微生物の光感覚色素？

——バクテリオロドプシン——

志 知 均 Hitoshi SHICHI
Laboratory of Vision Research
National Eye Institute
National Institutes of Health

サンフランシスコ空港に着陸する直前、湾の沿岸を空から眺めると、赤い塩田の拡がりが見られる。この赤い色は、塩田から分離・同定された好塩菌 *Halobacterium halobium* が合成する bacterioruberine (炭素数 50 のカロチノイド) の色である。この好塩菌を高塩濃度の人工培地で培養後、低塩濃度の溶液中で細胞膜をばらばらに分離させ遠心分離すると、bacterioruberine を含む赤い膜片分画のほかに、赤紫色の膜片を含む分画が得られる。膜片の示す赤紫色は、膜蛋白に結合したレチナール (ビタミンAアルデヒド) による。この膜蛋白は、レチナール発色団を有し可逆的光分解する点が視感覚色素ロドプシン (rhodopsin) に類似しているので、発見者の Stoeckenius によってバクテリオロドプシン (bacteriorhodopsin) と命名された⁽¹⁾。

バクテリオロドプシンを含む赤紫色膜は、吸収した光エネルギーを利用してプロトンを膜の内側から外側へ移動 (translocation) させ、その結果生ずるプロトンの濃度勾配を ATP 合成に共駆させる。この反応はチトクロームなどの電子伝達系が一切関与せず、いわゆる光合成磷酸化反応 (photosynthetic phosphorylation) とは異なる。さらに、この反応は、ミトコンドリアやクロロプラストにおける ATP 生成機構として Mitchell⁽²⁾ により提唱された化学浸透機構 (chemiosmotic mechanism) の実験モデルとなりうる点でも注目されている。

この小文では、赤紫色膜およびバクテリオロドプシンについての知見をまとめ、酸化的磷酸化反応や生体膜構造の研究に携わる諸氏の批判の対象としたい。バクテリ

オロドプシンとロドプシンとの類似点、相違点についても触れるが、ロドプシンおよび網膜桿体外節膜についての詳細な記載は本稿の目的ではないので、総説⁽³⁾を参照していただきたい。

I 赤紫色膜の構造

Halobacterium halobium の変種株 R₁ を、25% NaCl を含むペプトン培地で 40°C において培養すると、生育が対数期の終期にかかるころに、赤紫色膜 (purple membrane, 以下 P-膜と略す) の急速な合成が認められる (図 1)。この段階の細胞を集め DNAase 処理後、透析により NaCl 濃度を下げて細胞をこわす。これを遠心

図 1 好塩菌の生育とP-膜合成との関係
●: 菌体, ○: P-膜

図 2 P-膜のX線回折フーリエ合成図と膜モデル

(50,000g) して得た粗 P-膜標品を、庶糖勾配 (0.5~1.5 M) 中で遠心 (200,000g) して精製する。こうして、10 l の培養液から 300~500mg の P-膜が得られる⁽¹⁾。

P-膜は75%の蛋白と25%の脂質より成り、レチナールを発色団とする赤紫色の色素蛋白 (バクテリオロドプシン) が膜の唯一の蛋白である。P-膜標品を低角X線回折で調べた結果⁽⁴⁾では、膜は電子密度の高い二重膜層から成り、膜層の中心から中心までの距離は約40Å離れている (図2)。膜層内で蛋白は34Å、脂質は15Åの厚さを占めると計算された。水に懸垂した膜標品 (unoriented) の示すX線回折環の大きさから、膜面は中心間距離を63Åとした六角形を敷き詰めた模様をしているらしいと想定された。これは、膜面の電子顕微鏡観察において、鋭角60°で交差する直線の亀裂が見られることから推定された。freeze-fracture (凍結させた膜を斜めに削ぎ膜内の層を露出させる)、あるいは freeze-etching (凍結膜を削ぎ氷を昇華させる) の技術により膜内構造を電子顕微鏡で調べると、膜層の外側の面 (外面) は円滑な表面の下にバクテリオロドプシンと考えられる粒子を含み、その下側の面 (内面) は粒子を含まないことがわかった。Stoeckenius⁽⁴⁾により発表された電子顕微鏡写真は、明瞭さに欠けるのでさらに詳細な検討を必要とするが、もし図2に示した膜モデルが正しいとすれば、バクテリオロドプシンは膜の内部に存在することになる。X線回折の結果も、このモデルと矛盾しない。すなわち、フーリエ合成図の中心対称部の電子密度は水の電子密度より高く、かなりの量の蛋白が二重膜層の中心部に存在していると考えられる。最近のX線解析の結果⁽⁵⁾

