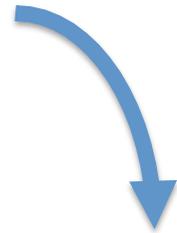


- 3.1 植物の代謝
- 3.2 炭水化物の生合成・同化
- 3.3 脂肪酸の生合成・同化
- 3.4 アミノ酸の生合成・同化
- 3.5 核酸の生合成・同化
- 3.6 異化作用
- 3.7 呼吸によるATP合成
- 3.8 解糖系
- 3.9 トリカルボン酸回路(TCA回路)
- 3.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

エネルギー



簡単な化合物

CO₂ H₂O
NH₃ など

同化
(合成反応)



異化
(分解反応)

複雑な化合物

グルコース
アミノ酸
脂肪酸 など

エネルギー



3.1 植物の代謝

エネルギー代謝を担う物質の多くはヌクレオチドとリン酸を持っている

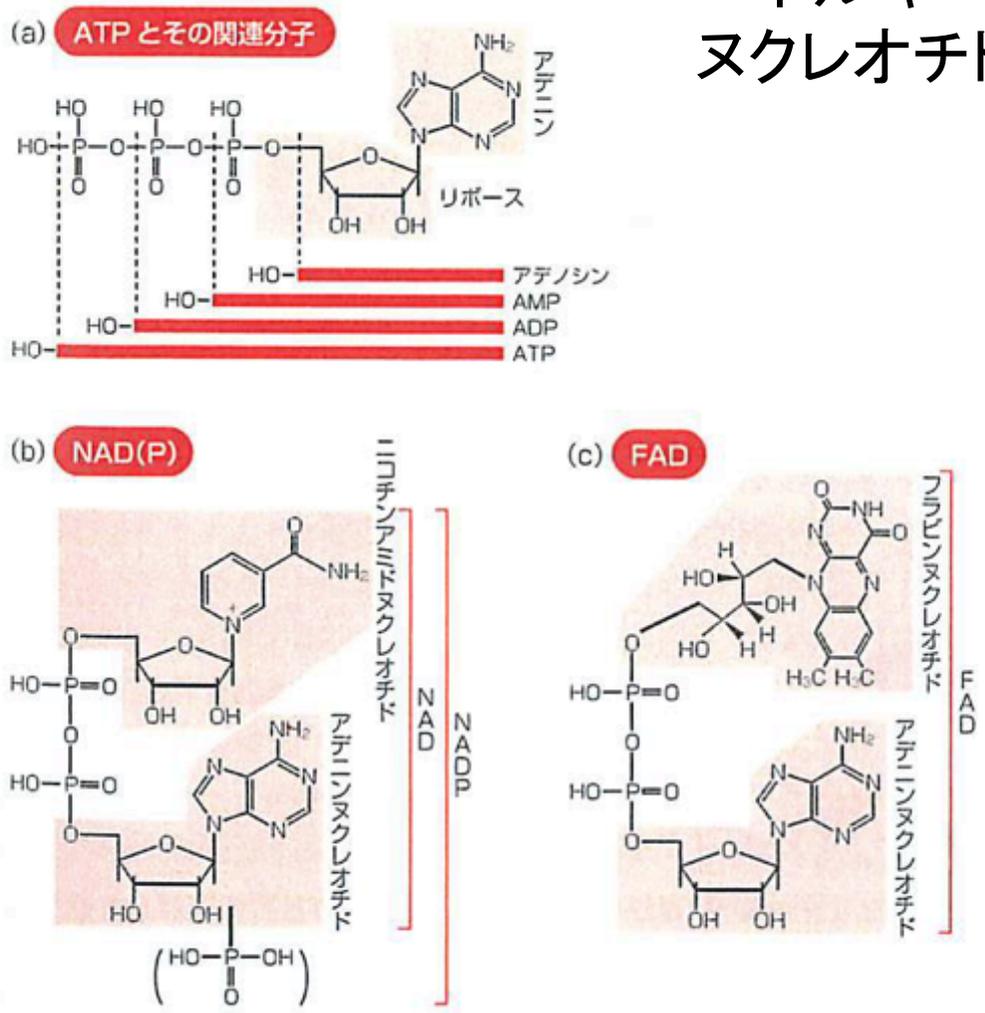


図 3.1 エネルギー代謝を担う化合物
 (b)1分子のNAD(P)は2原子のHを受け入れる[$NAD(P) + 2e^- + 2H^+ \rightarrow NAD(P)H_2$]. その際、1原子はピリジン核の4位の炭素に結合するが、残りの1原子は生物体内のpHの範囲では多くの場合H⁺となって遊離している[$NAD(P)^+ + 2e^- + 2H^+ \rightarrow NAD(P)H + H^+$]. このため、還元型のNAD(P)は、 $NAD(P)H + H^+$ と $NAD(P)H_2$ の2通りに表記される。ここでは2原子のHを受け入れたことがわかりやすいNAD(P)H₂で表す。

ATP
ATP エネルギー
ATP

ADP
ADP
ADP

簡単な化合物

CO₂ H₂O
NH₃ など

同化
(合成反応)

異化
(分解反応)

