

# バクテリオファージ T3 の DNA パッケージング

加 藤 尚 子

## 1) はじめに

バクテリオファージはバクテリア（細菌）に感染するウイルスである。二重鎖線状 DNA を持つバクテリオファージにおいて、その構造は種々のファージで異なるが遺伝子である DNA を包み込んだ頭部と、バクテリアの細胞膜に取りついて DNA を注入するために必要な尾部と尾部繊維を持っている点は共通している（図 1）。

バクテリアの細胞膜に取りついたファージは、動植ウイルスと異なり、DNA だけを細菌内に注入する。細菌内に入ったファージ DNA は、細菌の DNA を完全に壊して、細菌の代謝システムを全てファージ生産に向けさせ短時間の間に 100 倍以上のファージを増殖する。その基本的な過程は、ファージ DNA とそれを包み込む頭部や尾部たんぱく質の合成、およびファージの組立である。ファージ増殖過程において、頭部、尾部、および尾部繊維の部品がそれぞれ別々に作られて後、頭部に尾部が、尾部に尾部繊維が結合して 1 個のファージができて上がる。

ここでは、私が関わった T3 ファージでの研究結果を中心にファージ頭部の形態形成について述べたいと思う。T3 ファージ頭部は、主要頭部たんぱく質である gp10 が正 20 面体構造の殻を作っており、その内部に頭部内部たんぱく質、そして DNA が含まれている<sup>1)</sup>。

このような頭部構造は、長年の研究により、ファージ粒子頭部よりは少し丸く、小さな頭部前駆体（プロヘッド）に DNA が包み込まれる過程によって

## 2 (加藤)

形成される事が明らかになった(図1<sup>2)</sup>)。また一方、DNAの方も粒子DNAが鎖のように長く連なったコンカテマーDNAから、切断されて粒子サイズのDNAになる(DNA成熟)ことがわかった。DNA成熟は、プロヘッドにDNAが包み込まれる過程を通して起こる事が明らかになった。このDNAがプロヘッドに包み込まれる過程をDNAパッケージングと呼ぶ<sup>3)</sup>。

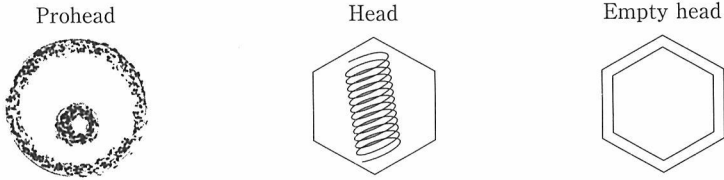
DNAパッケージングの研究は、たんぱく質の殻であるプロヘッドにDNAが入るという、たんぱく質とDNAの相互反応を見るものである。DNAがどのようにしてあの狭い空間の頭部に詰め込まれるのか、DNAの移動はどのようなメカニズムによっているのか、DNAの切断の特異性はどのようにしてなされるのかなど、多くの興味深い問題を提供する。

ここでは、T3ファージDNAパッケージングの研究において、環状DNAが包み込まれる事が新しく発見された事、およびその研究過程でプロヘッドの構造の各頂点にコネクターが存在する事が示唆された事について報告したいと思う。

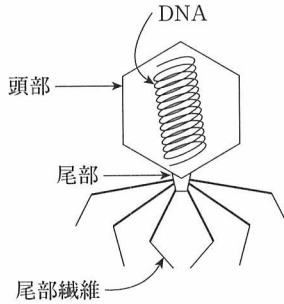
### 2) ファージ粒子中のDNA

バクテリオファージの頭部に入っている線状DNA(粒子DNA)はファージの種類により独特な末端構造を持っている。図2に示すように、末端構造の違いはあるが、全てのファージで両末端が同じ配列(terminal redundant sequences)になっている。代表的なファージについて言うと、 $\lambda$ ファージは、DNA末端に一本鎖DNAがとび出した構造をしている。それに対してT4や、T3、T7ファージでは二本鎖ともそろった構造になっている。 $\lambda$ 、T3、T7ともDNAは、それぞれのファージ集団の中で全て端から端まで同じ配列をしている。いっぽうT4ファージは、個々のファージのDNA末端がそれぞれずれていて互いに違った配列になっており、個々のファージはファージDNA1個分より少し多めのDNAを持っていて、余分の部分が末端で繰り返されている(図2)。