表 1 バクテリオロドプシンとロドプシンのアミノ酸組成の比較

	バクテリオロドプシン ^{a)}	ロドプシン ^{b)}
極性残基		
リジン	8	8
ヒスチジン	1	4
アルギニン	9	6
アスパラギン酸	16	19
グルタミン酸	17	25
スレオニン	18	25
セリン	14	15
チロシン	10	10
システイン	0	6
非極性残基		
グリシン	24	21
アラニン	28	25
ヴァリン	19	15
メチオニン	8	8
イソロイシン	12	10
ロイシン	30	20
フェニルアラニン	13	22
プロリン	11	16
トリプトファン	4	5

a) 文献 1). b) H.Shichi *et al.*: *J. Biol. Chem.*, 244, 529 (1969).

によれば、バクテリオロドプシンは膜を横切って存在し、大部分の脂質は膜の外側に局在しているらしい。

さて、このP-膜の構造を網膜桿体外節膜の構造と比較して、Worthington⁽⁶⁾は、X線回折の結果から、ロドプシンの core 部は外節円板膜の内側にかたよって存在し、core 部から伸びたペプチド鎖が膜を横切って膜の外側に露出したモデルを提出している。これら色素蛋白の存在様式の違いは、P-膜に比べ外節膜の流動性がきわめて高いことと関係があるのかもしれない。桿体外節膜の磷脂質、とくにフォスファチジルエタノールアミンとフォスファチジルコリンには炭素数22、不飽和結合6の脂肪酸 (docosahexaenoic acid) の含量が高く、膜はオリーブ油程度の流動性 (約1ポイズ) を示す。これに対し、P-膜は桿体外節膜の1/1000の流動性しか示さない。詳しい脂肪酸組成は発表されていないが、おそらく不飽和酸あるいはその誘導体の含量は少ないと予想される。

P-膜を0.1%ドデシル硫酸で抽出し、電気泳動で調べると、分子量約26,000のバクテリオロドプシンが唯一の蛋白として検出される。バクテリオロドプシン (P-膜標品) と精製したウシのロドプシンのアミノ酸組成を比較すると (表1)、両色素とも疎水性残基が全残基の60%前後を占めるが、バクテリオロドプシンにはシステイン (およびシスチン) が検出されない点特徴的である。

II 発色団の光化学

P-膜の吸収スペクトルは、280nm(蛋白)と560nm(レチナール発色団)に吸収極大がある(図3)。pH 8で表面活性剤を加え NaBH_4 で還元すると、330nmに吸収極大を示す物質が得られる。これがレチノール(ビタミンA)であることは、紫外吸収スペクトルのほかにCarr-Price反応、薄層クロマトグラフィー、質量分析などにより明らかにされた⁽¹⁾。

このようにして、バクテリオロドプシンの発色団はレチナールと同定されたが、どの異性体であるのかまだ確定していない。WolkenとNakagawa⁽⁶⁾はP-膜を暗所においてアセトン・メタノール(1:1, V/V)で抽出し、その抽出液からレチナールをエーテルに移して薄層クロマトグラフィーで精製した。この精製レチナールをウシ網膜桿体外節から分離したオプシン蛋白と反応させると、吸収極大を500nmにもつロドプシンが再生されることから、彼らはバクテリオロドプシンの発色団は11-シスレチナールであろうと結論した。しかしながら、レチナールは抽出・精製の過程で熱異性化し、全トランス型、9-シス型、13-シス型の混合物を生ずること、また得ら

れた再生色素の吸収スペクトルも光散乱による変形が著しく、極大吸収が485nm(9-シスにより再生されるイソロドプシン)にあるのか、498nm(11-シスにより再生されるロドプシン)なのか判然としないことから、この結論は再検討を必要とする。