複雑な化合物

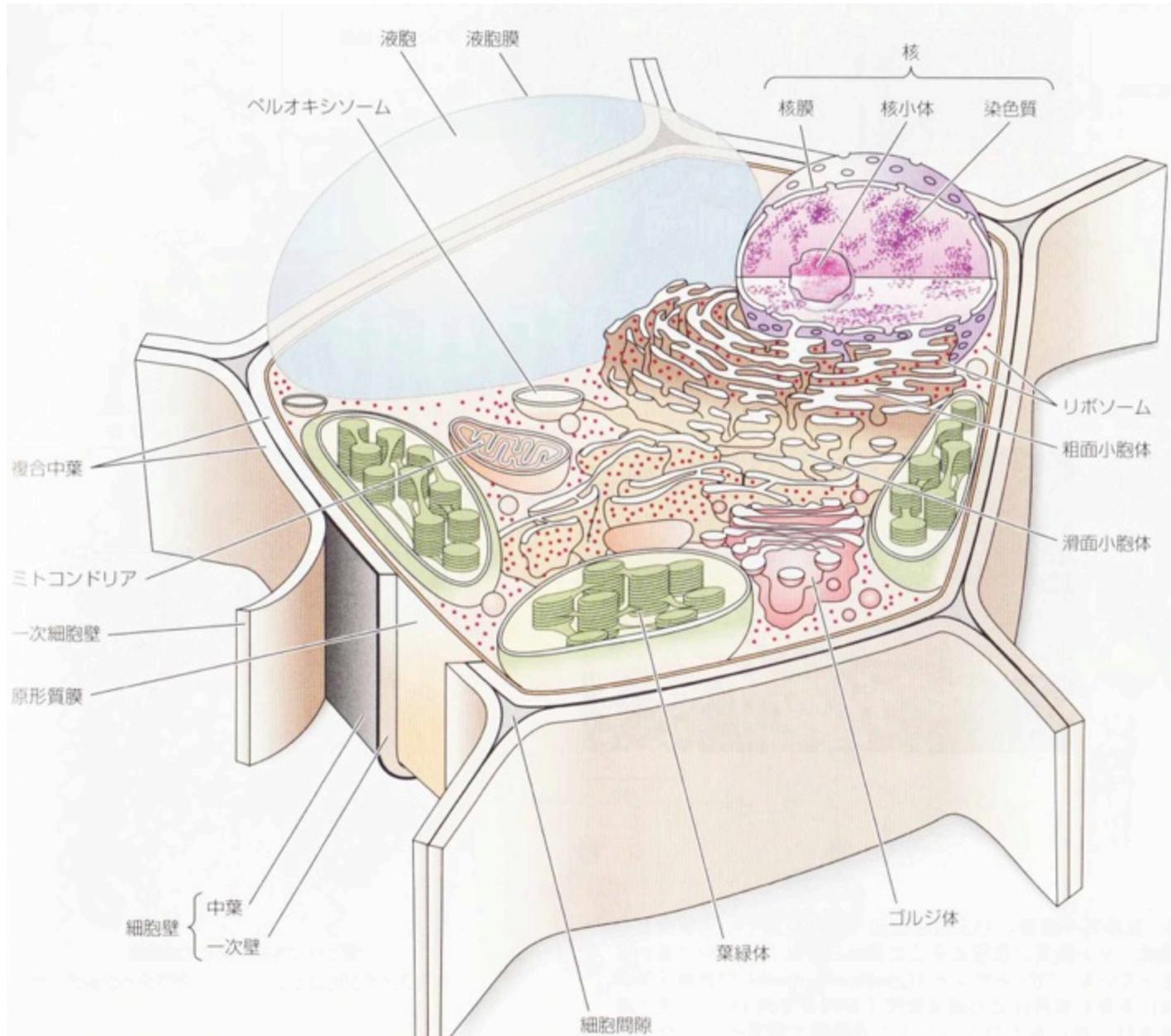
グルコース
アミノ酸
脂肪酸 など

エネルギー
ATP
ATP

ADP
ADP

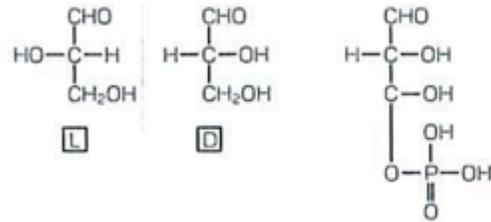
細胞で同化や異化の起こる場所

オルガネラ

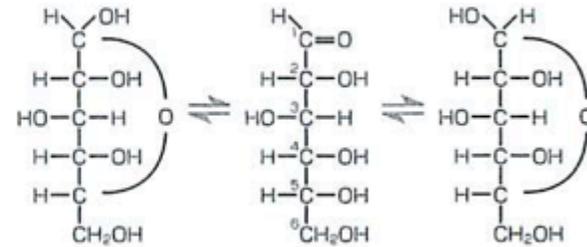


3.2 炭水化物の生合成・同化

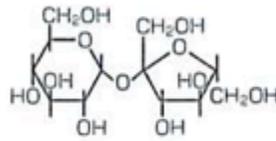
(a) グリセルアルデヒドとグリセルアルデヒドリン酸



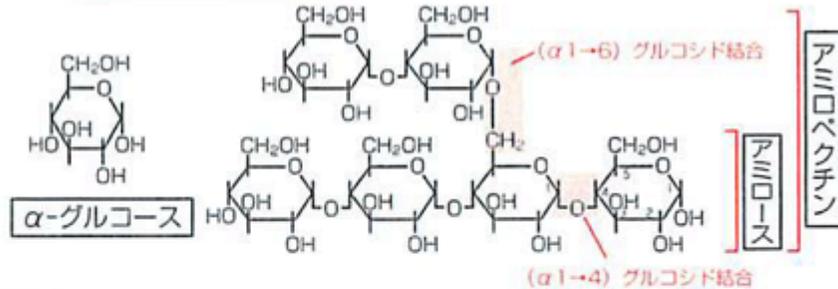
(b) グルコースと環構造の形成



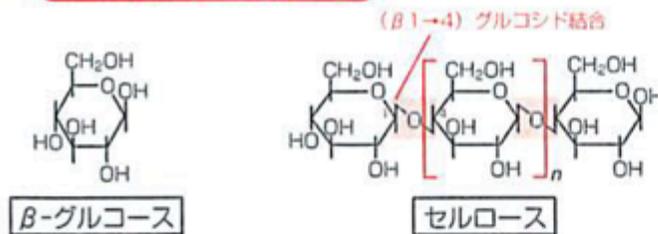
(c) スクロース



(d) α -グルコースとデンプン



(e) β -グルコースとセルロース

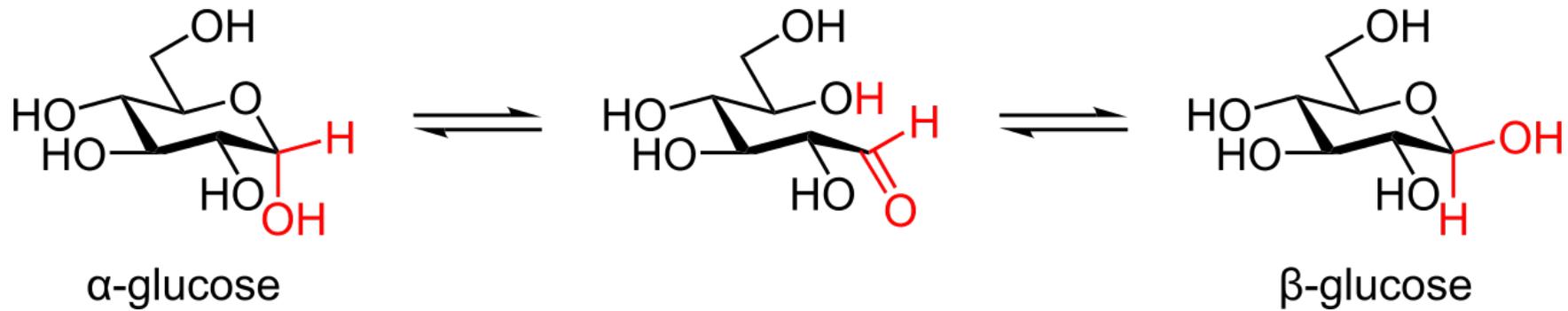


同化の基本となるC3化合物についてはよく構造を理解しておくとい

図 3.2 炭水化物とその代謝に関連する化合物

C, O, H からなり $[\text{CH}_2\text{O}]_n$ の分子式で表される炭水化物には、アルデヒド基をもつアルドースとケト基をもつケトースが存在する。三炭糖 ($n=3$)、五炭糖 ($n=5$)、六炭糖 ($n=6$) 等に分類される。(a) のグリセルアルデヒドは最も簡単なアルドースで、生物は光学異性体のうち D 体を利用。図右のようにリン酸化される。(b) のグルコースは、アルデヒド基と分子内のカルボニル基が反応して環構造を形成する。(c) のフルクトースとグルコースが結合したスクロースは、両分子のカルボニル基がグルコシド結合を形成し安定である。(d) のデンプンはグルコースが α 1 \rightarrow 4 結合で直鎖状につながったアミロースと、 α 1 \rightarrow 6 結合により枝分かれしたアミロペクチンからなる。(e) のセルロースはグルコースが β 1 \rightarrow 4 結合で直鎖状につながった高分子。

デンプンとセルロースの違い
モチとウルチの違い



モチとウルチの違いは何が決める？





NOG

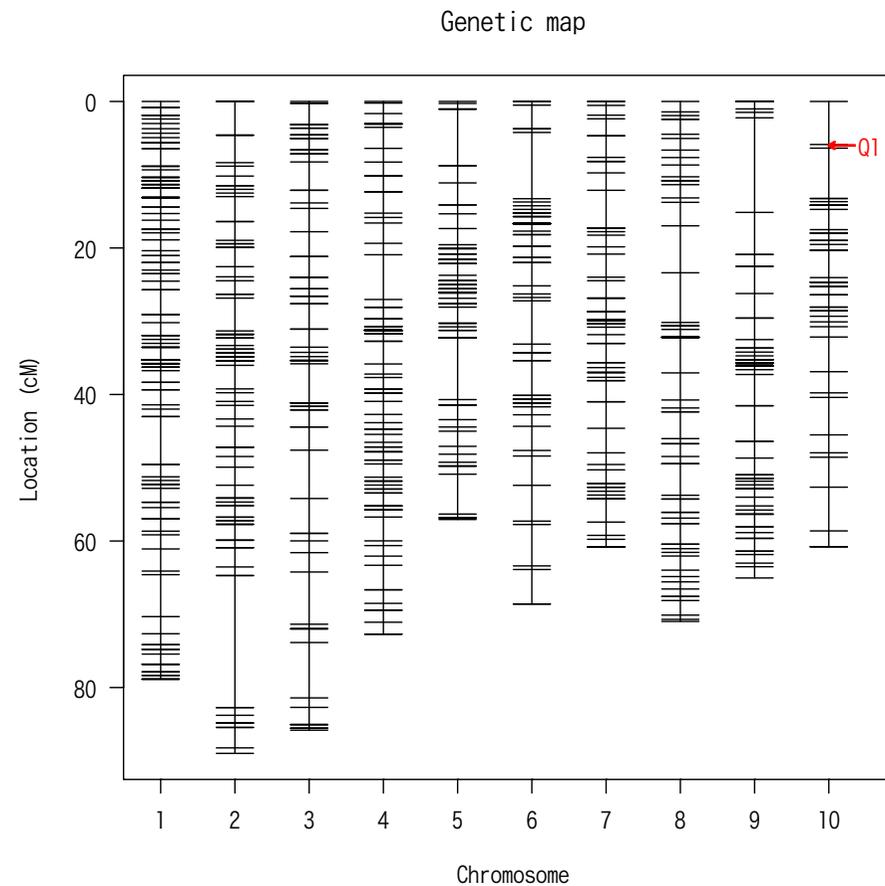
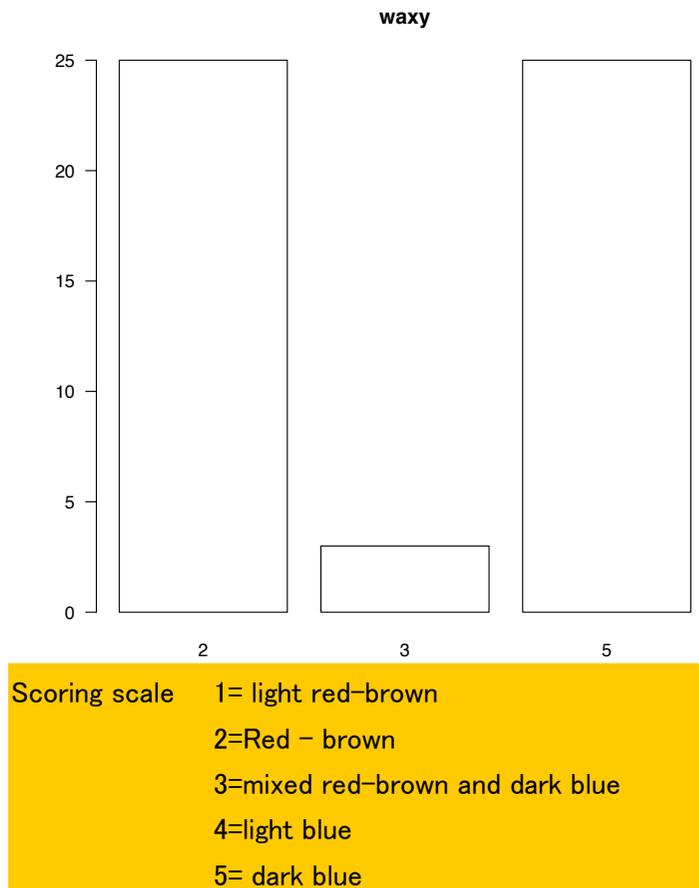


BTx623

図2. 左: 非灌漑地でのソルガム栽培と農家の聞き取り調査(岡山県高梁地区、2011)。右: 本研究のQTL解析に用いるたかきび(NOG)とグレイソルガム (BTx623)。

モチ性とウルチ性を検定して染色体地図との連鎖を解析する

QTLという解析でモチとウルチを決める遺伝子を明らかにできる
(*waxy*遺伝子=デンプン合成酵素をコードしている)

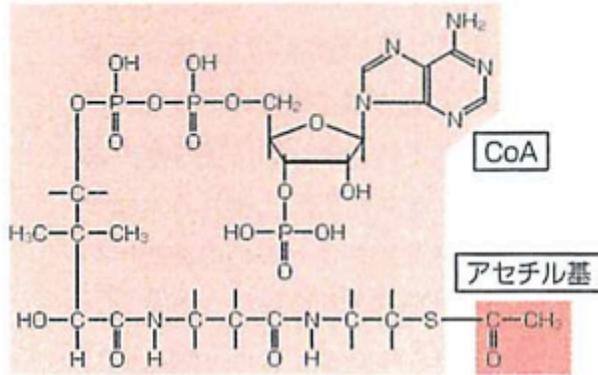


No. individuals: 53

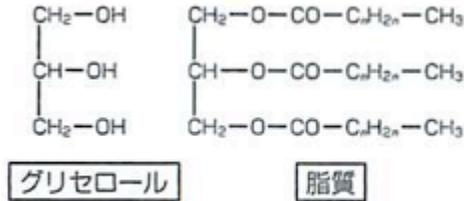
Total markers: 1,285

3.3 脂肪酸の生合成・同化

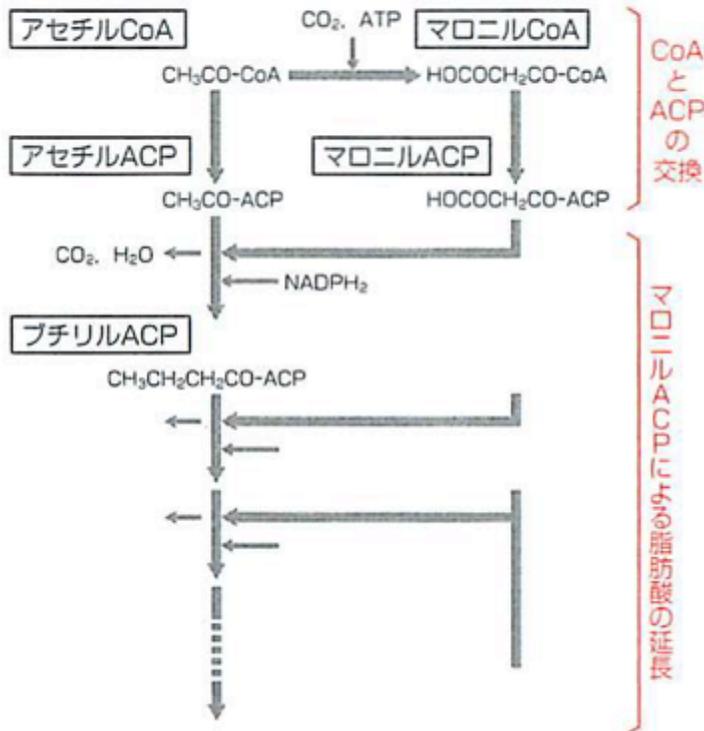
(a) アセチル CoA



(c) グリセロールと脂質

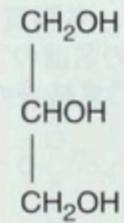


(b) 脂肪酸の合成

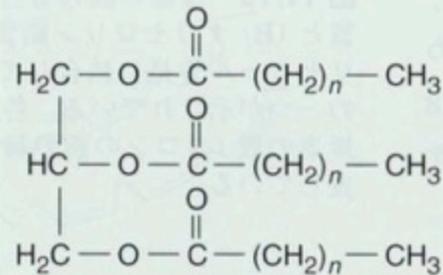


炭素が2つずつ付加される

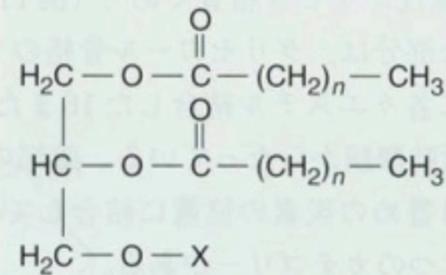
図 3.3 脂肪酸とその代謝
に関連する化合物



グリセロール



トリアシルグリセロール
(主な貯蔵脂質)



