

表 2-2 共有結合と非共有結合

結合の種類	結合長(nm)	結合強度(kcal/mol)	
		真空中	水中
共有結合	0.15	90	90
非共有結合 イオン結合	0.25	80	3
水素結合	0.30	4	1
ファン・デル・ワールス引力 による結合(1 原子あたり)	0.35	0.1	0.1

と Na^+ イオンと OH^- イオンになるので、塩基性(アルカリ性[alkaline]ともいう)である。生物で特に重要な塩基として、ほかに NH_2 基を含むものがある。 NH_2 基は、 $-\text{NH}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow -\text{NH}_3^+ + \text{OH}^-$ という反応で水分子からプロトンを奪い、 OH^- を作る。

OH^- イオンは H_2O^+ イオンと反応して 2 個の水分子になるので、 OH^- 濃度が上がると H_2O^+ 濃度は下がり、その逆も起こる。純水には両方のイオンが等量ずつ低濃度(10^{-7} M)に含まれており、酸性でも塩基性でもないので中性(neutral)とよばれる。このときの pH は 7.0 である。細胞の内部はほぼ中性に保たれている。

細胞内では4種類の非共有結合が分子を結びつけている

水溶液中では、共有結合がほかの原子間引力の 10 から 100 倍も強いので、共有結合で結びついた原子は分子という明確な塊としてふるまうが、生命活動の多くは、さまざまな分子間の特異的な結合で起こる。個々にはきわめて弱い非共有引力が集まり、その結合エネルギーの総計が 2 つの分子間での有効な力となるのである。こうした非共有力のうち、イオン結合、水素結合、ファン・デル・ワールス引力の 3 種類はすでに紹介した。表 2-2 では、水の存在下と非存在下でのこの 3 種類の結合の強度を典型的な共有結合と比較してある。この 3 種類はあらゆる生体系の基礎として重要なので、ここで性質をまとめておこう。

- ・ イオン結合(ionic bond)。反対の電荷をもつ原子間に働く純粋に静電的な引力。 NaCl でみたように、この力は水がなければ非常に強い。しかし、完全に荷電したイオンや永久双極子をもつ極性分子は、極性をもつ水分子で取り囲まれ(Fig. 2-14)，その結果たがいに引き合う力が大幅に減少する(表 2-2 参照)。
- ・ 水素結合(hydrogen bond)。典型的な水素結合を Fig. 2-15 に示す。この結合は極性相互作用の特別な形たちで、負に荷電した 2 個の原子が正に荷電した水素原子を部分的に共有している。この水素原子は供与原子から解離しかけたプロトンとみなせるため、別の受容原子が共有できるのである。典型的な静電相互作用とは違って、この結合には強い方向性があり、結合にかかる 3 個の原子が一直線に並ぶときに最も強い。すでに見てきたように、水中では水分子が水素結合に加わる分子と競争で水素結合を作るため、水素結合は弱くなる(表 2-2 参照)。
- ・ ファン・デル・ワールス引力(van der Waals attraction)。どんな非極性原子でも、周囲の電子雲がゆらぐため、ふらつく小さな双極子ができる。この双極子は、近くの原子に反対の極性でふらつく双極子を引き起す。この相互作用によって原子間にとても弱い引力が生じる。しかし、2つの表面がぴったり沿っている場合は多くの原子間に同様の引力が生じ、総計として重要な結果をもたらす。ファン・デル・ワールス引力は、水で弱まることはない(表 2-2 参照)。