このようにファージの種類により、独特なDNA構造を持つが、それがで



(1) T3ファージの頭部関連構造体



(2) T3ファージ粒子の構造

図 1. T3 ファージの構造

- (1) プロヘッドは T3ファージ粒子よりもいくぶん丸みを帯びている。プロヘッドに DNA が入る事により頭部構造が変換して正20面体構造になる。DNAが入った頭部から DNA が抜けると空頭 (empty head) になる。図では、DNAが入った頭部にはすき間があるように描かれているが、実際は、頭部いっぱいに DNAが入っている。
- (2) DNAが入った頭部に尾部が結合し、尾部に尾部繊維が6本結合する。

#### 4 (加藤)

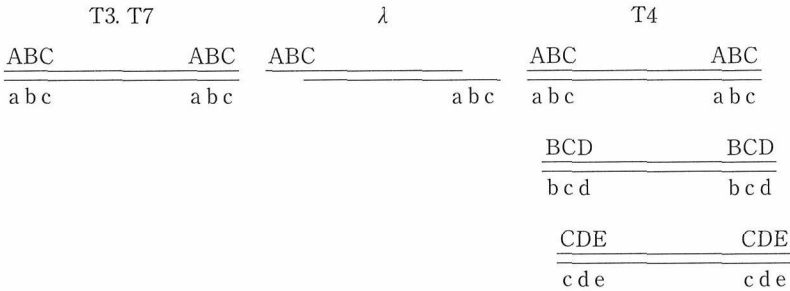
きる過程は、意外にも非常に共通していることがわかってきている。ファージの種によって異なる独特な DNA 構造は、DNA 合成の後に起こる DNA 成熟過程によってできる。DNA 成熟過程は、頭部の内部に DNA が入る DNA 包み込み過程 (DNA パッケージング) と関連している。これらのファージ間で DNA 成熟と DNA パッケージングのメカニズムに多くの共通性がある事が明らかにされてきている。<sup>3)</sup>

### 3) DNA 合成と DNA 成熟

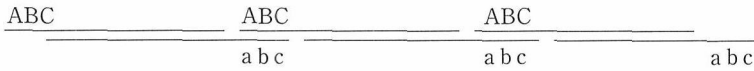
細菌内に入ったファージ粒子 DNA をもとにしてファージ DNA が合成されるが、その合成された DNA は、粒子 DNA が何本も一列につながったもの (コンカテマー DNA) であることが示された (図 2)。コンカテマー DNA はファージ頭部に入る過程と関連して粒子サイズに切られると考えられている。コンカテマーが粒子 DNA になる過程を DNA 成熟といい、DNA が頭部に入る過程を DNA パッケージングという。すなわち DNA 成熟は DNA パッケージングに伴って起こると考えられている。<sup>4)</sup>

では、なぜコンカテマーができるのだろうか。それは、粒子 DNA が線状であることと関係している。生物の持っている DNA は生物によってその構造が異なっている。DNA の両端がつながった環状 DNA を持っている細菌や、ある種のウイルスもあるが、その他のほとんどの生物では線状 DNA である。

線状 DNA が複製されるときに厄介な問題が起こる。図 3 (a) に T3 ファージと近縁の T7 ファージ DNA の複製が示されている。<sup>5)</sup> 線状 DNA が複製されるとき、DNA 複製に働く DNA ポリメラーゼの性質によって 5' 末端が複製されずに 3' 末端が一本鎖でとび出した構造を作る。これは DNA が環状であればできないので問題はない。私たちヒトを含む多くの生物は線状 DNA をもつが、これらの生物では DNA 端にテロメアと呼ばれる余分の DNA が付いており複製の度に短くなっていくが、情報を持っているわけではないので問題はない。テロメアが尽きるとその細胞の寿命も尽きる