グリセロ脂質

X = H

X = HPO_3^{2-}

X = $\text{PO}_3^{2-}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{+}{\text{N}}(\text{CH}_3)_3$

X = $\text{PO}_3^{2-}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{NH}_2$

X = ガラクトース

ジアシルグリセロール (DAG)

ホスファチジン酸

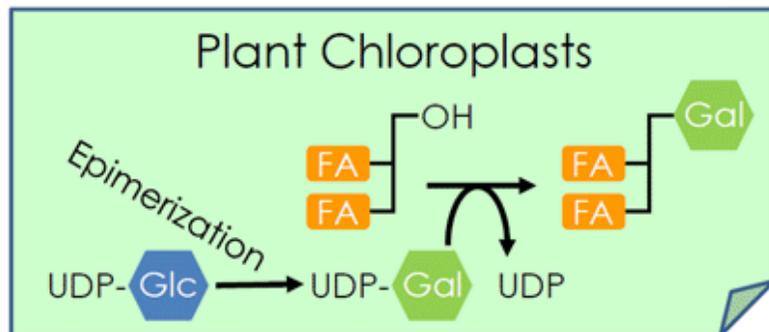
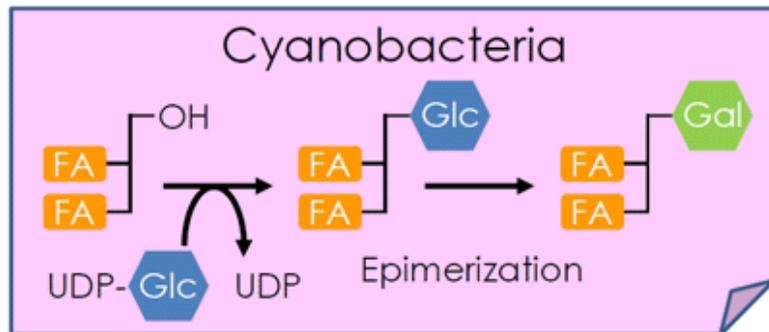
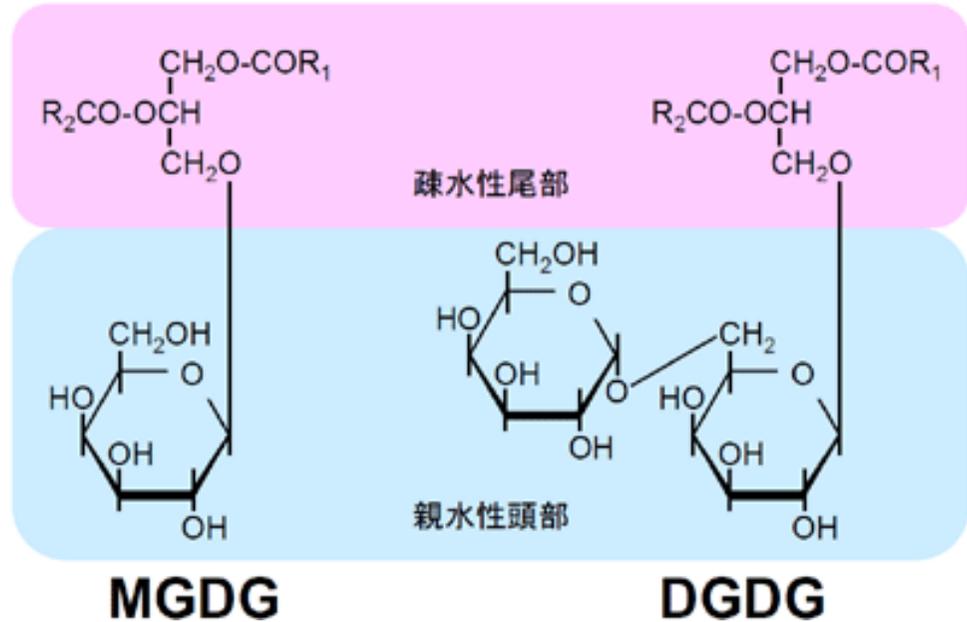
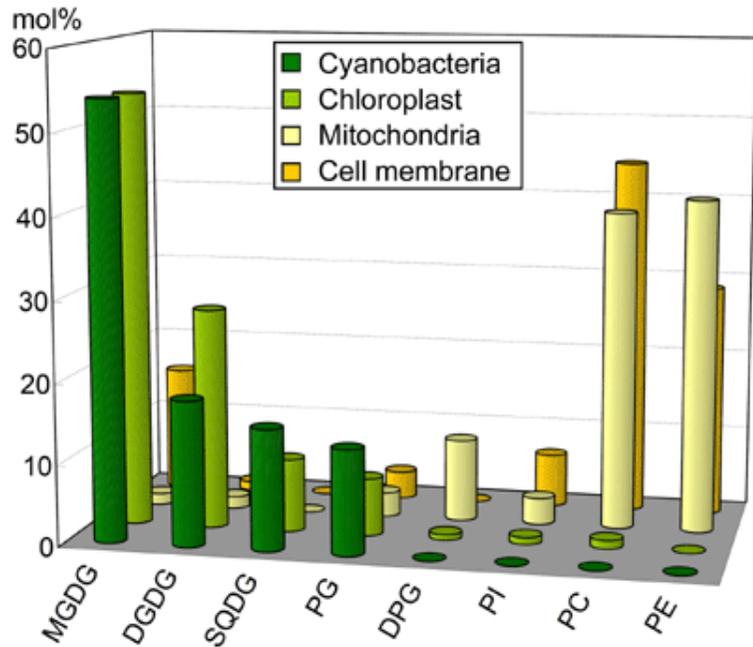
ホスファチジルコリン

ホスファチジルエタノールアミン

ガラクト脂質

表 11.4 細胞に存在する膜のグリセロ脂質成分

	脂質組成 (全脂質に対する割合)		
	葉緑体	小胞体	ミトコンドリア
ホスファチジルコリン	4	47	43
ホスファチジルエタノールアミン	—	34	35
ホスファチジルイノシトール	1	17	6
ホスファチジルグリセロール	7	2	3
ジホスファチジルグリセロール	—	—	13
モノガラクトシルジアシルグリセロール	55	—	—
ジガラクトシルジアシルグリセロール	24	—	—
スルホ脂質	8	—	—



ガラクト脂質は葉緑体に多い！

=

光合成細菌にも多い！

=

葉緑体は光合成細菌から進化した？

炭素骨格となる化合物

それ由来するアミノ酸

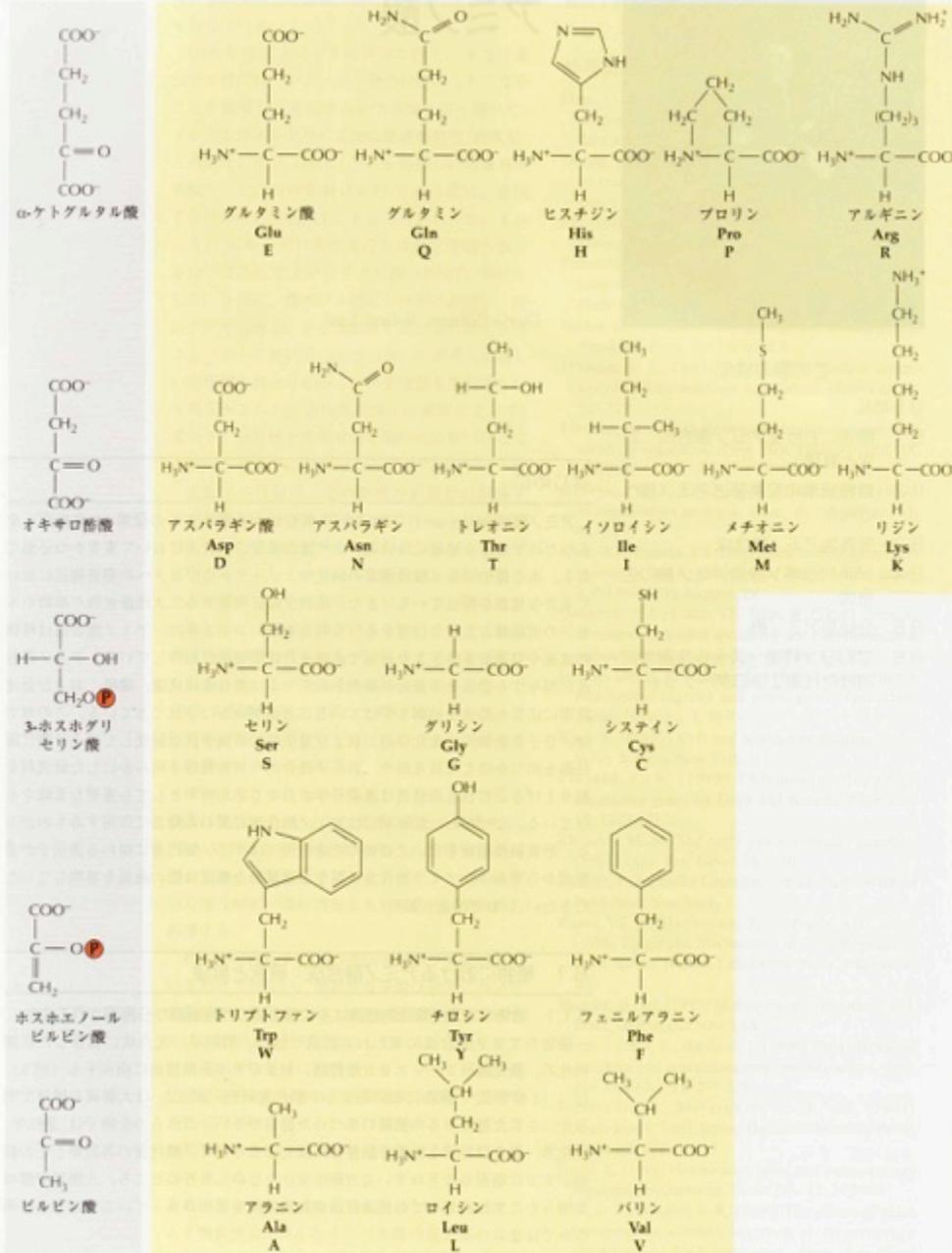


図 8.1

糖分解、クエン酸回路、およびカルビン回路から生成する有機酸が、タンパク質を構成する20種類のアミノ酸の炭素骨格のもとになる。この図には、3つの芳香族アミノ酸の基質となるエリトロ-