Oesterheltら⁽⁷⁾は、P-膜を表面活性剤で分散し、石油エーテルで抽出して薄層クロマトグラフィーでレチナールを分析した。その結果、バクテリオロドプシンの発色団は13-シスレチナールであると結論したが、40~60℃でレチナールの抽出が行なわれたので、Wolkenの実験と同様、抽出・精製の間にレチナールの異性化が起きた可能性があり、この結論はそのまま受け取れない。したがって、バクテリオロドプシンの発色団がどのレチナール異性体を有するかはさらに検討を要するが、ロドプシンの場合と同じように、色素蛋白1分子当りレチナール1分子が蛋白のリジン残基の ϵ -アミノ基に結合していることは間違いないようである。

図3に示すように、P-膜は560nmに吸収極大を示す。膜を表面活性剤[0.01M CTAB (cetyltrimethylammonium bromide)]で分散しアルカリ性(pH 8)にすると、吸収帯は369nmに移行する。この吸収帯の移行は発色団の脱プロトン化によると考え、レチナールのアルデヒド基とリジン残基の ϵ -アミノ基が形成する Schiff 塩基はプロトン化していると結論された⁽¹⁾。Mendelsohn⁽⁸⁾はP-膜の共鳴ラマンスペクトルを調べ、水溶液中あるいは D_2O 中のいずれにおいても $\text{C}=\text{N}$ 伸長の波数は $1,623\text{cm}^{-1}$ にあり、非プロトン化型レチニリデンヘキシルアミンの $\text{C}=\text{N}$ 伸長の波数($1,623\text{cm}^{-1}$)と一致することから、バクテリオロドプシンの発色団は非プロトン化型 Schiff 塩基であると結論した[$1,646\text{cm}^{-1}$ に認められるバンドは水によると解釈したが、問題が残った(後述)]。さらに、色素蛋白の示す $\text{C}=\text{C}$ 伸長の波数($1,531\text{cm}^{-1}$)が、非プロトン化型レチニリデンヘキシルアミンの示す波数($1,579\text{cm}^{-1}$)に比べて小さいのは、レチナール共軛系の π 電子が蛋白と相互作用をしているためであろうと考えた。すなわち、レチナールは蛋白の、おそらく芳香族アミノ酸(トリプトファン)と電荷移動複合体(charge transfer complex)を形成していると結論した。

これに対し、Lewisら⁽⁹⁾は低温でレーザーを用い、レーザー光の波数がバクテリオロドプシンの吸収極大に近づくに従って $1,646\text{cm}^{-1}$ のバンドの大きさが大きくな

図3 P-膜(バクテリオロドプシン)の吸収スペクトル
—: 未処理膜, ----: 表面活性剤(CTAB)処理膜

るのを認め、 $1,646\text{cm}^{-1}$ は水のバンドではなくプロトン化型シッフ塩基によると考え、発色団はプロトン化していると結論している。ロドプシンの共鳴ラマンスペクトルの測定⁽¹⁰⁾では、プロトン化型レチニリデンヘキシルアミンの $\text{C}=\text{C}$ 伸長帯 ($1,555\text{cm}^{-1}$) とほぼ同じ領域にロドプシンの $\text{C}=\text{C}$ 伸長帯 ($1,560\text{cm}^{-1}$) が見られることから、ロドプシンの発色団はプロトン化していると考えられている。

P-膜を光照射しても、吸収スペクトルの変化はほとんど認められない。また、 $\text{C}=\text{N}$ 結合と反応する NaBH_4 や NH_2OH を添加しても変化しない。すなわち、バクテリオロドプシンの発色団は、膜構造の中に埋もれ保護されている。ところが、膜を水中に懸垂しジメチルスルフォキシドやジエチルエーテルなどの有機溶媒で処理すると、 560nm に吸収を示す色素蛋白の一部が 462nm に吸収を示す成分に変化し、 568-nm 成分 $\rightleftharpoons$ 462-nm 成分の平衡混合物が得られる⁽¹¹⁾。溶液中の塩濃度を高めると、平衡は左にずれ 462-nm 成分の量が減少する。この平衡混合物は、光感受性を示す。すなわち、光照射により 568-nm 成分は 412-nm 成分に変化し、暗所で 568-nm 成分が再生される。この反応の量子収率は 0.79 、 568-nm 成分再生の活性化エネルギーは 11.4kcal/mole と計算されている。