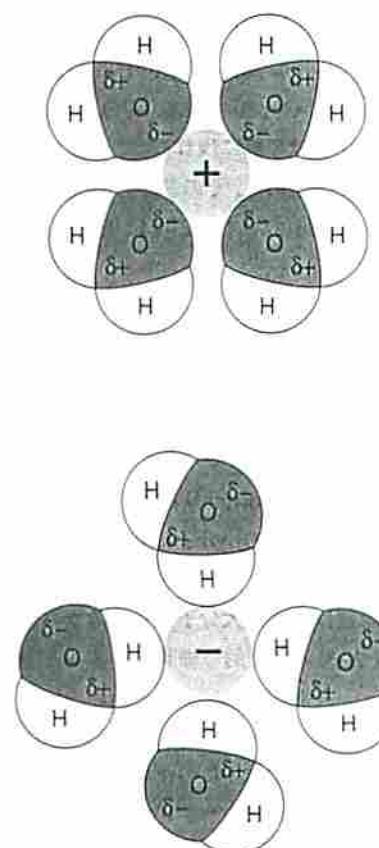


Fig. 2-14 水分子の双極子は、反対の電荷をもったイオン間や極性基間の親和性を減少させる向きに並ぶ。

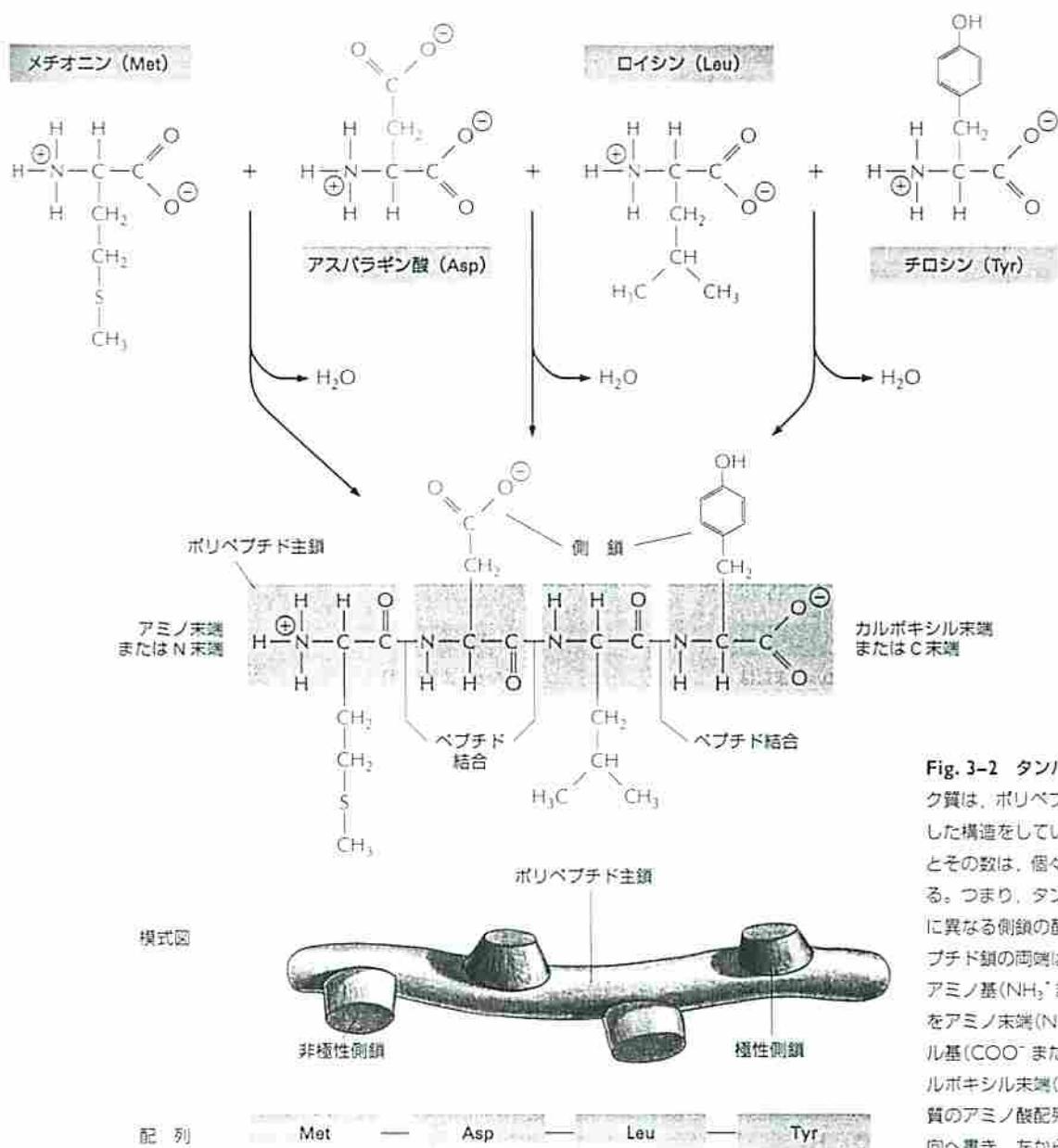
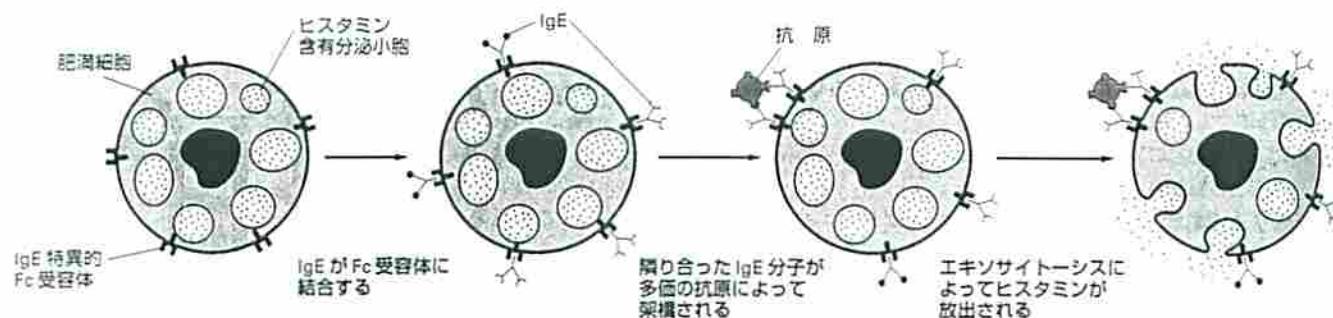


Fig. 3-2 タンパク質の構造要素。タンパク質は、ポリペプチドの主鎖に側鎖が結合した構造をしている。アミノ酸の配列順序とその数は、個々のタンパク質により異なる。つまり、タンパク質の違いは、化学的に異なる側鎖の配列の違いである。ポリペプチド鎖の両端は化学的に異なり、遊離のアミノ基(NH₃⁺またはNH₂)が存在する側をアミノ末端(N末端)、遊離のカルボキシル基(COO⁻またはCOOH)のある側をカルボキシル末端(C末端)とよぶ。タンパク質のアミノ酸配列は、つねにNからCの方向へ書き、左から右へと読む。

