_m を与えるものは蔗糖であり、インパルス頻度でおおよそ 100/sec (r_∞) である。この時 $n=s$ と仮定する。一方無刺激の場合糖受容器は 25°C で自発性インパルス (r_0) は 0 と我々は考えているが、100 秒に 1 回より低頻度で出ていると見落しているかもしれない。この時 $n=n_0$ と置く。 V_m はインパルス頻度 r_0 に比例するから

$$1 \times 10^2 = r_\infty = k V_m = k V_m / (1 + G_t / s g), \quad (19)$$

$$1 \times 10^{-2} \geq r_0 = k V_0 = k V_m / (1 + G_t / n_0 g) \quad (20)$$

(20) を (19) で割って

$$1 \times 10^{-4} \geq r_0 / r_\infty = n_0 (s g + G_t) / s (n_0 g + G_t) \quad (21)$$

n_0 は s に比して十分小さいから $n_0/s = n_0/(s - n_0) = 1/L$ 。したがって

$$1 \times 10^{-4} \geq (1/L)(s g + G_t) / (n_0 g + G_t). \quad (22)$$

$(s g + G_t) / (n_0 g + G_t) > 1$ だから (22) は

$$1 \times 10^{-4} > 1/L$$

したがって

$$\begin{aligned} \Delta F^0 &= -RT \ln(1/L) > \\ &= -RT \ln(1 \times 10^{-4}) > 5.45 \text{ Kcal/mole, (25°C)} \end{aligned}$$

これだけのエネルギー障壁を越えるためには (14) の $A + S^* \rightarrow AS^*$ の ΔF^0 は相当大きな負の値をとる必要があり、実験値に合わせると約 -7 Kcal/mole (25°C) となる。

n/s を表わす式は (6) (16) 以外にいくらかでも考えられるだろう。Changeux, Hill⁸⁾ らは生体膜を二次元の結晶構造になぞらえて、結晶構造の相隣接する units 間に協力現象が存在するとして、いろいろな変数の変化に対して n/s がどのように変化するかを示した。ことに Changeux⁴⁾ らが取り上げているアセチルコリンに対する発電器官の細胞膜の反応は、いままで記述してきた化学受容器の反応と本質的には全く同一の問題である。この二次元結晶体として昆虫糖受容器膜を考えた場合、蔗糖刺激の結晶 (図 3) からは units (receptor sites) 同志は全く独立であり、したがってブドウ糖など単糖類での結果 (図 4) からは、この unit は 2 つの sub-units からなりその sub-units 間には強い協力現象が存在するということになる。ただ、膜電位を unit の“状態”に関係づけようとする限り (1) に

n の値を挿入する操作はぜひ必要であり、Changeux,³⁾ Hill⁸⁾ らの理論には (森田・白石¹³⁾ も例外ではないが) それが欠けている。

膜電位を膜上の何物かの“状態”と関係づける考え方と全く別な考え方が存在し、その例は Paton¹⁵⁾ の速度説に代表される。この説では膜電位変化は会合・解離の速度に比例する。定常状態では会合・解離の速度が等しくなるから、刺激物質による定常状態での最大反応値の相異は解離反応の速度定数の相異に帰せられる。この説の根底には刺激物質分子と受容分子との会合に共価してイオンの能動輸送が行なわれるという仮定があり、前出の Beidler¹⁾ 仮説で“反応の大きさが刺激分子-受容分子複合体の数に比例する”という主張を厳格に受けとるとすれば、ここでもイオンの能動輸送をその根底で仮定せざるをえなくなる。

昆虫糖受容器の実験結果をこの反応速度説で検討してみると、重要な一つの点でこの説はあてはまらないようである。それは温度効果で、もし反応速度に受容器電位が比例するのなら高温では受容器電位は著しく増大してよさそうなのに、事実は 10°C の上昇でせいぜい 10~20% の増大を示すに過ぎない。

最近カプトガニの腹眼 (ventral eye) で受容器電位はイオンの能動輸送によるものだ¹⁸⁾ と主張する報告がなされたが、これもどうやら図 1 の修正で説明できるようである。¹¹⁾