Lozier と Stoeckenius⁽¹²⁾ は最近、低温スペクトル測定により上述の反応を詳細に調べ、 560-nm 成分が 420-nm 成分に変化する途中に、 610nm および 550nm に吸収極大を示す中間体が存在することを報告した(図4)。

図4 バクテリオロドプシンの光化学サイクル

図4で 560-nm 成分の発色団を 13-シス-レチナールとしてあるのは暫定的なものである。 20°C における反応速度は速く、 560-nm 成分は数ミリ秒の間に 420-nm 成分に変化する。脊椎動物のロドプシンの褪色反応中間体：

との比較で、

と中間体が命名された。ここで興味あることは、いずれの色素蛋白の場合にも、光照射直後の吸収帯の移動は長波長側へ約 50nm 、それに続く暗反応では短波長側へ $50\sim 60\text{nm}$ 変化していることで、褪色初期反応の類似性を示唆している。

バクテリオロドプシンは、図4に示すように 420-nm 成分、すなわちバクテリオメタロドプシンから再生される。この点、褪色後レチナールがいったんオプシンから解離する脊椎動物のロドプシンよりも、レチナールがオプシンから解離せずメタロドプシンからロドプシンを再生する頭足動物(イカなど)のロドプシンに類似している。上述の P-膜のスペクトル変化が有機溶媒処理後のみ認められるのは、未処理膜では再生反応が迅速なため測定できないことが原因であると説明されていた。最近、スペクトル変化の迅速測定が可能になり、未処理膜でも、光照射により 420-nm 成分が生成され、それが速やかに 560-nm 成分に再生されることが証明された (R. Cone, 未発表)。

III バクテリオロドプシンの機能

低酸素圧下で培養して P-膜を充分合成させた好塩菌を集め、通風下で光照射すると、菌体の pH および酸素消費量の低下が認められ、光照射を止めれば酸素消費、pH ともに元のレベルに戻る(図5)⁽¹³⁾。dinitrophenol

図5 好気条件下での好塩菌の酸素消費と培地の pH 変化

図 6 光照射前後における好塩菌体内の ATP 量

や *p*-trifluoromethoxyphenylhydrazon など の 非 共 軛 剤 は、膜のプロトン透過性を高めることが知られている。これらの試薬を光照射を止める直前に P-膜に加えると、暗所に戻ったとき pH の上昇 (回復) が著しく速くなり、このような処理をした P-膜は、2 度目の光照射をしても、もはや pH の変化を示さない。これらの結果は、光照射により P-膜の両側にプロトンの濃度勾配 (すなわちエネルギー勾配) が形成されることを意味している。

このプロトンの移動 (translocation) に、P-膜のバクテリオロドプシンが吸収した光エネルギーが利用されていることは容易に想定される。光エネルギーの濃度勾配エネルギーへの変換は、バクテリオロドプシンの構造変化によって行なわれると考えられているが、どのような構造変化なのか現在のところ明らかでない。P-膜を超音波処理でこわして得た膜片を光照射しても、プロトンのとり込みあるいは放出は認められない。ところが、磷脂質を水溶液中で超音波処理して得られる顆粒 (vesicles) に P-膜片を組み入れて光照射すると、プロトンは顆粒中にとり込まれ、光照射を止めると放出される⁽¹⁴⁾。P-膜片を磷脂質顆粒に組み入れたモデル系では、光照射によりプロトンがとり込まれるが、生菌の膜ではバクテリオロドプシンはおそらく磷脂質顆粒の膜におけるのと反対の分布をしていて、光照射によりプロトンは細胞外へ移行し、暗所では細胞内へとり込まれると考えられている。

上述のモデル系で、心筋ミトコンドリアから分離されるオリゴマイシン感受性の ATPase を磷脂質顆粒にカルジオリピンとともに組み入れて光照射の効果調べると、ATP の生成が観察される⁽¹⁴⁾。すなわち、プロトンの濃度勾配エネルギーが ATP 生成に利用される。ところで、