アミノ酸	側鎖	アミノ酸	側鎖
アスパラギン酸	Asp D	負電荷をもつ	
グルタミン酸	Glu E	負電荷をもつ	
アルギニン	Arg R	正電荷をもつ	
リシン	Lys K	正電荷をもつ	
ヒスチジン	His H	正電荷をもつ	
アスパラギン	Asn N	電荷をもたず極性	
グルタミン	Gln Q	電荷をもたず極性	
セリン	Ser S	電荷をもたず極性	
トレオニン	Thr T	電荷をもたず極性	
チロシン	Tyr Y	電荷をもたず極性	
—— 極性アミノ酸 ——		—— 非極性アミノ酸 ——	

Fig. 3-3 タンパク質に含まれる 20 種類のアミノ酸。3 文字略号と 1 文字略号の両方を表にしてある。ここに見るように、極性側鎖と非極性側鎖の数は等しい。化学構造については、パネル 3-1 (pp. 132 ~ 133) を参照。



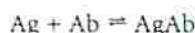
ため、1つの抗体の抗原結合部位はつねに同一であり、それが分泌された抗体の架橋形成の際に重要な意味をもつ(Fig. 24-19 参照)。

ヒトの抗体のクラス別の特徴を表 24-1 にまとめる。

抗体と抗原の相互作用の強さは、抗原結合部位の数と親和性に依存する

抗原と抗体の結合は、基質と酵素の結合と同じく可逆的である。この結合は、水素結合、疎水性ファン・デル・ワールス力、イオン相互作用を含む多数の比較的弱い非共有結合の総和である。これらの弱い結合は、抗原分子が抗体に十分に近づき、一部の原子が抗体表面の相補的なくぼみにはまつたときだけ有効に働く。抗体の四本鎖単位中の相補的領域には同一抗原結合部位が2つあり、これに対応する抗原上の領域が抗原決定基(antigenic determinant)である(Fig. 24-28)。抗原性をもつ巨大分子にはたいてい多数の異なる抗原決定基があり、多価(multivalent)である。そのうちの2個以上が同一の場合(繰り返し構造をもつ重合体など)、その抗原は多重価(polyvalent)であるという(Fig. 24-29)。

抗原決定基を1個もつ抗原(Agと略記)と单一の抗原結合部位(Abと略記)との可逆的結合反応は、次のように表される。



この平衡は、AbとAgの濃度および相互作用の強さに依存し、Ag濃度が増加するほど多くのAbがAgと結合するのは明らかである。相互作用の強さは一般に親和性定数(affinity constant, K_a)と略。Fig. 3-44 参照)で表され、

$$K_a = \frac{[AgAb]}{[Ag][Ab]}$$

である([]は平衡時の各成分の濃度を示す)。

表 24-1 ヒトの抗体のおもなクラスとその性質

性質	抗体のクラス				
	IgM	IgD	IgG	IgA	IgE
H鎖(重鎖)	μ	δ	γ	α	ϵ
L鎖(軽鎖)	κ か入				
四本鎖単位の数	5	1	1	1か2	1
血中の全 Ig に占める %	10	<1	75	15	<1
補体活性化の度合い	++++	-	++	-	-
胎盤通過の有無	-	-	+	-	-
マクロファージや好中球との結合の有無	-	-	+	-	-
肥溝細胞や好塩基球との結合の有無	-	-	-	-	+

Fig. 24-27 肥溝細胞のヒスタミン分泌における IgE の役割。肥溝細胞(および好塩基球)は、活性化 B 細胞から分泌された IgE 分子に結合する。水溶性の IgE 抗体は、この抗体の Fc 領域を特異的に認識する肥溝細胞表面の Fc 受容体タグと結合する。結合した IgE 分子は、抗原の細胞表面受容体として働く。したがって、B 細胞とは異なり、個々の肥溝細胞(と好塩基球)の細胞表面には、異なる抗原結合部位をもつ多様な抗体が存在している。抗原分子がこの複数の IgE 抗体に結合して繋り合った抗体どうしの架橋ができると、それが合図になって、肥溝細胞がエキソサイトシスによってヒスタミンなどの局所的仲介物質を放出する。

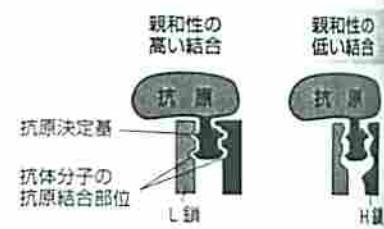


Fig. 24-28 抗体への抗原の結合。巨大分子の抗原決定基が、2つの異なる抗体分子(親和性の高い抗体と低い抗体)の抗原結合部位と相互作用するよう示す模式図。抗原決定基は、種々の弱い非共有結合によって結合部位に制限され、抗原によく適合している部位ほど親和性が高い。抗体分子の L 鎮と H 鎮の両方で 1 個の抗原結合部位を作っていることに注意。

MOLECULAR BIOLOGY OF THE CELL FOURTH EDITION

細胞の分子生物学 第4版

定価 本体 22,050 円
(本体 21,000 円 + 税)