(1) 種々のファージ DNA

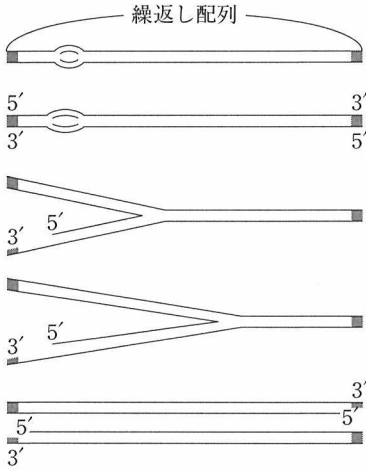


(2) コンカテマー

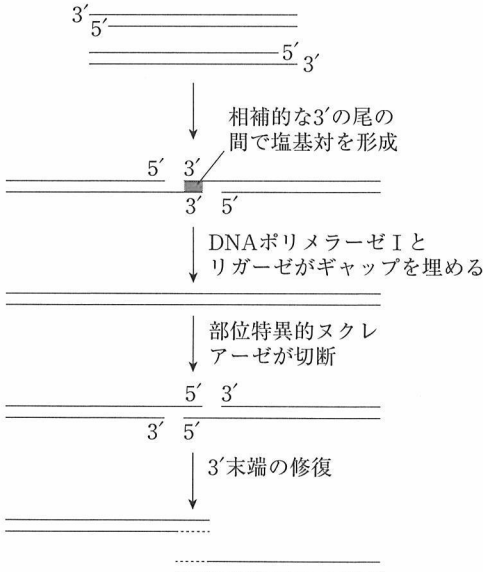
図 2. 種々のファージ DNA とコンカテマー

- (1) アルファベットは大文字と小文字で塩基配列の相補性を表す。ファージの種類で同じ記号を用いているが、ファージ間で同じ配列を意味しない。それぞれファージ固有の配列をしている。両端で同じ配列を持っている事を意味している。
- T3, T7ファージの DNA は両端の二重鎖がそろった構造であり、全てのファージで同じ DNA である。 $\lambda$ ファージでは、両端に一本鎖 DNA が飛び出しており、全てのファージで同じ DNA である。T4ファージの DNA は DNA パッケージングの時にコンカテマー DNA がファージ 1 個分よりも少し多く頭部に入るので、その結果個々のファージ DNA は少しずつ両端がずれている。
- (2)  $\lambda$  DNA のように、両端に相補的な一本鎖 DNA が飛び出すと他の DNA の一端が結合して、DNA がつながる。それを繰り返す事により長い鎖状のコンカテマーができる。T3, T7, T4ファージでなぜコンカテマーができるかについては図 3 に説明している。

6 (加藤)



(a) 線状 DNA の 3' 末端の複製は、最初不完全である。



(b) コンカテマーが形成され、5'→3'に働く DNA ポリメラーゼによる複製の完成が可能になる。

というわけである。ファージの場合はコンカテマーを作ることによりこの問題を回避している。図3 (b)には、DNA 端がどのように修復されるかが示されているが、今のところこのモデルが正しいかどうか疑問が持たれている<sup>6)</sup>。

複製された DNA は両端に一本鎖 DNA が飛び出しているが、この部分は両端で同じ配列 (cohesive end) であるので図3 (b)にあるように、一方の DNA の右端は他方の DNA の左端で互いに相補的な配列を介してつながることができる。このようにして何本もの DNA がつながったコンカテマーができる (図2)。

DNA 成熟の研究からこのコンカテマーは再び粒子サイズの DNA に切られることが知られている。又一方 DNA パッケージングの研究から、頭部に包み込まれる DNA はコンカテマーである