表 2 好塩菌の ATP 生成能に対する阻害剤の影響⁽¹⁵⁾

			反応条件	
			光/嫌気	暗/好気
A.	2-Dinitrophenol	$2.5 \times 10^{-4} \text{M}$	+	+
B.	Carbonylcyanide 4-trifluoromethoxyphenylhydrazon	10^{-6}M	++	++
C.	Carbonylcyanide 3-chlorophenylhydrazon	10^{-6}M	++	N
D.	N,N'-dicyclohexylcarbodiimide	10^{-5}M	++	++
E.	Phenazine methosulfate	10^{-3}M	○	++
F.	Potassium cyanide	$6 \times 10^{-3} \text{M}$	○	++
G.	2-n-nonyl-4-hydroxyquinoline-N-oxide	5 μg/ml	○	+
H.	Antimycin	10 μg/ml	○	+
I.	3-(3,4-Dichlorophenyl)-1,1-dimethylurea	$2 \times 10^{-3} \text{M}$	○	+
J.	Valinomycin	5 μg/ml	○	○

○: 阻害なし, ++: 完全阻害, +: 50%以上阻害, N: 調査せず

図 7 バクテリオロドプシンの吸収スペクトルと ATP 生成に有効な光の波長との比較

このようなモデル系で見られる光照射に共軛した ATP 生成は、*Halobacterium* の生菌でも認められるだろうか?

暗所で培養した好塩菌を嫌気条件に移すと、菌体内 ATP 濃度が急激に減少する (図 6)⁽¹⁵⁾。逆に嫌気下で光照射するか、暗所で好気条件にすることにより、ATP 濃度は回復する。青酸カリ、2-n-nonyl-4-hydroxyquinoline-N-oxide (NQNO) などの呼吸阻害剤は、好気条件での ATP 濃度の上昇は阻害するが光照射による ATP 濃度の回復は阻害しない。carbonylcyanide 3-chlorophenylhydrazon などの非共軛剤 (膜のプロトン透過性を高める) や、N,N'-dicyclohexylcarbodiimide (DC CD) などのミトコンドリアやクロロプラスト ATPase の阻害剤は、光および酸素による ATP 濃度の回復を阻害する (表 2)。これらの結果は、好塩菌の P-膜には、プロトン濃度勾配エネルギーを利用して ADP から ATP を生成する ATPase が存在していることを示している。

図 8 Mitchell の化学浸透機構による ATP 生成

また、P-膜（バクテリオロドプシン）の吸収スペクトルと、照射光の波長に対し ATP 濃度の回復をプロットした曲線が一致するので、光による ATP 濃度の回復はバクテリオロドプシンを介していることがわかる（図 7）。

i) 好塩菌は葉緑素を保持しない。ii) P-膜はバクテリオロドプシンを唯一の主要蛋白として有し、チトクロームその他の電子伝達系を形成しうる成分は存在しない。iii) 表 1 にあげた阻害剤のうちでプロトン濃度勾配を崩壊させるもの (A, B, C) は、ミトコンドリアやクロプラストにおける ATP 生成を阻害する試薬 (D) とともに、光/嫌気、暗/好気両条件において ATP を阻害する。iv) クロプラスト生合成系 II の阻害剤 (I) は、P-膜の光依存 ATP 生成を阻害しない。以上 i)～iv) の事実は、P-膜の示す光依存 ATP 生成がクロプラストの示す光磷酸化反応 (photosynthetic phosphorylation) やミトコンドリアの示す酸化的磷酸化反応 (oxidative phosphorylation) とは異なる反応であることを示している。

電子伝達系の関与なしに光エネルギーをプロトン濃度勾配の形成および ATP 生成に利用する P-膜系は、Mitchell⁽²⁾ の提唱する化学浸透機構 (chemiosmotic mechanism) による ATP 生成反応を検討するための好個なモデルとなりうる。Mitchell によれば、呼吸系あるいは光合成系の電子伝達系の役割は、プロトンを膜の外側に放出し、膜の内側と外側にプロトンの濃度勾配を形成することにある。ADP と無機磷酸とから ATP が生成する反応は脱水反応である。その際生じた水が解離して、膜外のプロトンと膜内の水酸基イオンが中和すれば、すなわちプロトン濃度勾配と共駆すれば、ATP 生成反応は生成物の水が除かれることになるので促進される（図 8）。

Mitchell のモデルは P-膜 ATP 生成系をどの程度まで説明できるのであろうか？ バクテリオロドプシンは、褪色過程のどの段階で光エネルギーをプロトン濃度勾配エネルギーに変換するのか？ そのメカニズムは？ など、興味ある問題については、今後の研究成果が期待される。