2004年12月20日 第1刷

著者 Bruce Alberts, Alexander Johnson, Julian Lewis, Martin Raff,

Keith Roberts, Peter Walter

監訳 中村桂子・松原謙一

発行者 株式会社 ニュートンプレス
〒163-0207 東京都新宿区西新宿2-6-1 新宿住友ビル

編集協力 有限会社 サイト編集室

印刷・製本 株式会社 日本制作センター

ご注文・お問い合わせ TEL 03-5326-4680 FAX 03-3343-8183

内容についてのお問い合わせ TEL 03-5326-4681

乱丁本、落丁本はおどりかえいたします。

ISBN4-315-51730-5 C3045 ¥21000E

©2004 株式会社ニュートンプレス Printed in Japan

に偏っているので、その結合は極性をもっている。もし水分子が直線であったとしたら、結合の極性が互いに釣り合うため、水は極性をもたないであろう。しかしながら実際は、水分子は曲がっており、その結合角は 104.5° である(図3.3)。一方、二酸化炭素($O=C=O$)も極性の共有結合をもっているが、分子が直線であるため非極性である。

水のように電荷が分離している分子は双極子と呼ばれる。双極子を電場におくと、それらは電場とは反対の方向を向く(図3.4、前頁)。

水素と酸素の電気陰性度には大きな違いがあるため、水分子中の電子不足の水素は、別の水分子の非共有電子対に引きつけられる(窒素、硫黄、フッ素に結合している水素も同様である)。この相互作用は水素結合(図3.5)と呼ばれ、静電的(イオン結合的)な性質と共有結合的な性質の両方をもっている。極性分子間の静電的相互作用は、生物において重要な役割を果たしている。

3.2 非共有結合

非共有結合的な相互作用は、通常、静電的なものであり、ある一つの原子の正電荷を帯びた核と近くにあるもう一つの原子の負電荷を帯びた電子雲との間に生じる。強力な共有結合とは異なり、個々の非共有結合的な相互作用は相対的に弱いので容易に切断される(表3.1)。しかしながら、弱い相互作用が多数集まつたときの効果はかなり大きいので、非共有結合的な相互作用は、水の物理的および化学的性質、そして生体分子の構造と機能を決定するうえできわめて重要な役割を果たしている。多くの非共有結合的な相互作用は、巨大分子や超分子構造を安定化する一方で、これらの結合が素早く形成および切断される性質が、動的な生命現象に見られる迅速な情報伝達のために必要な柔軟性を生体分子に与えている。生物において、最も重要な非共有結合的な相互作用は、イオン相互作用、水素結合、ファンデルワールス力、および疎水性相互作用である。最初の三つは、この節で簡潔に述べ、疎水性相互作用については3.4節で触れる。

イオン相互作用

イオン相互作用は、荷電した原子あるいは官能基の間で起こる。ナトリウムイオン(Na^+)と塩化物イオン(Cl^-)のように反対に荷電したイオンは互いに引き合う。一方、同じ電荷をもつ Na^+ と K^+ (カリウムイオン)は互いに反発する。タンパク質中には、側鎖にイオン化できる官能基をもつアミノ酸残基がいくつがある。たとえばグルタミン酸の側鎖は、生理的なpHでは $-CH_2CH_2COO^-$ としてイオン化する。リシンの側鎖($-CH_2CH_2CH_2CH_2NH_2$)は、生理的なpHでは $-CH_2CH_2CH_2CH_2NH_3^+$ としてイオン化する。正および負に荷電したアミノ酸側鎖間の引力は、塩橋($-COO^-H_3N^+$)を形成する。一方、同じ電荷をもつ側鎖が近づくときに生じる反発力は、タンパク質の折りたたみ、酵素の触媒反応、および分子認識などの多くの生物学的な過程における重要な特性である。安定な塩橋は、水の存在下では生体分子間ではほとんど形成されないことに注目すべきである。その理由は、イオンの水和が優先し、生体分子間の引

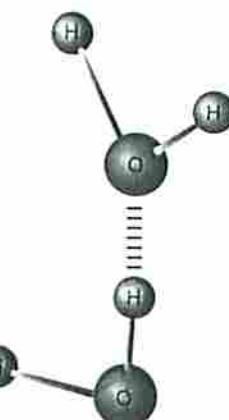


図3.5 水素結合

水素結合は、ある分子中の電気的に陰性な原子と別の分子中の水素原子との間の弱い引力である。水分子間の水素結合は、短い平行線で示してある。

表3.1 生物において一般に認められる結合の結合強度

結合のタイプ	結合強度	
	kcal/mol	kJ/mol*
共有	>50	>210
非共有		
イオン相互作用**	1~20	4~80
水素結合	3~7	12~30
ファンデルワールス力	<1~2.7	0.3~9
疎水性相互作用	<1~3	3~12

* 1 cal = 4.184 J.