図3. T7 DNA 分子の複製の図解

ことが示された。すなわち DNA の切断と頭部への包み込みはカップルしている。DNA パッケージングの際、もし図 3 (b) のような両端の修復が行われなかったとしたら、コンカテマー DNA の半分は無駄になってしまう。DNA パッケージングの研究で、この DNA の末端の修復がどのように為されるのかは、大きな研究の焦点である。

#### 4) プロヘッドの形成

バクテリオファージの頭部は、最初粒子の頭部に比べて少し小さく、丸みを帯びた頭部前駆体が形成され、これをプロヘッドという (図 1)。プロヘッドに DNA が包み込まれて、その途中でプロヘッドが構造変換を起こして粒子頭部が完成する。

T4ファージの *in vitro* でのプロヘッドの再形成の研究において、プロヘッドの形成には頭部と尾部のつなぎ目に存在するコネクターが重要な働きをしていることが示された<sup>7)</sup>。このコネクターは、DNA パッケージングの際には、DNA の入口としての働きをし、又ファージが細菌に取りついてファージ DNA を注入する際には、その出口となる。このようにコネクターは、頭部形成や、DNA の出入りに重要な働きをしている構造である。このコネクターは20面体構造の頭部の尾部結合個所のみが存在していると従来考えられていたが、私たちの T4のプロヘッド再構成実験により、12ヶ所の頂点に存在するのではないかという事が示唆された。T3を使った DNA パッケージングの実験により、この示唆を支持する結果を得たので後で詳しく述べる。

#### 5) DNA パッケージング

頭部前駆体 (プロヘッド) に DNA が包み込まれる DNA パッケージングの研究は、これが起こるのに必要な成分を分離精製して、試験管の中で混合することにより調べられた (defined *in vitro* DNA packaging)。その結果、DNA パッケージングには、プロヘッド、DNA、2種類のたんぱく質が必要であ

## 8 (加藤)

ることが明らかになった。その他に ATP と塩類などが必須である。DNA パッケージングの条件は、2 本鎖線状 DNA を遺伝子にするファージに共通している。

T3ファージの DNA パッケージングには、プロヘッド、DNA、gp18 (遺伝子18のたんぱく質)、gp19、ATP が必要である。これらを適当な塩類とともに混ぜ合わせると DNA パッケージングが起こる<sup>8)</sup>。

この研究でこれまでにわかっている主なことを以下に述べる。

- ★ 線状 DNA ならばどんな DNA (T3DNA でなくても良い) でもプロヘッドに包み込まれる。
- ★ 環状 DNA は包み込まれない。
- ★ DNA のプロヘッドへの入り口はコネクターである。
- ★ gp19はプロヘッドのコネクターに、gp18は DNA に結合する。gp19は ATP と結合して分解し、そのエネルギーを使って DNA をプロヘッドの中に移動させる働きをする。
- ★ DNA は、頭部の中いっぱいになったら、gp19によって切断される (headful mechanism)。頭部いっぱいの条件で、gp19は T3DNA の特異的末端配列を認識して切断するエンドヌクレースとしての活性を持つ。T3DNA 末端配列がなくても、頭部いっぱいになれば DNA の切断が起こる。DNA の切断は両端がそろった形で起こる。

以上の結果をふまえて、残された問題を整理すると以下ようになる。

生体内での DNA パッケージング (in vivo DNA packaging) では、包み込まれる DNA はコンカテマーであり、包み込まれる際に DNA の両端の修復が起こり、包み込まれた DNA はその両端に TR 配列 (Terminal Redundant sequences) をもっている。それに対して in vitro DNA packaging では、両端のある線状 DNA しか包み込まれない。in vitro DNA packaging 実験の結果から、もし線状 DNA しか包み込まれないとすると、長いコンカテマーの端から順番に包み込まれるより方法がなくなり、これは余り有り得ないことである。すなわち、まず DNA パッケージングの最初の段階は、長いコンカ