Mitchell は、最初に提案したモデルを改良して、膜の

内側と外側に濃度勾配を形成するイオンは、プロトンに限らず他のカチオンもある程度濃度勾配を形成すると考えている。先に述べたように、P-膜片を組み入れた磷脂質顆粒の光照射によるプロトンとり込みは、

K⁺ イオンを含む反応液に Valinomycin (K⁺ と複合体を形成して K⁺ の膜透過性を促進する環状ペプチド) を添加することにより促進される⁽¹⁴⁾。この事実は、Mitchell の改良モデルの可能性を示唆している。

P-膜の内外にプロトン勾配が形成されれば、膜の内外での電荷の違い、すなわち膜電位が測定できるはずである。Drachev ら⁽¹⁶⁾ は、P-膜を組み入れた磷脂質膜を調製し、光照射前後の膜電位変化を測定した。測定された光依存電位の最高値は約 50 mV で、この膜電位は carbonyl cyanide 2,4,6-trichlorophenylhydrazone (膜のプロトン透過性を高める試薬) の添加により減少した。Kayushin と Skulachev⁽¹⁷⁾ は、同様に P-膜を組み入れた磷脂質膜を用い、phenyldicarbaundecaborane アニオン (PCB⁻) の膜電位 probe (膜の内側が正に荷電すれば膜内へとり込まれる) とし、atebrine の示す蛍光を pH probe (アルカリ性で蛍光が高まる) として光照射の効果を調べた。その結果、明所で PCB⁻ のとり込み、蛍光の減少が認められ、暗所では PCB⁺ の放出、蛍光の増加が認められた。carbonyl cyanide 2,4,6-trichlorophenylhydrazone は、この光照射効果を阻害した。

網膜桿体外節膜は、ロドプシンにより吸収された光エネルギーを膜電位変化に転換させるのが主要な役割であるが、ここにおいてもプロトンの濃度勾配の形成があるのだろうか？ 暗順応した視細胞では、外節膜を通して細胞内に入り内節膜の ATPase によって細胞外へ汲み出される Na⁺ イオンの流れがあり、これが負の暗電位の原因になっているといわれる。ロドプシンが光吸収すると膜の負電位は増大する。すなわち、hyperpolarization する。この視覚過程初反応を説明するために提出されたモデルの一つによれば、ロドプシンの光褪色と同時に円板から Cytoplasm に放出された Ca²⁺ イオンが外節の細胞膜にある Na⁺ 流入口を閉鎖すると想定される⁽¹⁸⁾。光照射により変化を受けるのは、Na⁺ ではなくて K⁺ の膜透過性である可能性が最近指摘されている⁽¹⁹⁾。また、最近、脊椎動物の網膜電位の大きさが pH や灌流液中

の D_2O 濃度によって変化することが報告され⁽²⁰⁾, プロトン濃度勾配が形成される可能性は否定できない。

*

レチナールを発色団とする色素蛋白は、現在のところバクテリオロドプシンとロドプシンなどの光感覚色素蛋白だけである。バクテリオロドプシンは *Halobacterium halobium* の細胞膜のほかに、*Bacillus salinarum* の細胞膜にも最近見いだされている⁽²¹⁾。いずれも好塩菌である。クロロプラストは、進化の早期の段階で光合成細菌が非光合成細胞の中に同化されてできたもの、またミトコンドリアは細胞の中に入り込んだ好気細菌が同化したもの、と考える立場を拡張すれば、網膜桿体外節はレチナール感光色素(バクテリオロドプシン)を細胞膜蛋白とする微生物(好塩菌?)が、脳細胞に同化されて形成されたと考えられないことはない。桿体外節と内節を接続する部分に存在する鞭毛構造は、対になった9個のフィラメントを有し、運動性細菌の鞭毛と構造が類似しているが、中心部にはフィラメントを持たず運動性ではない。この鞭毛構造は同化微生物の名残りかもしれない。このような立場から光感覚細胞の進化を考えると、バクテリオロドプシンを含む好塩菌はとくに興味ある生物である。

生物の生存を支配する一次要因、すなわち、光、水、塩類、酸素などと生物との交渉の問題は、生物学の原点の問題である。生物と環境要因との関係は、最近、環境保護の問題として社会的にも注目され始めている。光と塩と2つの一次要因を要求する好塩菌は、この面でも好個の研究対象となろう。