ス4-リン酸と、ヒスチジン合成の基質となるリボース5-リン酸は示されていない。

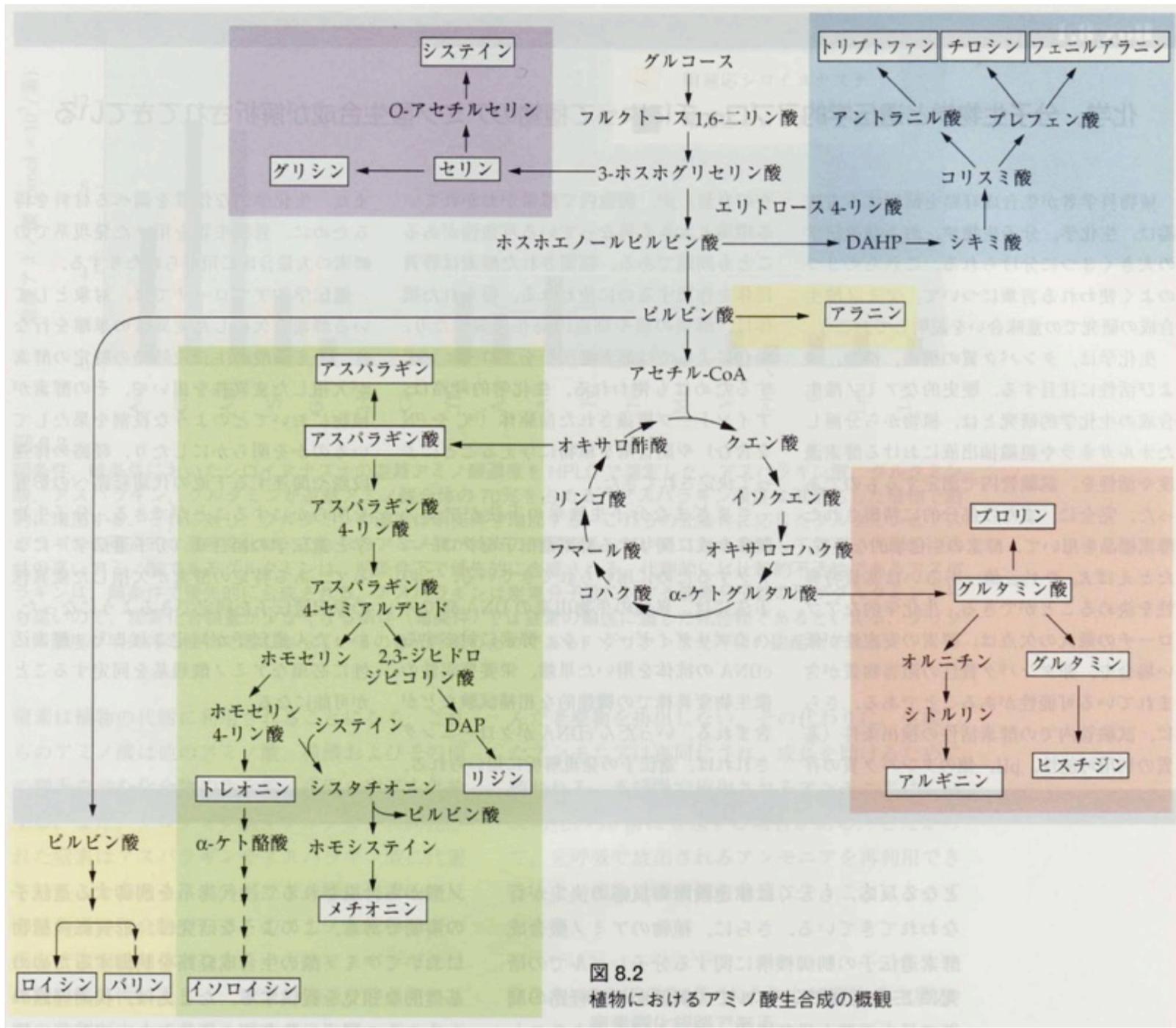
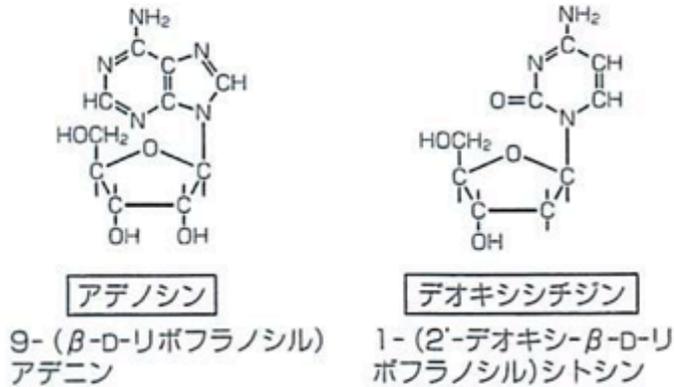


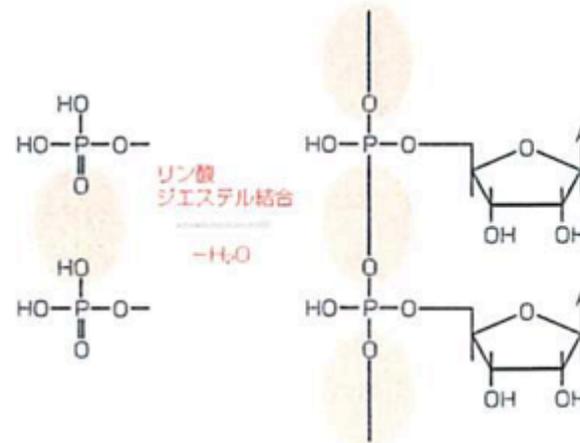
図 8.2 植物におけるアミノ酸合成の概観

3.5 核酸の生合成・同化

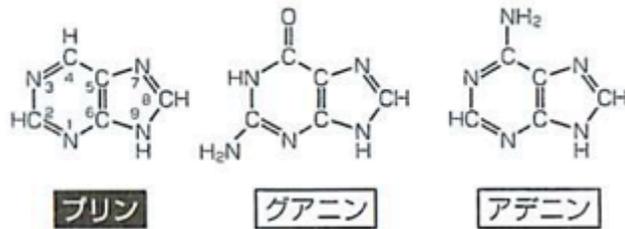
(a) **ヌクレオシド**



(b) **核酸の重合**



(c) **プリン塩基**



(d) **ピリミジン塩基**

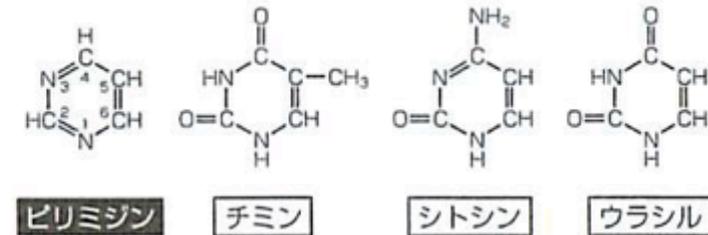
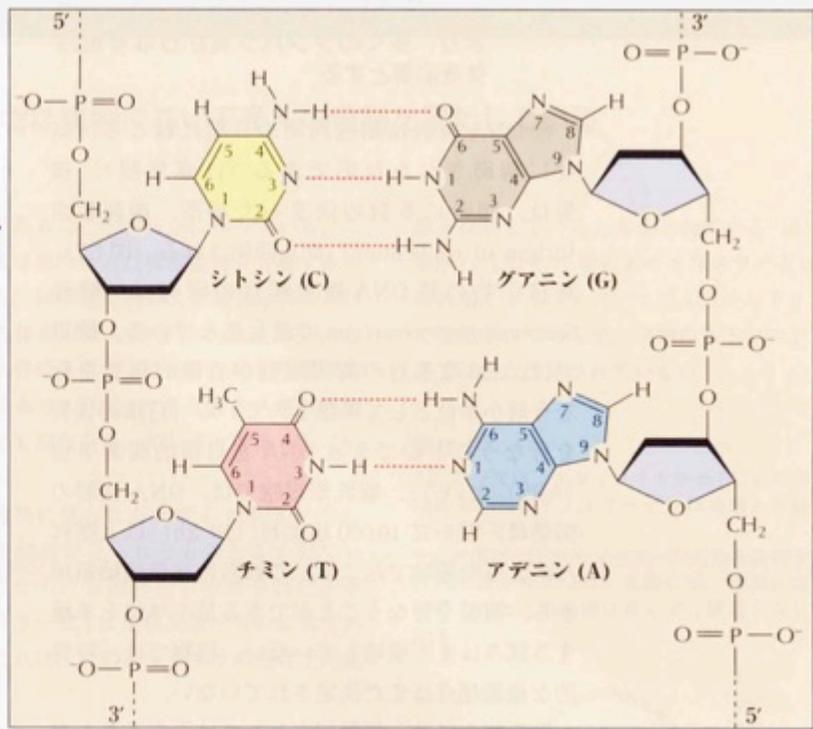
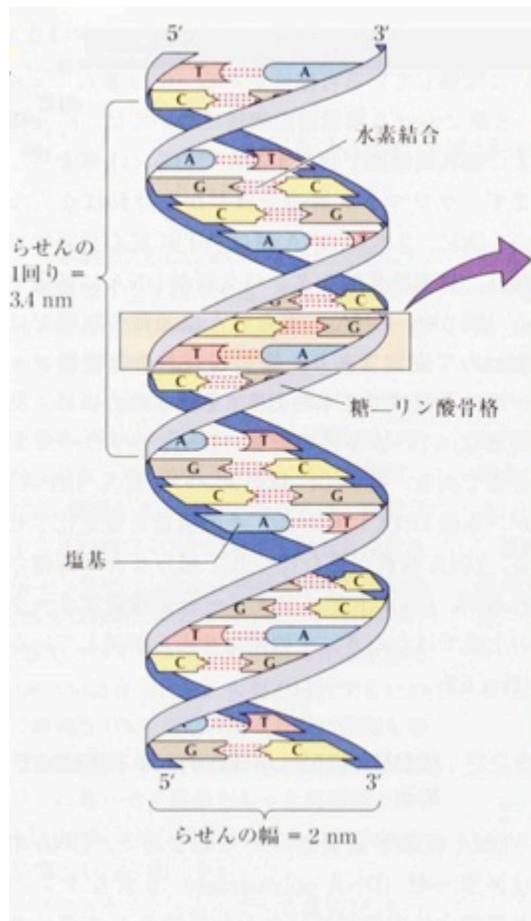
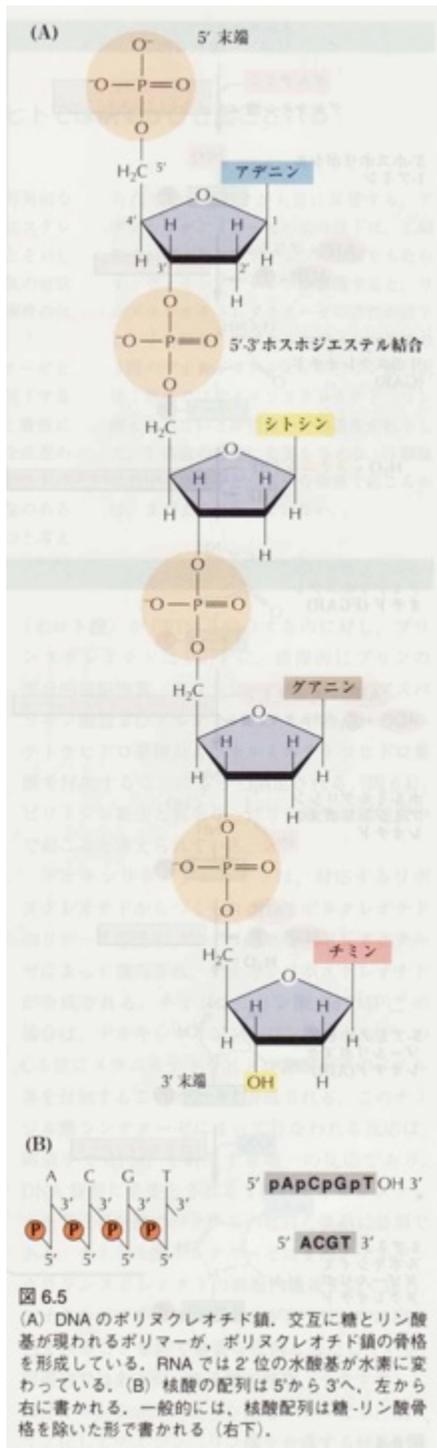