テマー DNA を切る反応が起こらなければならない。しかしながら環状 DNA が包み込まれないということは、この反応が *in vitro* packaging 系で起こらないことを示している。最初の DNA 切断は、T3DNA の端を正確に認識して起こらねばならない。特に図 2 に示されているように最初に起こる DNA 切断は、DNA の複製に伴う両端の未完成部分をいかにして修復しているのかという問題と関連しており重要な問題である。これについては今までに多くのモデルが提出されている<sup>6)</sup>。

## 6) 環状 DNA の包み込み

T3ファージのパッケージング系を使って、プロヘッドに環状 DNA が結合できるかどうかを電子顕微鏡で観察する実験を行った。最初のもくろみでは、環状 DNA はプロヘッドに入らないと思ってプロヘッドと DNA の結合を見ようとしたのである。ところが予期に反して、多くのプロヘッドが DNA を包み込んで成熟頭部に変換していることを発見した。この事実は、環状 DNA が T3ファージ DNA パッケージング系で切断を受けて、頭部に包み込まれたことを示している。プロヘッドのコネクターにある小さな穴は、2本鎖の1本の DNA しか通れないので、環状のままでは通過できない。

実際環状 DNA を T3DNA パッケージングの条件で置いておくと1回の切断を受けて線状に変化し、包み込まれることが観察された。

### a) 環状 DNA の切断の条件

環状 DNA のパッケージング実験では、DNA の切断と包み込みを分けて調べることができる。包み込みには、ATP の分解によるエネルギーが必要であるので、ATP が無いと包み込みが起こらない。ATP の無い条件で環状 DNA は、切断を受ける事がわかった。環状 DNA の切断には、プロヘッド、gp19が必要で、gp18は必要でないことがわかった。

今まで多くの人がこの種の実験を行ってきたのにもかかわらず、環状 DNA は包み込まれないとされてきたのに、なぜ異なった結果になったのだ

ろうか。それは実験条件にあることが判明した。実験を続けていくうちに、プロヘッドが無くなり、新しく精製されたプロヘッドを使って実験してみると環状 DNA の切断が起こらなくなった。実験条件を探しているうちに、カルシウムイオンを加えると切断が起こることが判明した。新しいプロヘッドにはカルシウムイオンが含まれていなかったと考えられる。プロヘッド精製にカルシウムイオンを加えることは無いので、先のプロヘッドには精製過程でカルシウムイオンが微量残っていたものと考えられる。

以上の結果から、環状 DNA の切断には、プロヘッド、gp19とカルシウムイオンが必須であることがわかった。gp18は、環状 DNA の切断には必要でないが、DNA の包み込みには必須である。このことから gp18は DNA の先端をコネクターへと導くのに働いているのかもしれない。gp18は、直線 DNA の端に結合すると考えられているので、環状 DNA の切断には関係なくて、DNA の端ができるとそこに結合しコネクターから頭部へ DNA を移動するのに働いていると思われる。

#### b) gp19のエンドヌクレース活性

バッケイジング条件での gp19のエンドヌクレース活性を、プラスミド (環状 DNA) を用いて調べた。この実験は、環状 DNA を用いているがコンカテマー DNA の切断で始まる *in vivo* DNA packaging での最初の反応に対応すると考えられる。よって、この環状 DNA の切断は *in vitro* DNA packaging での最初の反応と考える事ができるので、この反応の事を開始切断と呼ぶ事にする。

プラスミド DNA として pUC18と、pUC18に T3DNA の末端繰り返し配列を含んでいる pUC18・E1-TR を用いたが、どちらも同じように 1 回の切断が見られた。この結果は切断個所に塩基配列の特異性がないことを示している。実際、切断は 1 回だけであるが、プラスミドのどこでも起こっているようである。その切断個所は、ライゲーションによる実験から両端がそろった切断である事がわかった。