** 相互作用する原子群の種類によって、実際の強度はかなり変動する。

監修者略歴

市川 厚(いちかわ あつし)

1940年 東京都に生まれる

1968年 東京大学化学系大学院薬学専攻修了

現在 京都大学名誉教授、

武庫川女子大学薬学部教授

専門 生化学

薬学博士

監訳者略歴

福岡 伸一(ふくおか しんいち)

1959年 東京都に生まれる

1987年 京都大学大学院農学研究科博士課程修了

現在 京都大学大学院農学研究科助教授

専門 分子生物学

農学博士

マッキー 生化学(第3版)——分子から解き明かす生命

2003年10月10日 第1版第1刷 発行

検印廃止

監修 市川 厚

監訳 福岡 伸一

発行者 曾根 良介

発行所 (株)化學同人

JCLIS ((株)日本著作出版権管理システム委託出版物)

本書の無断複写は著作権法上の例外を除き禁じられています。複写される場合は、そのつど事前に(株)日本著作出版権管理システム(電話03-3817-5670, FAX03-3815-8199)の許諾を得てください。

乱丁・落丁本は送料小社負担にてお取りかえいたします。

〒600-8074 京都市下京区仏光寺通柳馬場西入ル

編集部 TEL 075-352-3711 FAX 075-352-0371

営業部 TEL 075-352-3373 FAX 075-351-8301

振替 01010-7-5702

E-mail webmaster@kagakudojin.co.jp

URL http://www.kagakudojin.co.jp

印刷・製本 創栄図書印刷(株)

83 クロマトグラフィー



液体クロマトグラフィー (liquid chromatography), イオン交換クロマトグラフィー (ion exchange chromatography), カラムクロマトグラフィー (column chromatography), ゲル遮過クロマトグラフィー (gel filtration chromatography)

クロマトグラフィーは、多くの成分からなる混合物の分離や分析に用いる手法の一つである。試料は、移動相とよばれる液体や気体の流れに乗って固定相の上を移動し、各成分はそれぞれの分配係数(固相と液相の間で分配される溶質の割合を示す計数)の差によって分離される。移動相が液体であれば液体クロマトグラフィー、気体であればガスクロマトグラフィーとよぶ。クロマトグラフィーは固定相の形状によっても分類される。固定相が細長い管に充填してあればカラムクロマトグラフィー、薄い平板状であれば薄層クロマトグラフィー、汎紙であればペーパークロマトグラフィーとよぶ。分配の機構、すなわち分離の方法からは、サイズ排除、吸着および分配クロマトグラフィーの三つに大別される。

生体物質の精製などでは液体クロマトグラフィーがよく使われる。このうちタンパク質の精製やアミノ酸分析などで用いられるイオン交換クロマトグラフィーは、静電相互作用を利用した吸着クロマトグラフィーであり、正または負に荷電した固定相を用いる。正の電荷をもつ化合物は負の電荷をもつ固定相(陽イオン交換樹脂)に結合し、逆に負の電荷をもつ化合物は正の電荷をもつ固定相(陰イオン交換樹脂)に結合する。今、陰イオン交換樹脂を固定相としたカラムクロマトグラフィーによるタンパク質の分離を考えてみよう(図1、図2)。タンパク質の混合物を陰イオン交換樹脂のカラムにかけると、まずその条件下で負の実効電荷をもたないタンパク質が固定相に結合せずに溶出する。次に移動相のイオン濃度を上げていくと、固定相へ結合したタンパク質のうち結合力の弱いタンパク質から順にイオンと置換し、固定相から離れる。いったん固定相から離れたタンパク質は、移動相に乗ってカラム内を流れていくが、カラムから溶出するまでの間に固定相への結合と解離を繰り返す。その結果、それぞれのタンパク質は静電的な性質に応じて分離され、カラムから順に溶出される。溶出したタンパク質は、通常、フラクションコレクターを用いて順番に試験管に分画される。タンパク質であれば、各カラム

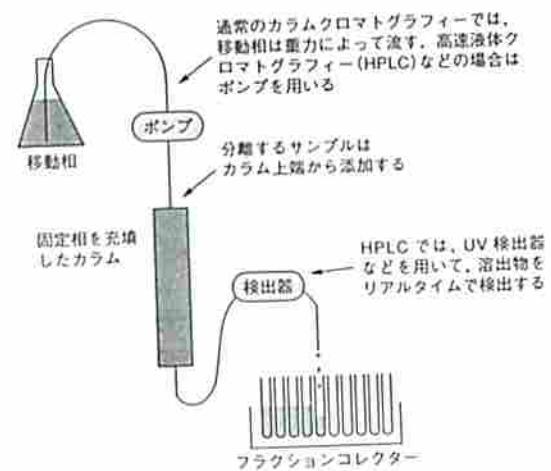


図1 カラムクロマトグラフィーの概念図

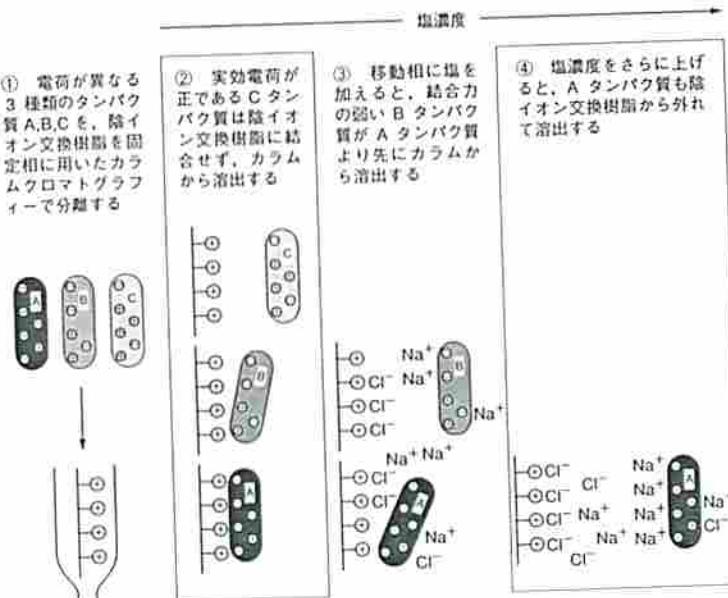


図2 イオン交換クロマトグラフィーの原理

(参考文献3)