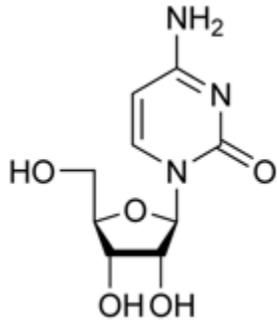
図 3.5 核酸を構成する分子

(a) リボ核酸は、塩基に五炭糖が結合したヌクレオシド(アデノシン)にリン酸基が結合したもの、デオキシリボ核酸は、リボ核酸のリボースが酵素的に還元されてつくられる。(b)リン酸ジエステル結合。(c)プリン骨格の塩基。(d)ピリミジン骨格の塩基。

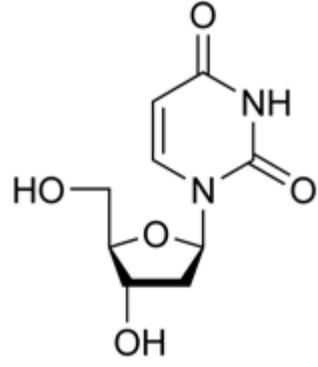


核酸は、5'末端のリン酸と3'末端の水酸基がホスホジエステル共有結合して鎖状になる

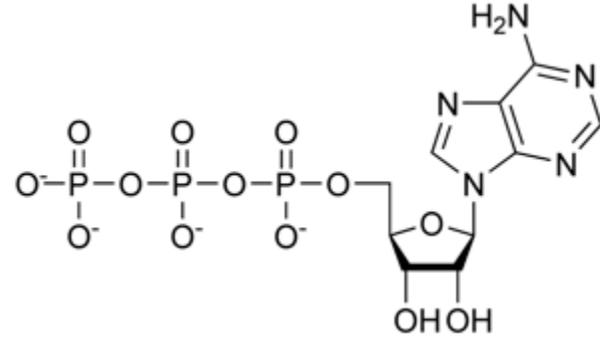
①



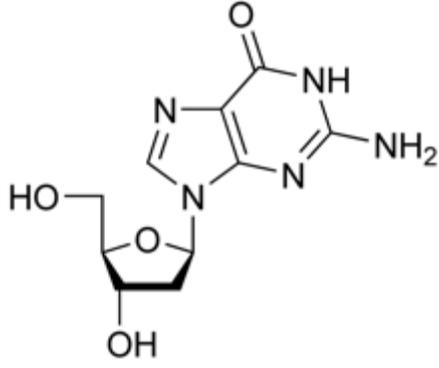
②



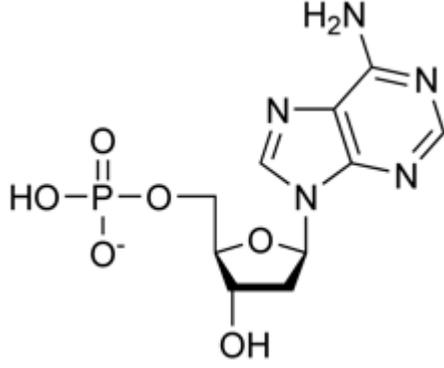
③



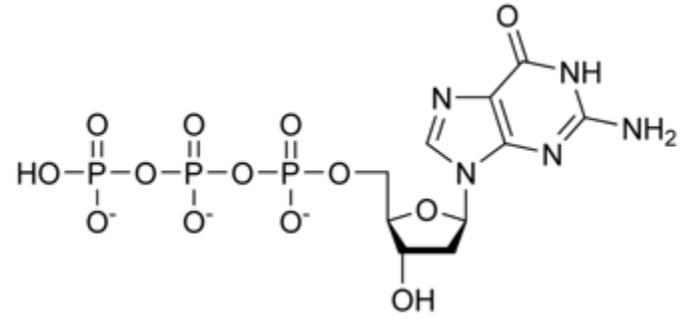
④

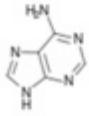
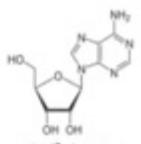
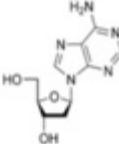
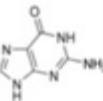
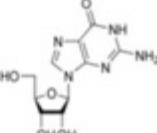
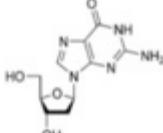
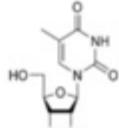
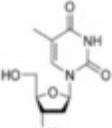
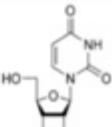
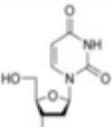
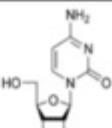
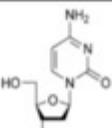


⑤



⑥



核酸塩基	リボヌクレオシド	デオキシリボヌクレオシド
 アデニン	 アデノシン A	 デオキシアデノシン dA
 グアニン	 グアノシン G	 デオキシグアノシン dG
 チミン	 5-メチルウリジン T[1]	 チミジン dT[1]
 ウラシル	 ウリジン U	 デオキシウリジン dU
 シトシン	 シチジン C	 デオキシシチジン dC

シチジン
(C)

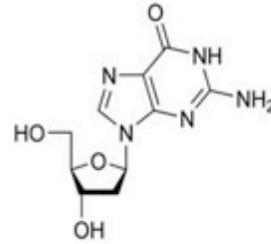
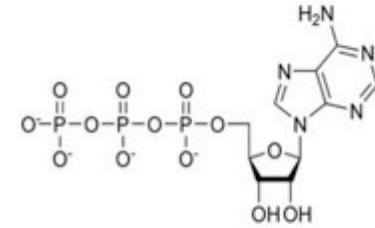
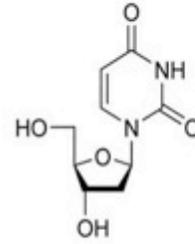
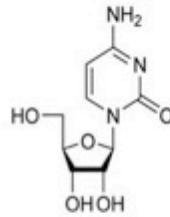
①

デオキシウリジン
(dU)

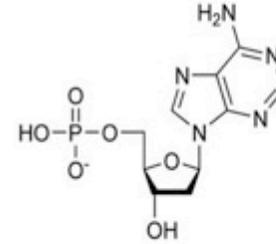
②

アデノシン三リン酸
(ATP)

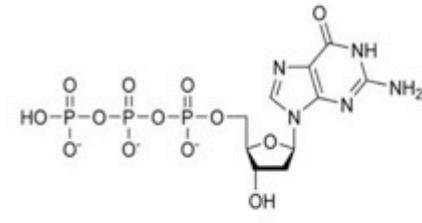
③



④



⑤



⑥

デオキシグアノシン
(dG)

デオキシアデノシン一リン酸
(dAMP)

デオキシグアノシン三リン酸
(dGTP)

DNAは細胞内のどこにある??

細胞内共生の痕跡:オルガネラDNA

Nuclear DNA

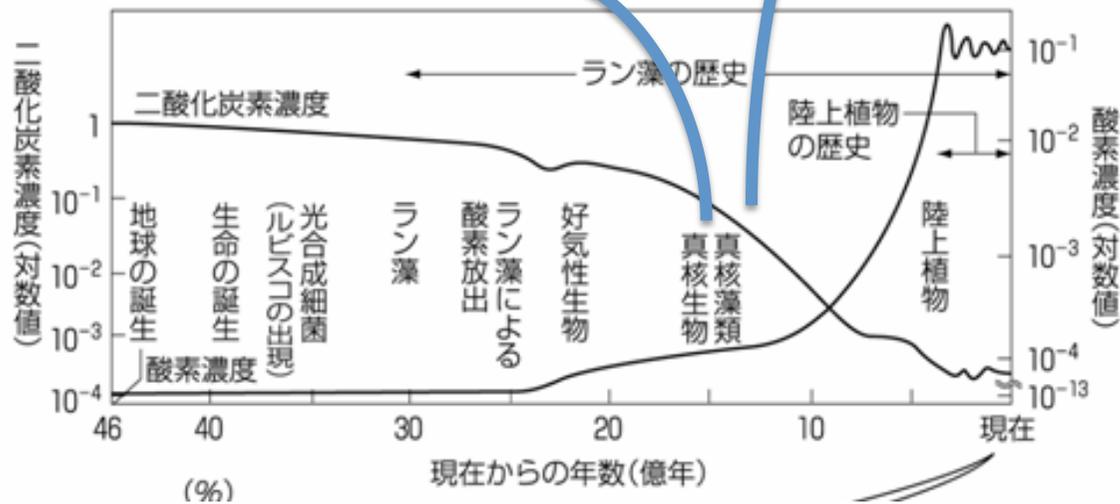
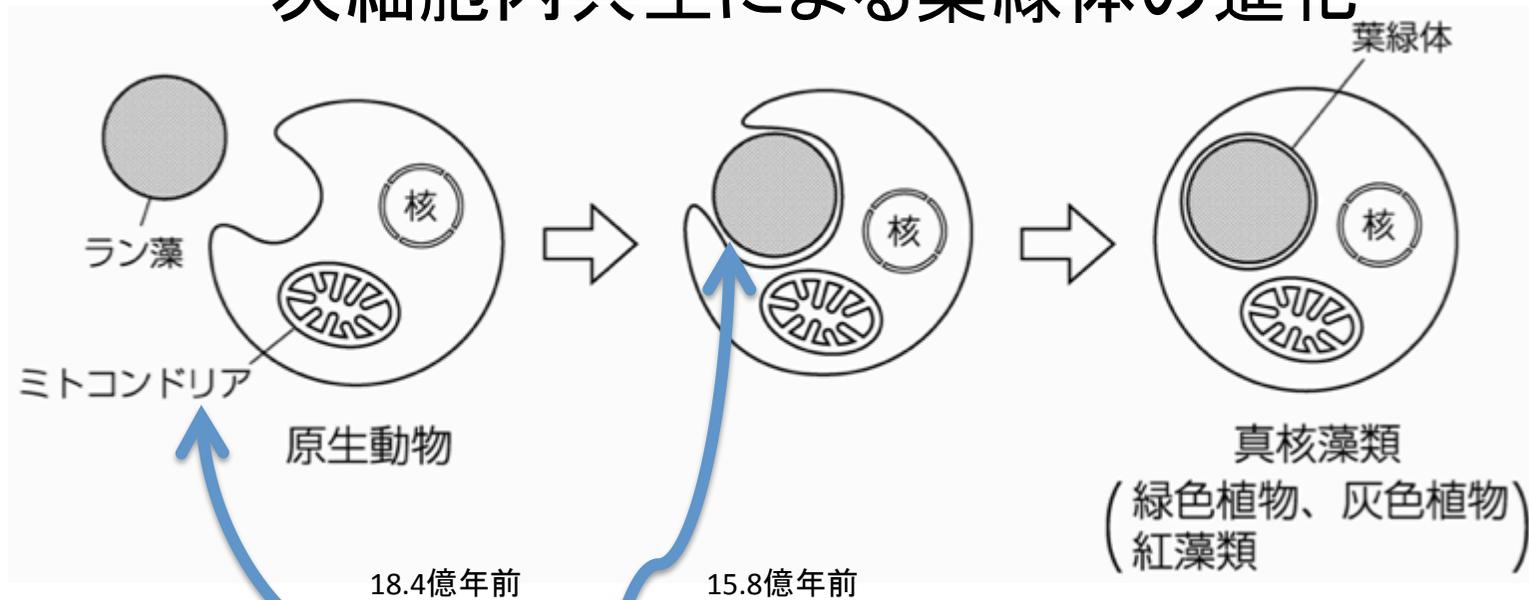
Organellar DNAs