表 1. Mutated gp19 の endonuclease 活性

gp19	DNA packaging <sup>※1</sup>		gp19 endonuclease activity		
	crude	defined	terminal cleavage <sup>※1</sup>	initial cleavage <sup>※2</sup>	packaging <sup>※2</sup>
Wild	+	+	+	+	+
G61	-	-	-	-	-
H344D	-	-	-	-	-
G429R	+-	+-	+	+-	+-
G63D	-	+-	-	-	-
G367D	-	+-	-	-	-
G369D	-	+	-	-	-
G424E	-	+	-	-	-
H347D	-	+	+	+	+
K64T	+	+	+	+	+
K370I	+	+	+	+	+
G429L	+-	+	+	+-	+-
K430T	+	+	+	+	+
H553L	+	+	+	+	+

※1 crude は、T3感染菌の crude extract での DNA パッケージング活性であり、defined は精製系での DNA パッケージング活性である。terminal cleavage とは、defined の DNA パッケージングにおいて、T3DNA の末端配列を認識して切断が起こる反応を見たものである。これらの結果は、Morita et al (1994)、Kimura et al (1991) より引用した。

※2 initial cleavage とは、環状 DNA を基質にした endonuclease 活性で、環状 DNA を 1 回切断し、線状 DNA にする反応であり、gp19 と Ca<sup>2+</sup> を要求する。その条件に ATP と gp18 を加えると DNA パッケージングが起こる。

これまでに gp19 の様々な個所に突然変異が誘導された変異 gp19 が分離されて<sup>9) 10)</sup>いる。これらの変異 gp19 を使ってエンドヌクレース活性を調べた。表 1 に示されているように、開始切断が起こる gp19 では、包み込みも起こっている。また、pUC18・E1-TR を用いた実験で、頭部いっぱい DNA が包み込まれたときに、T3DNA の末端配列があると、そこで DNA が切断される反応が知られている(特異的な末端切断<sup>11)</sup>) が、その活性と開始切断の活性がおのおのの gp19 突然変異体で一致している。末端切断はもちろん包み込み反応が起こった最終での反応であるので、末端切断が開始切断と全く同じ条件で起こっているという事は、開始切断と末端切断が全く同じ反応である事を示している。ただ、開始切断では、末端配列特異性が見られないが。末

端配列特異的な切断でも、頭部いっぱいにならなければ配列があっても切断は起こらないし、また末端配列が無くても末端切断が起こる事が示されているので、開始切断でも配列特異性はもっと他の要因がからんでいるのかもしれない。

## 7) プロヘッドの構造

DNAが入る前の頭部(プロヘッド)の構造は図1に示すように成熟頭部に比べて、少し小さく丸みを帯びている。私は、T4のプロヘッドの再構成実験により、プロヘッドのコネクターはただ1ヶ所に存在するのではなく、頭部構造の全ての頂点に存在する事を示唆した。T3のプロヘッドではどうなっているのだろうか。コネクターはDNAパッキングにおいてDNAの入り口になっているので、DNAパッキングの研究とも深く関連する問題である。

### a) プロヘッドとDNAの結合

DNAパッキングの研究のさなか、プラスミッドDNAがプロヘッドに結合する様子を電子顕微鏡で観察した。パッキングの条件で、ATPの代わりにATP- $\gamma$ Sを加えるとATPの分解が起こらずプロヘッドにDNAが結合したまま包み込みが止まった状態になる。これを電子顕微鏡で観察したところ、1つのプロヘッドに2つ以上のDNAが結合しているものが見つかった。これは、T3ファージでもプロヘッドに複数個のコネクターが存在する事を示唆している。

又、プロヘッドに結合しているDNAは、非常に縮合しており太く、短くなっていた。この事実はDNAが頭部にどのような力を使って移動するのかわという問題を解くヒントになる。DNAが縮合してその力で移動するのではないかという事が言われている。DNAの両端にgp18が結合する事によりDNAの輪が閉じられて、それがDNAの構造を縄のようによじらせたと考えられる(ツイスト構造)。