全般

リボ核酸	11
リボキシゲナーゼ	163
リボース	11
—5'-リン酸	61, 81
リボソーム	15, 35, 38, 101, 102, 114, 291
—RNA	12, 38
リボスケレオチド	76
リボスケレオチドレダクターゼ	76
リボラビン	20
確実分離	223
流動モザイクモデル	10, 284
量子仮説	233
電子取引	237
両親属性	7
リンクー	89
淋菌	199
りん光	235, 236
—スペクトル	237
リンゴ酸	46, 66, 72, 73
—デヒドロゲナーゼ	46, 66, 73
リン酸	11, 213
—エステル	11
—無水結合	214
高エネルギー—結合	42
リン酸化	15, 33, 104, 135, 158, 179,
—	186, 195, 219
—酵素	106, 135
—シグナル	155
—シグナルカード	140
—タンパク質脱リン酸酵素	106
—チロシン残基	120, 194
光—	42
酰化—	42, 47, 50
脱—	106, 135, 179
タンパク質の—	105, 106
リン脂質	7, 10, 163, 166, 168
—トランスロカーゼ	9
—輸送タンパク質	9
臨床診断分析	205
リンパ球	151, 187, 199, 285
【れ】	
勃起	233, 235, 236
—重項状態	236
—三重項状態	237
—スペクトル	237
レシチン	8
レチナール	178, 180
11'-cis—	177
レチノイン酸	157, 158
【わ】	
ワクシニアウイルス	290

編著者略歴

江崎 信芳 (えさき のぶよし)

1949年 大阪府に生まれる
1979年 京都大学大学院農学研究科修了
現在 京都大学化学研究所教授
専門 微生物化学
農学博士

藤田 博美 (ふじた ひろよし)

1951年 香川県に生まれる
1980年 京都大学大学院医学研究科修了
現在 北海道大学大学院医学研究科教授
専門 環境医学
医学博士

生化学 基礎の基礎 — 知っておきたいコンセプト

第1版第1刷 2002年3月30日

編著者 江崎 信芳

藤田 博美

発行者 曾根 良介

発行所 (株)化学同人

〒600-8074 京都市下京区仏光寺通柳馬場西入ル

編集部 Tel 075-352-3711 Fax 075-352-0371

営業部 Tel 075-352-3373 Fax 075-351-8301

振替 01010-7-5702

E-mail webmaster@kagakudojin.co.jp

URL http://www.kagakudojin.co.jp

印刷 ショウワドウ・イープレス(株)

製本 清水製本所



JCLIS (旧日本著作出版権管理システム委託出版物)

本書の無断複写は著作権法上での例外を除き禁じられています。複写される場合は、そのつど事前に日本著作出版権管理システム(電話 03-3817-5670, FAX 03-3815-8199)の許諾を得てください。

乱丁・落丁本は送料小社負担にてお取りかえします。

イオン交換クロマトグラフィー

イオン交換クロマトグラフィー (ion exchange chromatography) ではタンパク質は全体の（正味の）電荷に基づいて分離される。仮にあるタンパク質が pH 7 で正味の電荷が負であるとすると、正に帯電したビーズを含むカラムに吸着するだろうが、一方電荷のないタンパク質や正味で正に帯電しているタンパク質は結合しないだろう（図 2a）。カラムに吸着した負電荷をもつタンパク質は適切な pH において溶液の食塩 ($\text{Na}^+ \text{Cl}^-$ イオン) 濃度を少しづつ増加させながらカラムを洗浄することで溶出できる。 Cl^- はタンパク質とカラム上の正電荷をめぐって競合する。低密度の負電荷をもつタンパク質が最初に溶出され、その後、より高密度の負電荷をもつタンパク質が溶出される（図 2b）。正電荷をもつジエチルアミノエチル (diethylaminoethyl : DEAE) 基を含むカラム (DEAE-セルロースや DEAE-セファデックスなど) は、負電荷のタンパク質 (陰イオンタンパク質) を分離するのに用いられる。これを陰イオン交換クロマ