Chloroplast (Plastid) DNA

Mitochondrial DNA

DAPI = DNA-specific fluorescent dye
(white signals)

一次細胞内共生による葉緑体の進化



細胞内共生を支持する葉緑体の特徴

- 酸素発生型の光合成
- ガラクト脂質が多い
- 二重の包膜を持っている
- DNAを持っている
- リボソームが原核生物型



J. Theoret. Biol. (1967) 14, 225–274

On the Origin of Mitosing Cells

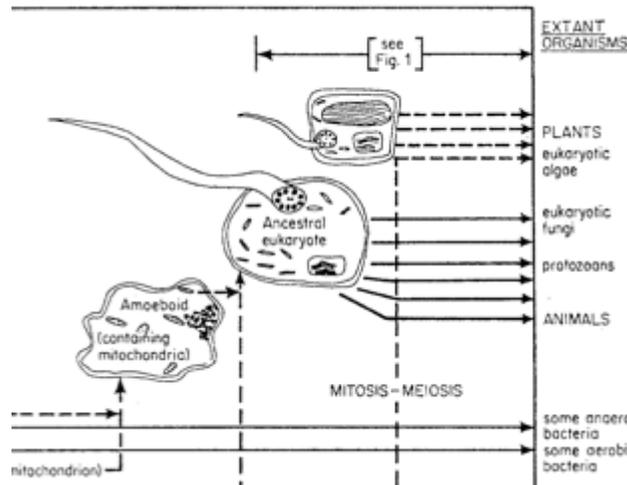
LYNN SAGAN

*Department of Biology, Boston University
Boston, Massachusetts, U.S.A.*

(Received 8 June 1966)

リン・マーギュリス
(1938-2011)

ウィキペディアより

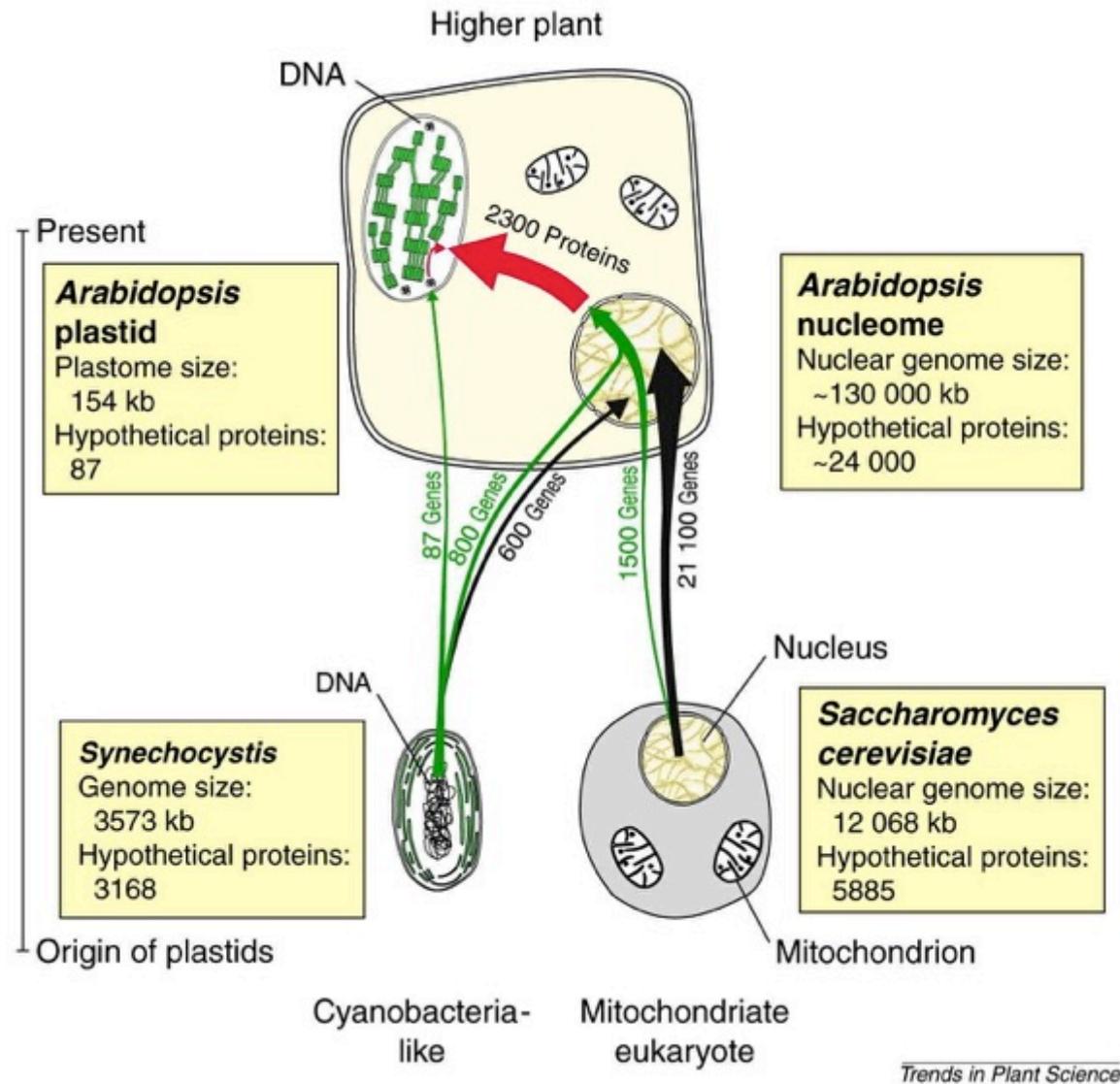


A theory of the origin of eukaryotic cells (“higher” cells which divide by classical mitosis) is presented. By hypothesis, three fundamental organelles: the mitochondria, the photosynthetic plastids and the (9+2) basal bodies of flagella were themselves once free-living (prokaryotic) cells. The evolution of photosynthesis under the anaerobic conditions of the early atmosphere to form anaerobic bacteria, photosynthetic bacteria and eventually blue-green algae (and protoplastids) is described. The subsequent evolution of aerobic metabolism in prokaryotes to form aerobic bacteria (protoflagella and protomitochondria) presumably occurred during the transition to the oxidizing atmosphere. Classical mitosis evolved in protozoan-type cells millions of years after the evolution of photosynthesis. A plausible scheme for the origin of classical mitosis in primitive amoeboid flagellates is presented. During the course of the evolution of mitosis, photosynthetic plastids (themselves derived from prokaryotes) were symbiotically acquired by some of these protozoans to form the eukaryotic algae and the green plants.

The cytological, biochemical and paleontological evidence for this theory is presented, along with suggestions for further possible experimental verification. The implications of this scheme for the systematics of the lower organisms is discussed.

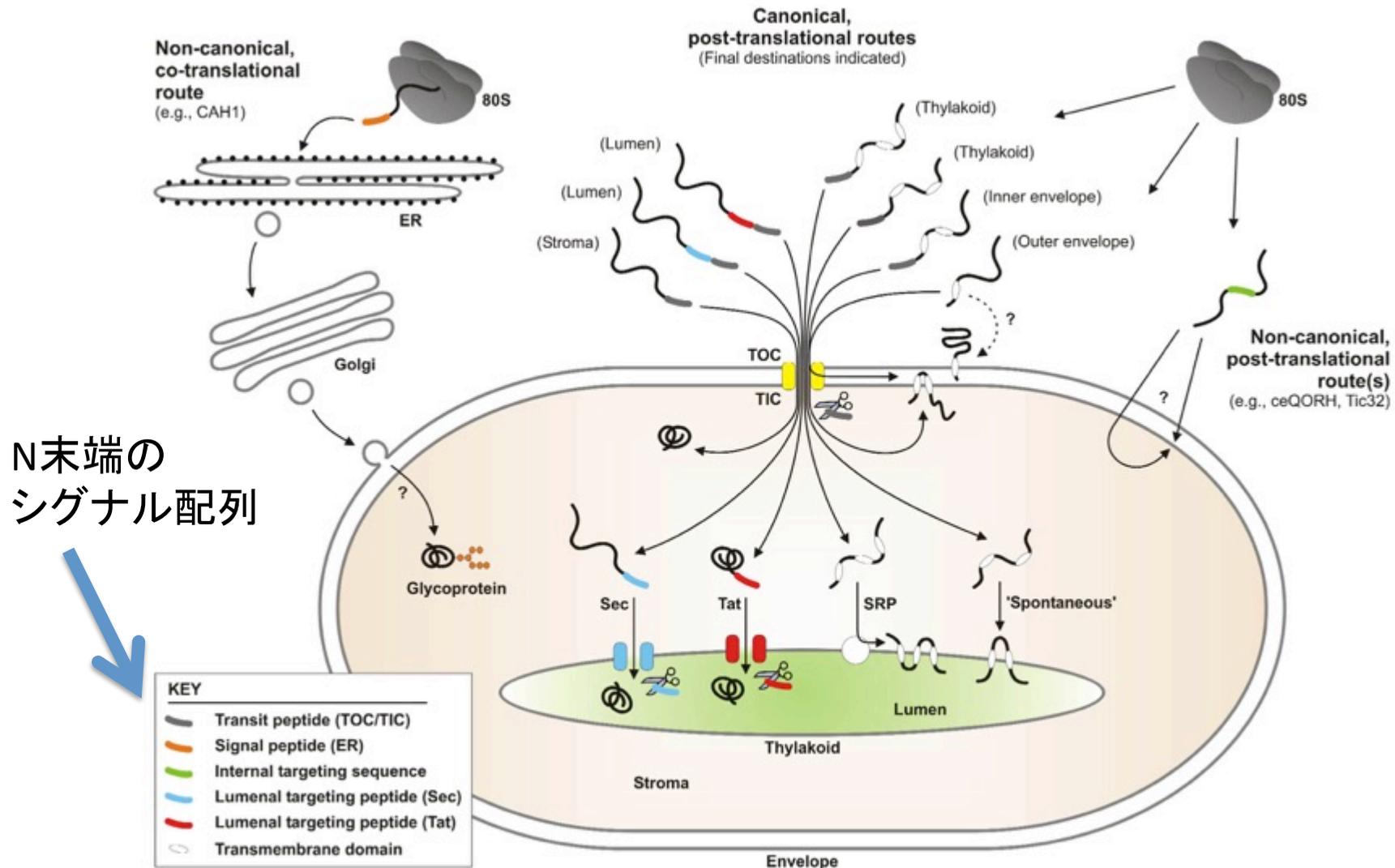
細胞内共生説は彼女が提唱したことになっているが現在の見解とは異なる主張が入っていた……