### b) プロヘッドと gp19の結合

プロヘッドに複数個のコネクターが存在する事を確かめるために、プロヘッドと gp19の結合について調べた。gp19はプロヘッドのコネクターに結合する事が知られている。実際コネクターの無いプロヘッドを用いた場合、gp19はこのプロヘッドに結合しない<sup>12)</sup>。

一定量のプロヘッドに対して、ATP が存在しない場合、gp19の量を増やしていくとプロヘッドどうしが gp19を介してつながる事が報告されている。それを電子顕微鏡で観察すると、gp19の量が多くなるとプロヘッドの巨大な塊が形成される事がわかった。ATP が存在する場合、プロヘッドに gp19が6分子結合するが、ATP が存在しない場合では、20-30分子の gp19が結合すると報告されている。仮に、gp19が1つのコネクターに6分子結合できるとしても、20-30分子の gp19が1個のプロヘッドに結合している状態は、3-4個のコネクターに結合した事になる。この条件では、電子顕微鏡の観察により、巨大なプロヘッドの集合した塊が見られた。この結果は、プロヘッドの複数の頂点に結合した gp19が他のプロヘッドと結合をしたためにプロヘッドの巨大な集合体を形成した事を示す。即ちプロヘッドには複数の頂点にコネクターが存在する事を示唆している。

この結果をさらに確かめるために以下の実験を行った。

### c) 線状プラスミド DNA のパッケージング

もし複数のコネクターがプロヘッドに存在するのならば、複数個の DNA が頭部に包み込まれやすいのではなかろうか。T3DNA (38,208 bp) の6分の1の大きさの pUC18E1-TR (6,338 bp) と14分の1の大きさの pUC 19 (2,686 bp) の2種のプラスミド DNA が T3プロヘッドにどれくらい包み込まれるかを調べてみた。結果は、どちらも頭部いっぱい DNA が包み込まれた。即ち、1つのプロヘッドに6本あるいは、14本の DNA が包み込まれたのである。

そして、これらのプラスミドは制限酵素で切断して線状にしたもので調べ

なのであるが、切断個所で1本鎖の端が飛び出る様にDNAを切断する酵素(Pst I)でpUC18・E1-TRを、2本鎖DNAの両端がそろう様に切断する酵素(Sma I)でpUC19を線状に切断したDNAを使用した。どちらの酵素で切断したプラスミドDNAでも頭部いっばいにDNAが包み込まれているという事は、試験管の中で1本鎖が飛び出ているDNAが互いにつながってコンカテマーを作って、それが1つのコネクターの入り口から入ったために、複数のDNAが包み込まれたのだという事では、この結果を説明できない。なぜなら、両端をそろえて切断したプラスミドDNAは、コンカテマーを形成できないにもかかわらず多数包み込まれたのであるから。

もちろん1つのコネクタから何回もDNAが入っていった可能性を否定できない。しかし、DNAパッケージングにおいて、プロヘッドとDNA、gp18、gp19が複合体を作る事がこの反応の速度制限個所になっていると考えられるので、こんなにも効率良く十数本のDNAが包み込まれる事はかなり考えにくい事のように思われる。いずれにしてもプロヘッドには複数個のコネクタが存在するという可能性とこの結果は矛盾しない。

これらの実験結果は、T3プロヘッドの12の頂点にコネクタが存在している事を示唆している。

## ま と め

バクテリオファージは細菌を宿主とするウイルスであるが、動物や植物を宿主とするウイルスに比べて非常に特徴的な構造をしている。動植ウイルスは球形か、円筒状で単純な構造をしている。それに対してバクテリオファージは頭部、尾部、尾部繊維といった複雑な構造を持っている。これは、細菌に吸着したファージがDNAのみを細菌の細胞の中へ注入するためである。動植ウイルスはDNAを包む殻ごと細胞内に入り、細胞の中でDNAがとび出すので、DNAを注入するための器官である尾部などが要らないのである。