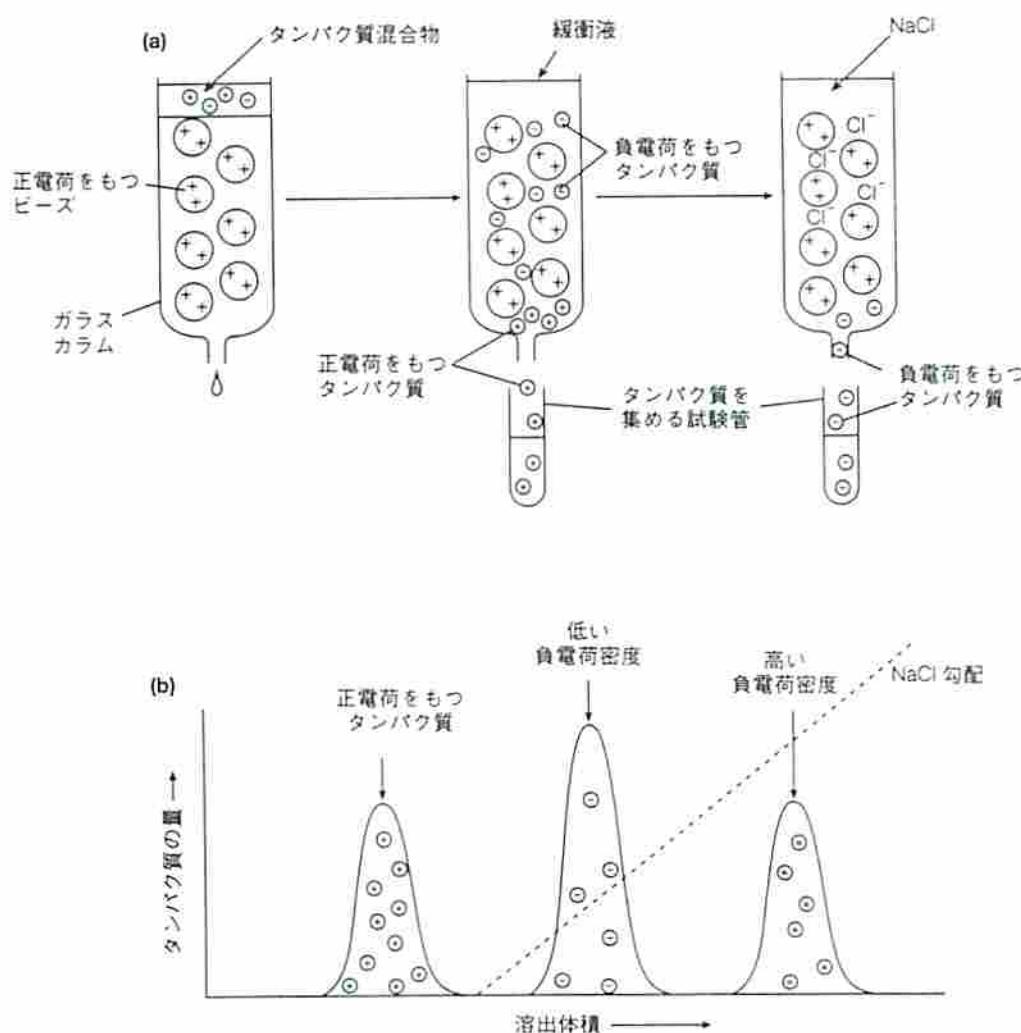


図 2. イオン交換クロマトグラフィー。(a) イオン交換クロマトグラフィーの概略図。(b) 正味で正に帯電したタンパク質は正電荷のビーズには結合せず、カラムをそのまま通り抜け、負に帯電した異なる電荷をもつ2種類のタンパク質は正電荷のビーズに結合する。溶出液の NaCl 濃度を上げていくとタンパク質が段階的に分離して溶出される。負電荷密度が低いタンパク質は負電荷密度の高いタンパク質よりも先に溶出される。

◆著者

B.D. HAMES (B.D. ヘイムズ)

School of Biochemistry and Molecular Biology, University of Leeds, Leeds, UK

N.M. HOOPER (N.M. フーパー)

School of Biochemistry and Molecular Biology, University of Leeds, Leeds, UK

◆訳者

田之倉 優 (たのくら まさる)

1974年 東京大学理学部卒業

1979年 東京大学大学院理学系研究科博士課程修了, 理学博士

1980年 大分医科大学 助手

1988年 順天堂大学医学部 講師

1989年 東京大学理学部 講師

1993年 東京大学大学院理学系研究科 助教授

1994年 東京大学生物生産工学研究センター 教授

1998年 東京大学大学院農学生命科学研究科 教授

専門: 構造生物学, 生化学, 食品工学

村松 知成 (むらまつ ともなり)

1985年 東京大学理学部卒業

1990年 東京大学大学院理学系研究科博士課程修了, 理学博士

1991年 東京大学大学院理学系研究科 助手

1995年 国立がんセンター研究所生物物理部 室長

2004年 理化学研究所ゲノム科学総合研究センター タンパク質構造・機能研究
グループ 上級研究員

専門: 生化学

阿久津 秀雄 (あくつ ひでお)

1967年 東京大学理学部卒業

1972年 東京大学大学院理学系研究科博士課程単位取得退学

大阪大学蛋白質研究所 助手

1973年 理学博士

1985年 横浜国立大学工学部 助教授

1991年 横浜国立大学工学部 教授

2000年 大阪大学蛋白質研究所 教授

専門: 構造生物学

キーノートシリーズ 生化学キーノート

定価 (本体4,600円+税)

発行 2002年6月17日 初版初刷

2005年3月19日 初版4刷

著者 B.D. ヘイムズ / N.M. フーパー

訳者 田之倉 優 / 阿久津 秀雄 / 村松知成

発行者 平野 啓正

発行所 シュプリンガー・フェアラーク東京株式会社

〒113-0033 東京都文京区本郷3丁目3番13号

TEL (03) 3812-0757 (営業直通)

印刷所 (株) シナノ

<検印省略>許可なしに転載、複製することを禁じます。

落丁本、乱丁本はお取り替えします。

ISBN 4-431-70919-3 C3045

©Springer-Verlag Tokyo 2002

Printed in Japan

<http://www.springer-tokyo.co.jp>

えることができる(図2.1)。しかし、第1章で述べたように、病原体が接触した植物の全てが発病するわけではない。大多数の病原体は植物に付着しても感染に失敗する。かりに感染に成功しても、発病に至らない場合もある。感染の成否、発病への道筋は、植物と病原体が接触した後の一連の相互作用によって決定されると考えてよい。本章では、病気の成立を理解するために重要な事項について解説する。