細胞内共生により生じたオルガネラの宿命は？（その1）



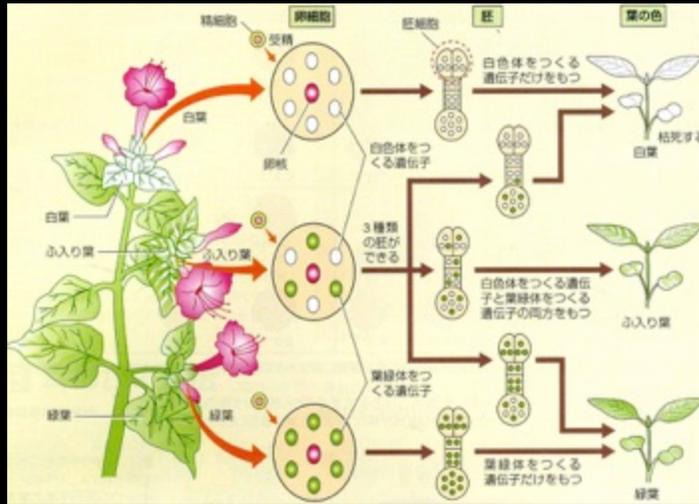
宿主であった細胞の核に支配されるようになって多様な機能を獲得するようになった

細胞内共生により生じたオルガネラの宿命は？（その2）



葉緑体(ミトコンドリア)を作るためには核遺伝子にコードされた様々なタンパク質が細胞質で合成され葉緑体(ミトコンドリア)へと輸送される

オルガネラゲノムは片親遺伝(母性遺伝)する



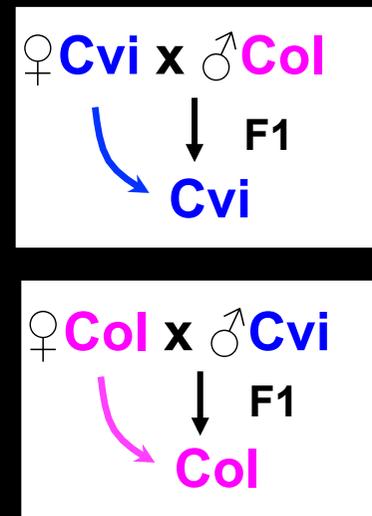
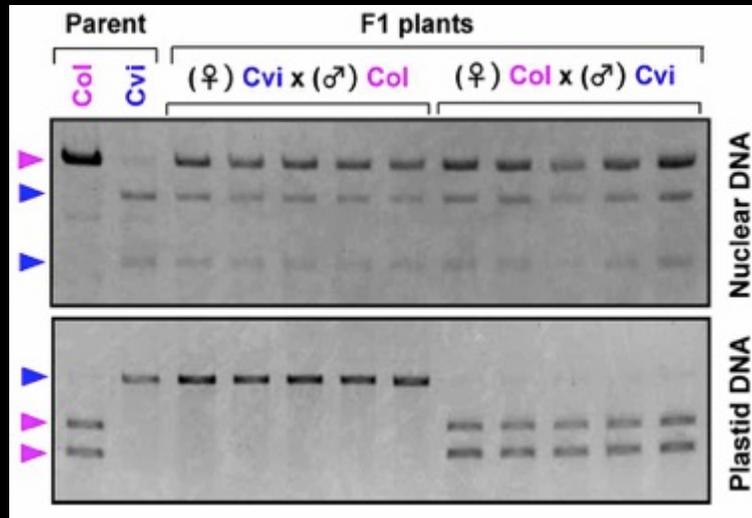
Non-Mendelian Inheritance (1909) in *Mirabilis* (Four o'clock) and *Pelargonium* (Geranium)



Carl Correns (1864-1933)



Erwin Bauer (1875-1933)



雄側配偶子における
プラスチドとプラスチド
DNAの挙動が関係する

3.6 異化作用

3.7 呼吸によるATP合成

3.8 解糖系

3.9 トリカルボン酸回路(TCA回路)

3.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

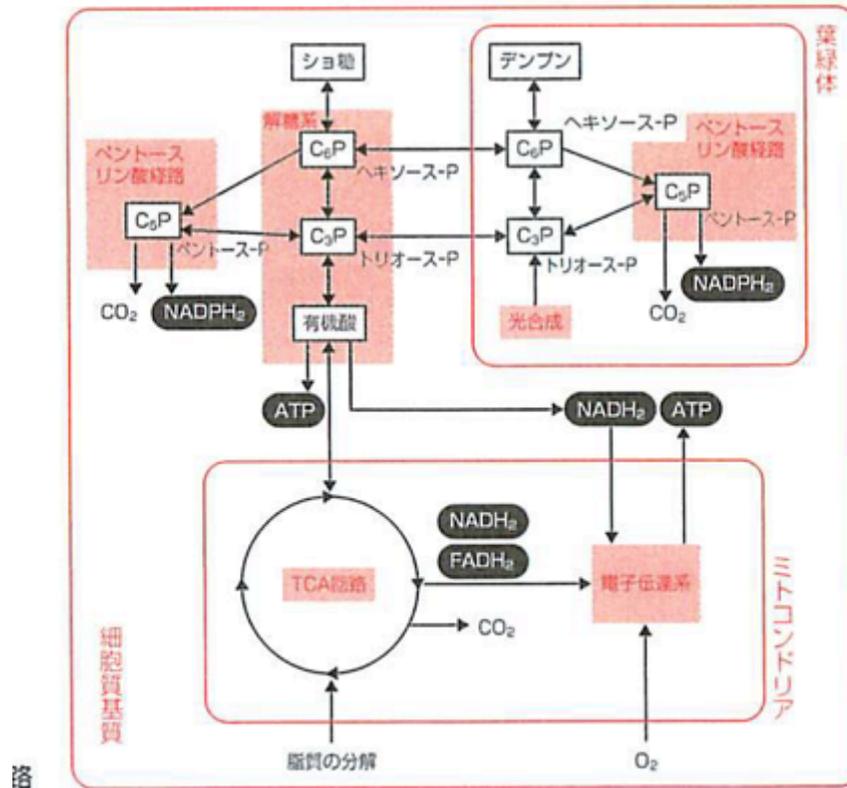
3.6 異化作用

3.7 呼吸によるATP合成



図 3.6 ミトコンドリアの構造(断面図)

基質レベルのリン酸化と酸化リン酸化を区別して考えること



ミトコンドリアを生きた細胞で観察する
ことができる

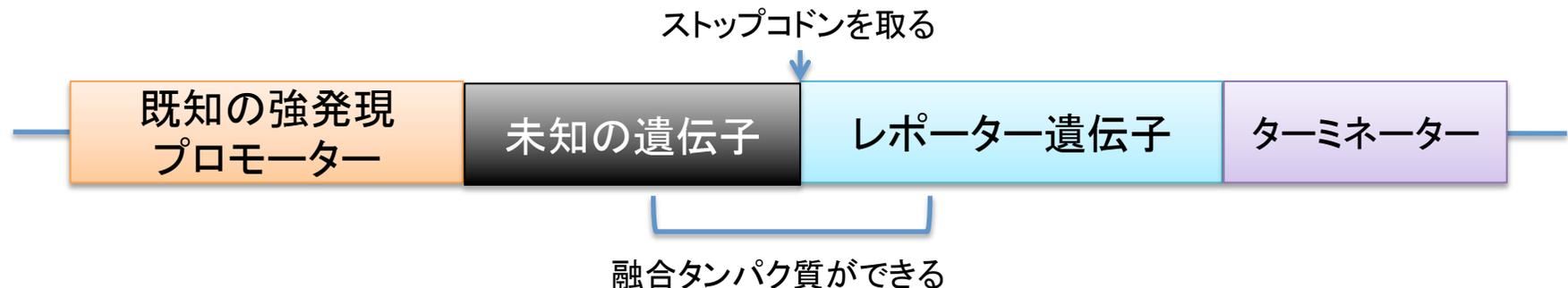
レポーター遺伝子

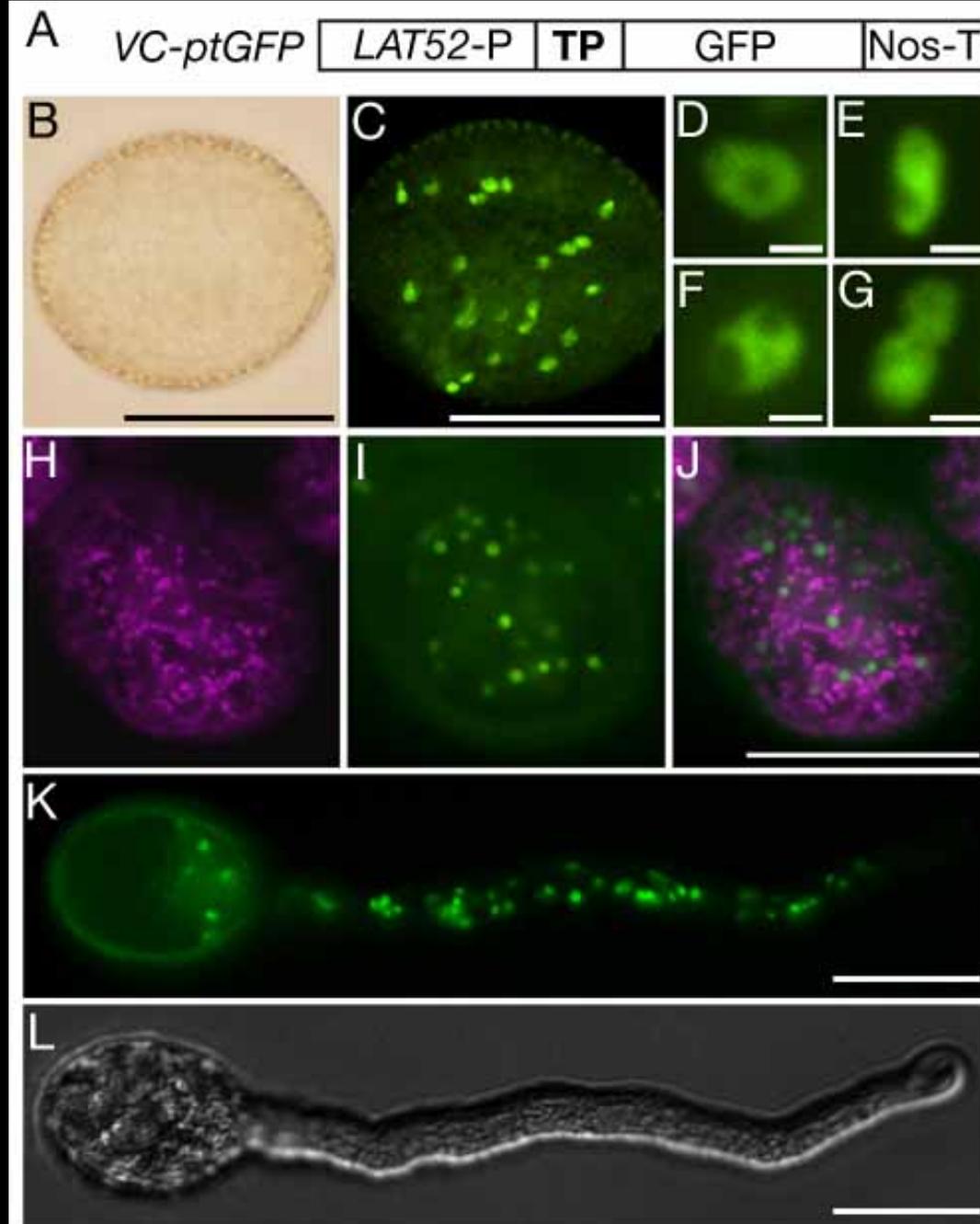
生物内の遺伝子発現の①時間的・空間的パターンや
②細胞内局在を調べるために使われる遺伝子