ファージの頭部は、正20面体の球形か、少し縦に長くなった構造をしている。頭部は頭部前駆体(プロヘッド)にDNAが入って構造変換を起こしてで

きあがる。プロヘッド形成の研究の結果、頭部と尾部をつなぐコネクターが重要な働きをしている事がわかった。そして、コネクターが尾部との結合点だけでなく、全てのプロヘッドの頂点に存在している事を示唆した。実際、T4ファージなど大きな尾部を持つファージでは、見つけやすいので、1本以上の複数の尾部を持つものが昔から知られて<sup>13)</sup>いる。

プロヘッドにDNAが包み込まれる過程であるDNAパッケージングの研究で、基質となるDNAは、粒子DNAが何本も直列につながったコンカテマーであり、パッケージングされる事により粒子サイズに切られる事が判明した。しかし、T3、T7ファージでは、コンカテマーDNAの切断に必要なエンドヌクレース活性がgp19によりなされる事はすでに報告されていたが、DNAパッケージングの起きない条件でしかそれが起こらなかった。今回環状プラスミドのパッケージングの研究により、エンドヌクレース活性を伴ったDNAパッケージングの条件が見つかった事を報告した。

また、DNAとプロヘッドの結合を観察する中で、プロヘッドが全ての頂点にコネクターを結合しているのではないかという事を示唆する結果を得た。これは、私がT4ファージのプロヘッド再構成実験で得た結果を支持するものである。

DNAパッケージングの研究は、まだDNAの末端の修復、DNAの頭部内での構造、プロヘッドの構造変換など多くの重要な問題を残している。

#### 参考文献

- 1) 加藤尚子 (1978) バクテリオファージ T3の形態 大谷学報 第58巻 3号, 1-9.
- 2) Matsuo, H, and Fujisawa, H. (1973) Studies on bacteriophage T3. I. Kinetic studies on particle formation and role of capsids as intermediates of head morphogenesis of bacteriophage T3. Virology 54, 305-312.
- 3) 加藤尚子 (1983) バクテリオファージ T3の DNA 成熟 大谷学報 第62巻 4号 1-11.
- 4) Black, L. W. (1989) DNA packaging in dsDNA bacteriophages. Annu. Rev. Microbiol. 43, 267-292.

- 5) Watson, Hopkins, Roberts, Steitz, Weiner 著 監訳者 松原謙一, 中村桂子, 三浦謹一郎 (1988)ワトソン 遺伝子の分子生物学 第4版 p. 299.
- 6) 森田美代, 藤澤久雄 (1997)ファージはいかにして自己 DNA を選択しパッケージするのか. 蛋白質・核酸・酵素 42, 609-618.
- 7) Kato, H. and Baschong, C. (1997) Isolation of a gp20-complex and its role in in vitro assembly of both prohead and core of bacteriophage T4. Virology 227, 400-408.
- 8) Hamada, K., Fujisawa, H. and Minagawa, T. (1986) A defined in vitro system for packaging of bacteriophage T3 DNA. Virology 151, 119-123.
- 9) Morita M., Tasaka, M. and Fujisawa, H. (1994) Analysis of functional domains of the packaging proteins of bacteriophage T3 by site-directed mutagenesis. J. Mol. Biol. 235, 248-259.
- 10) Kimura, M. and Fujisawa, H. (1991) Dissection of functional domains of the packaging protein of bacteriophage T3 by site-directed mutagenesis. Virology 180. 709-715.
- 11) Fujisawa, H., Kimura, M. and Hashimoto, C. (1990) In vitro cleavage of the concatemer joint of bacteriophage T3 DNA. Virology 174, 26-34.
- 12) Fujisawa, H., Shibata, H. and Kato, H. (1991) Analysis of interactions among factors involved in the bacteriophage T3 DNA packaging reaction in a defined in vitro system. Virology 185, 788-794.
- 13) 加藤尚子 (1993) バクテリオファージ T4の頭部形態形成 大谷大学研究年報 第44集 1-45.

(本学教授 分子生物学)

<キーワード>エンドヌクレース活性, バクテリオファージ T3,  
DNA パッケージング