以上本稿では昆虫糖受容器電位をいろいろな仮説から検討してみた。記述された仮説のうちどれが不適格であるかという決定的判定法も確立されていないし、そのうちのあるものを特に確からしくする実験事実も集積されているわけではない。とくに単糖類刺激の場合、単一種の糖でも水溶液中では数種の異性体が共存することが知られており、そのうちのどれが刺激に有効なのかははっきりわかってはいない。これからの問題としては各種のグリコシドを合成して、単糖のどの構造が刺激に有効なのかをつきとめ、我々の呈出した 2sub-units 説を再検討しなければならない。またハエで化学受容器の分布と密接に関係している α -グルコシダーゼ⁷⁾ が糖受容物質であるか否かを決定することなどが考えられ、我々の研究室ですでに計画が進行中であるが、その結果を記述する機会もそのうち与えられることだろう。

文 献

- 1) L. M. Beidler; *J. Gen. Physiol.*, 38, 133 (1954)
- 2) H. M. Brown, R. Meech, H. Sakata, S. Hagiwara; *XXIV Intnt. Congr., Proc. Intnt. Union Physiol. Sci.*, 7, 63 (1968)
- 3) J. P. Changeux, J. Thiery, Y. Tung, C. Kittel; *Proc. N. A. S.*, 57, 335 (1967)
- 4) J. P. Changeux, T. Podleski, J. C. Meunier; *J. Gen. Physiol.*, 54, 225 (1969)
- 5) M. Dixon; *Biochem. J.*, 55, 161 (1953)
- 6) J. Dudel, S. W. Kuffler; *J. Physiol.*, 155, 543 (1961)
- 7) K. Hansen; *Verh. & Dtsch. Zool.*, 558 (1967)
- 8) T. L. Hill; *Proc. N. A. S.*, 58, 111 (1967)
- 9) H. Kimizuka; *J. Theor. Biol.*, 13, 145 (1966)
- 10) A. R. Martin; *J. Physiol.*, 130, 114 (1955)
- 11) R. Millecchia, A. Mauro; *J. Gen. Physiol.*, 54, 331 (1969)
- 12) J. Monod, J. Wyman, J. P. Changeux; *J. Mol. Biol.*, 12, 88 (1965)
- 13) H. Morita, A. Shiraishi; *J. Gen. Physiol.*, 52, 559 (1968)
- 14) H. Morita, S. Yamashita; *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ. Ser. E (Biol.)* 4, 83 (1966)
- 15) W. D. M. Paton; *Proc. Roy. Soc. London (B)* 154, 21 (1961)
- 16) W. A. H. Rushton; *J. Physiol.*, 148, 29 (1959)
- 17) A. Shiraishi, H. Morita; *J. Gen. Physiol.*, 53, 450 (1969)
- 18) T. G. Smith, W. K. Stell, J. E. Brown; *Science* 162, 454 (1968)

生物科学者待望の実験シリーズ

第12巻 (最終巻) 別巻

実験・技術編
続生物物理学講座

生物物理 実験ハンドブック

全12巻
日本生物物理学会編集

《編集担当 川出由巳・寺本英・和田昭允》

本別巻には本巻 (第1～11巻) にて、取り扱われた測定法に関連し、その後の新たなデータなどを補い、実用的に編集されたものである。すなわち生物物理学の関連分野全般にまたがるあらゆる必要項目と最新の測定結果のデータを各系統別にあますところなく網羅されている。巻末には総索引を付した。

価 3,800円

▶ 主 要 内 容 ◀

1. 基礎定数 2. 命名法 3. 動植物系統分類 4. アイソトープ 5. 分別 6. 溶媒と溶液
7. 分子構造 8. 光学的性質 9. 速度論的性質 10. 物理的測定 11. 核酸 12. 蛋白質
13. ウイルス・細菌 14. 遺伝 15. 培地 16. 細胞生物物理 17. 年表

発売元

丸善 東京
日本橋発 京都市左京区田中門前町
行 振替 京都 4624

吉岡書店