S I 感 染

A. 付着と侵入

感染の過程は、病原体と植物の接触(Contact, Inoculationも同義)から始まる。ウイルス、ウイロイドやファイトプラズマ、原生動物は、昆虫などの媒介者(Vector)によって、植物細胞内に直接侵入する。また、傷口の細胞の細胞膜やプロトプラストの細胞膜に付着したウイルスやウイロイドはエンドサイトーシス(Endocytosis)によって細胞内に取り込まれる(詳細は第5章参照)。一方、細菌の場合には、細胞外多糖(Extracellular polysaccharide)が植物の表層への付着(Adhesion)に関与する。この他に付着に関わる物質としては、*Agrobacterium tumefaciens*(根頭がんしゅ病菌)の生産するセルロース様多糖が、また、*Rhizobium*属菌(根粒菌)では植物起源のレクチンが菌体と植物の結合に関与している。絲状菌では、発芽管やその先端に多糖や糖ペプチド、纖維質からなる粘着物質(Mucilage)が分泌され、これが付着や水分環境の維持に関わる。粘着物質中には、クチナーゼ、ペクチナーゼ、セルラーゼなどのクチクラ(Cuticle, 角皮)や細胞壁の分解酵素も含まれている。

病原体が植物に入ることを貫入(Penetration)あるいは侵入(Invation)と呼んでいる。前者は主にクチクラから侵入する場合に用いられ、後者は組織内部に侵入した状態も含む用語である。侵入方法には以下のようなものがある(図2.2)。

- 1) 傷口からの侵入
- 2) 気孔や水孔、皮目などの自然開口部からの侵入

(参考文献5)

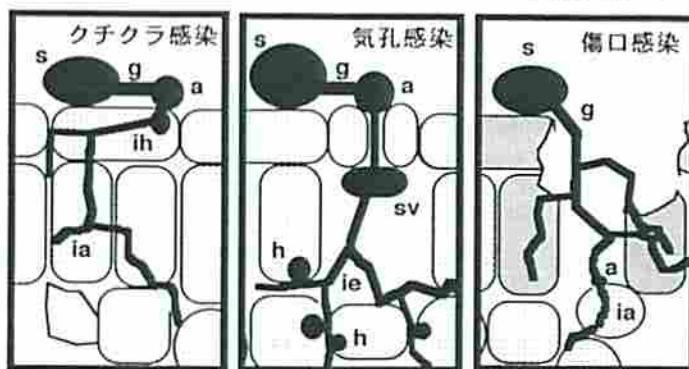


図2.2 病原糸状菌の侵入と感染方法の例
a:付着器, g:発芽管, h:吸器, ia:細胞内菌糸, ie:細胞間菌糸, ih:侵入菌糸, s:胞子, sv:気孔下のう(Substomatal vesicle)

3) 無傷のクチクラや細胞壁からの直接的な侵入

4) その他、特殊な器官(花器など)からの侵入

糸状菌は上記のいずれかの方法で侵入するが、菌の種類によってその方法が決まっている。一般的には、イネいもち病菌、うどんこ病菌などはクチクラを破って侵入する。*Helminthosporium*属菌は表皮細胞縫合部から侵入することが多い。カンキツ緑かび病菌は傷口から侵入する。ただし、イネいもち病菌でも気孔から侵入することもあり、一部のうどんこ病菌(*Leveillula*属や*Phylloctinia*属、第3章参照)は気孔から侵入する。また、同じ菌であっても形成される胞子によって侵入方法が異なる場合がある。

ムギ類黒さび病菌のさび胞子や夏胞子は気孔侵入する(図2.3)が、小生子はクチクラ侵入する。この他に、オオムギ裸黒穂病菌のように

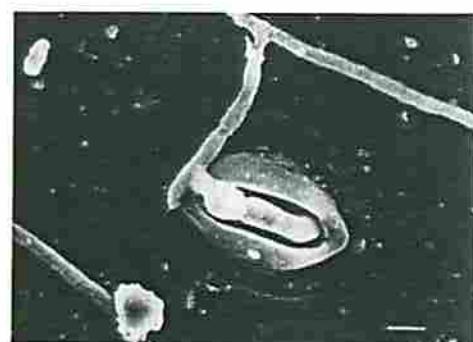


図2.3 コーヒーさび病菌の気孔からの侵入
菌糸から付着器がコーヒーの葉の気孔上に形成され、そこから侵入菌糸が生じている。(スケールは10 μm)

2001	1998年3月30日 新編第1版発行 1999年2月10日 新編訂正第2版 2001年2月20日 新編第4版発行
著者 著者と題名 著者と題名 著者と題名	著作代表者 久能 勇 発行者 株式会社 義賢堂 代表者 及川 浩 印 刷 者 株式会社 三秀舎 販賣者 山岸貞純
◎著作権所有	
本体 4000 円	
発行所	〒113-0033 東京都文京区本郷5丁目3番15号 新義賢堂 TEL. 03(384-0911) FAX 03(384-2655) [7-25709] ISBN4-8425-9804-9 C3061
PRINTED IN JAPAN	製本所 板倉製本印刷株式会社