追記: 最近、Oesterhelt らは、P-膜を hydroxylamine 処理して得たバクテリオロドプシンのアポ蛋白に13-シスレチナールを加え、バクテリオロドプシンが再生することを示した〔*FEBS Letters*, 44, 257, 262 (1974)〕。Stoeckenius らは、バクテリオロドプシンに関する総説的論文を最近発表している〔*J. Supramol. Struct.*, 2, No. 5 & 6 (1974)〕。好塩菌の一般的性質については、丸山の総説(“生化学の諸切片”, 鈴木、石本、景山編, 1971, p. 238, 講談社)を参照されたい。

文 献

- 1) D. Oesterhelt & W. Stoeckenius : *Nature New Biol.*, 233, 149 (1971).
- 2) P. Mitchell : *Biol. Rev. (Cambridge)*, 41, 445 (1966); *FEBS Letters*, 43, 189 (1974).
- 3) B. Honig & T. Ebrey : *Ann. Rev. Biophys. Bioeng.*, 2, 151 (1974); C. R. Worthington : *ibid.*, 2, 53 (1974); 志知均 : 化学と生物, 7, 573 (1959); 蛋白質核酸酵素, 19, 34 (1974).

- 4) A. E. Blaurock & W. Stoeckenius : *Nature New Biol.*, 233, 152 (1971).
- 5) G. I. King & W. Stoeckenius : *Fed. Proc.*, 33, #1041, p. 1408 (1974).
- 6) J. J. Wolken & C. S. Nakagawa : *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 54, 1262 (1973).
- 7) D. Oesterhelt, M. Meetzen & L. Schuhmann : *Eur. J. Biochem.*, 40, 453 (1973).
- 8) R. Mendelsohn : *Nature*, 243, 22 (1973).
- 9) A. Lewis, J. Spoonhower, R. Bogomolni, R. Lozier & W. Stoeckenius : *Nature*, in press (1974).
- 10) L. Rimai, R. G. Kilponen & D. Gill : *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 41, 492 (1970).
- 11) D. Oesterhelt & B. Hess : *Eur. J. Biochem.*, 37, 316 (1973).
- 12) R. H. Lozier & W. Stoeckenius : *Fed. Proc.*, 33, #1040, p. 1408 (1974).
- 13) D. Oesterhelt & W. Stoeckenius : *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 70, 2853 (1973).
- 14) E. Racker & W. Stoeckenius : *J. Biol. Chem.*, 249, 662 (1974).
- 15) A. Danon & W. Stoeckenius : *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 71, 1234 (1974).
- 16) L. A. Drachev, A. A. Jasaitis, A. D. Kaulen, A. A. Kondrashin, E. A. Liberman, I. B. Nemecek, S. A. Ostroumov, A. Y. Semenov & V. P. Skulachev : *Nature*, 249, 321 (1974); L. A. Drachev, A. D. Kaulen, S. A. Ostroumov & V. P. Skulachev : *FEBS Letters*, 39, 43 (1974).
- 17) L. P. Kayushin & V. P. Skulachev : *FEBS Letters*, 39, 39 (1974).
- 18) W. A. Hagins : *Ann. Rev. Biophys. Bioeng.*, 1, 131 (1972).
- 19) A. L. Lasansky & P. L. Marchiafava : *J. Physiol.*, 236, 171 (1974); J. S. Reynolds & A. L. F. Gorman : *Science*, 183, 658 (1974).
- 20) C. Gedney & S. E. Ostroy : *Fed. Proc.*, 33, #1404, p. 1472 (1974).
- 21) L. P. Kayushin, L. A. Sibeldina, A. B. Lasareva, N. N. Vsevolodov, A. C. Kostikov, G. T. Rikhireva & L. N. Chekulaeva : *Stud. Biophys.*, 42, 71 (1974).

.....教官公募.....

▶名古屋大学農学部生化学制御研究施設第3部門(栄養制御部門)で教授および助教授を1名公募いたします。

締 切: 昭和49年12月30日

詳細については下記にお問い合わせください。

〒464 名古屋市中千種区不老町

名古屋大学農学部生化学制御研究施設第3部

門(栄養制御) 教官選考委員会

Tel 052 (781) 5111 内線 6269

.....