①未知の遺伝子の組織特異的発現(花・茎・根etc)・タイミング(初期・終期)がわかる



②未知の遺伝子が細胞のどこ(核、葉緑体、小胞体etc)で発現するかがわかる





花粉のプラスチドの可視化

細胞特異的プロモーターと
オルガネラターゲティング配列を組
み合わせてミトコンドリアとプラスチド
を可視化する

3.6 異化作用

3.7 呼吸によるATP合成

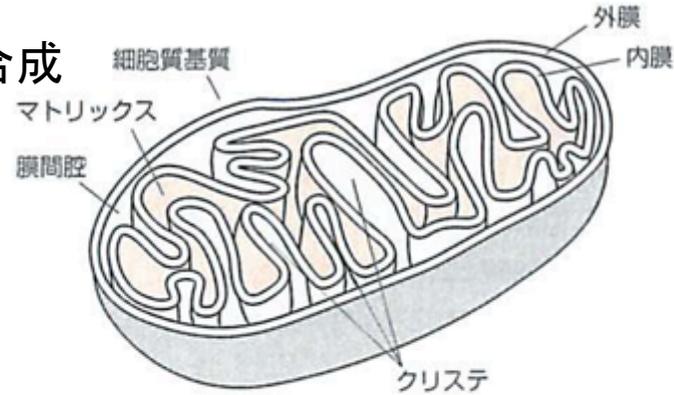
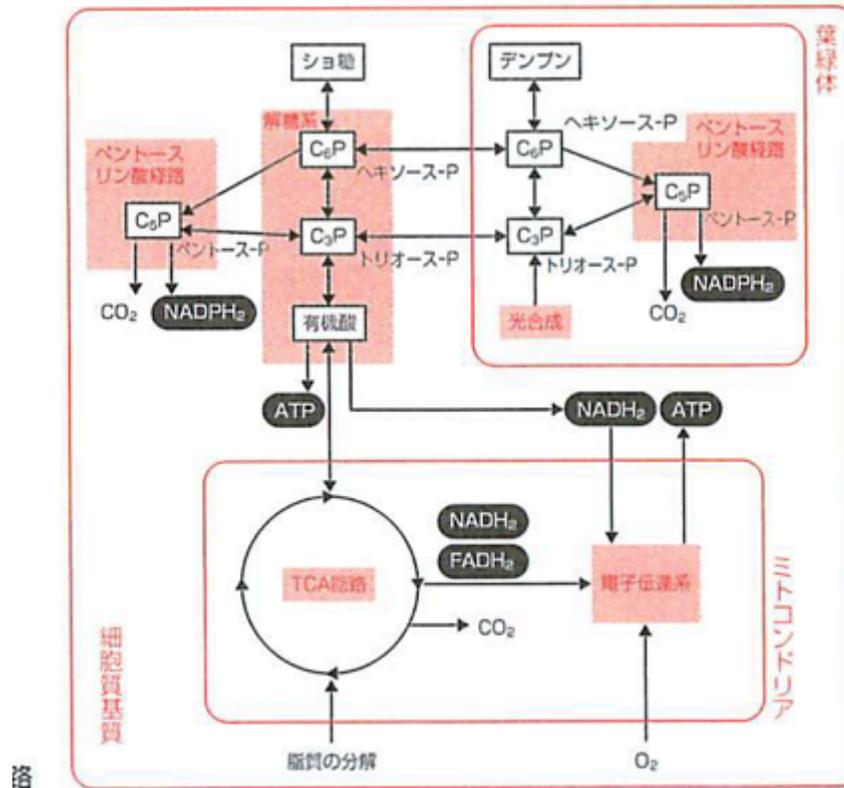


図 3.6 ミトコンドリアの構造(断面図)

基質レベルのリン酸化と酸化的リン酸化を区別して考えること



3.8 解糖系

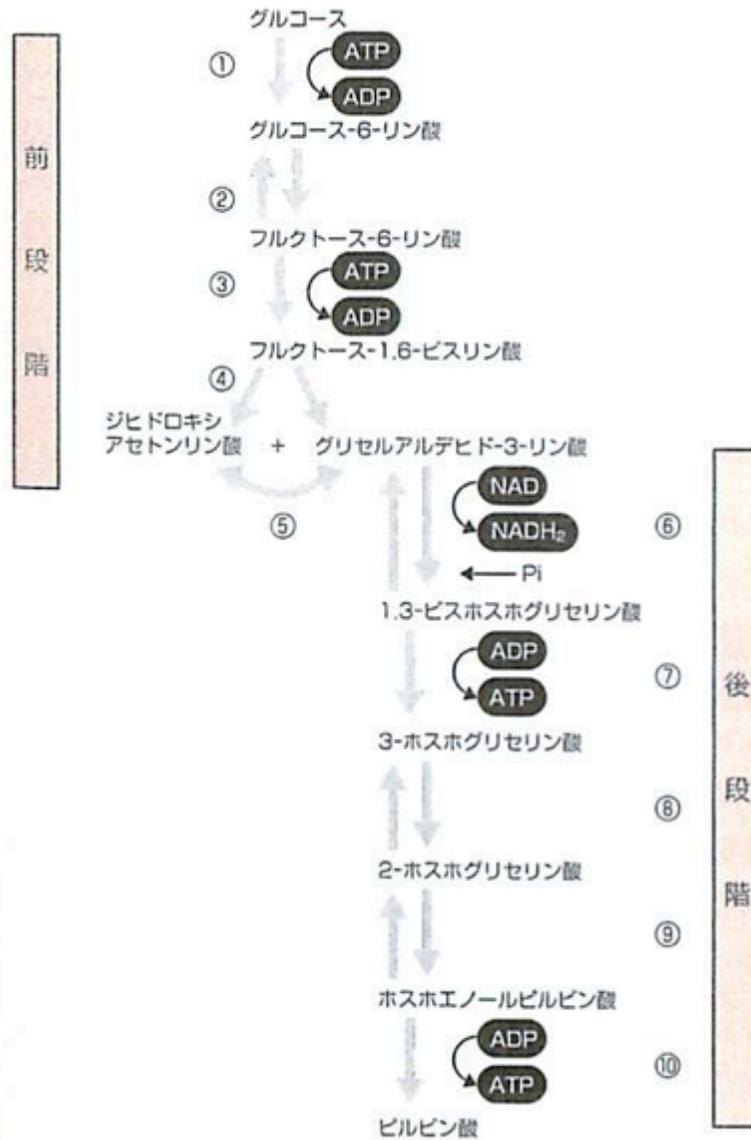
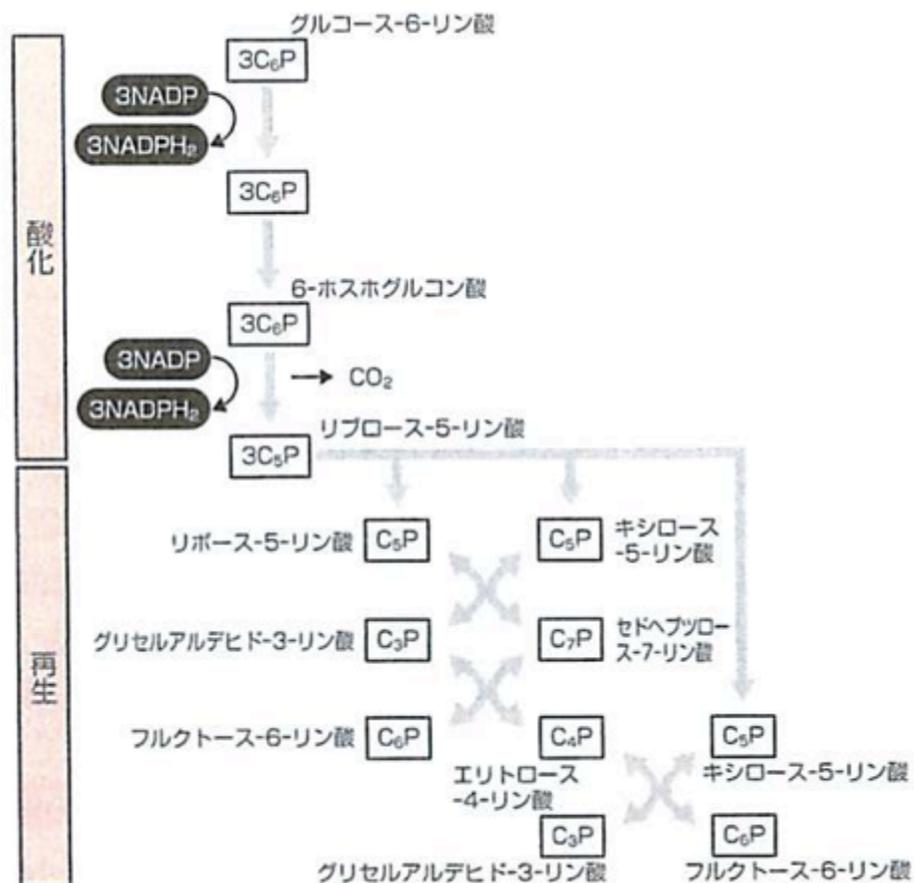


図 3.8 解糖系

グルコース 1 分子あたりで見ると、前段階で 2 分子の ATP が消費され(①と③)、後段階の基質レベルのリン酸化(⑦と⑩)で 4 分子の ATP が合成される(図中のグリセルアルデヒド-3-リン酸あたり 2 分子)。

図 3.9 ペントースリン酸経路

グルコース-6-リン酸を酸化してリブロース-5-リン酸に変換し、1分子の二酸化炭素と2分子のNADPH₂を生成する(酸化)。生じたリブロース-5-リン酸は光合成でCO₂を固定するカルビン-ベンソン回路を光合成の際とは逆向きにたどり、グリセルアルデヒド-3-リン酸とフルクトース-6-リン酸に変換される(再生)。



3.9 トリカルボン酸回路(TCA回路)

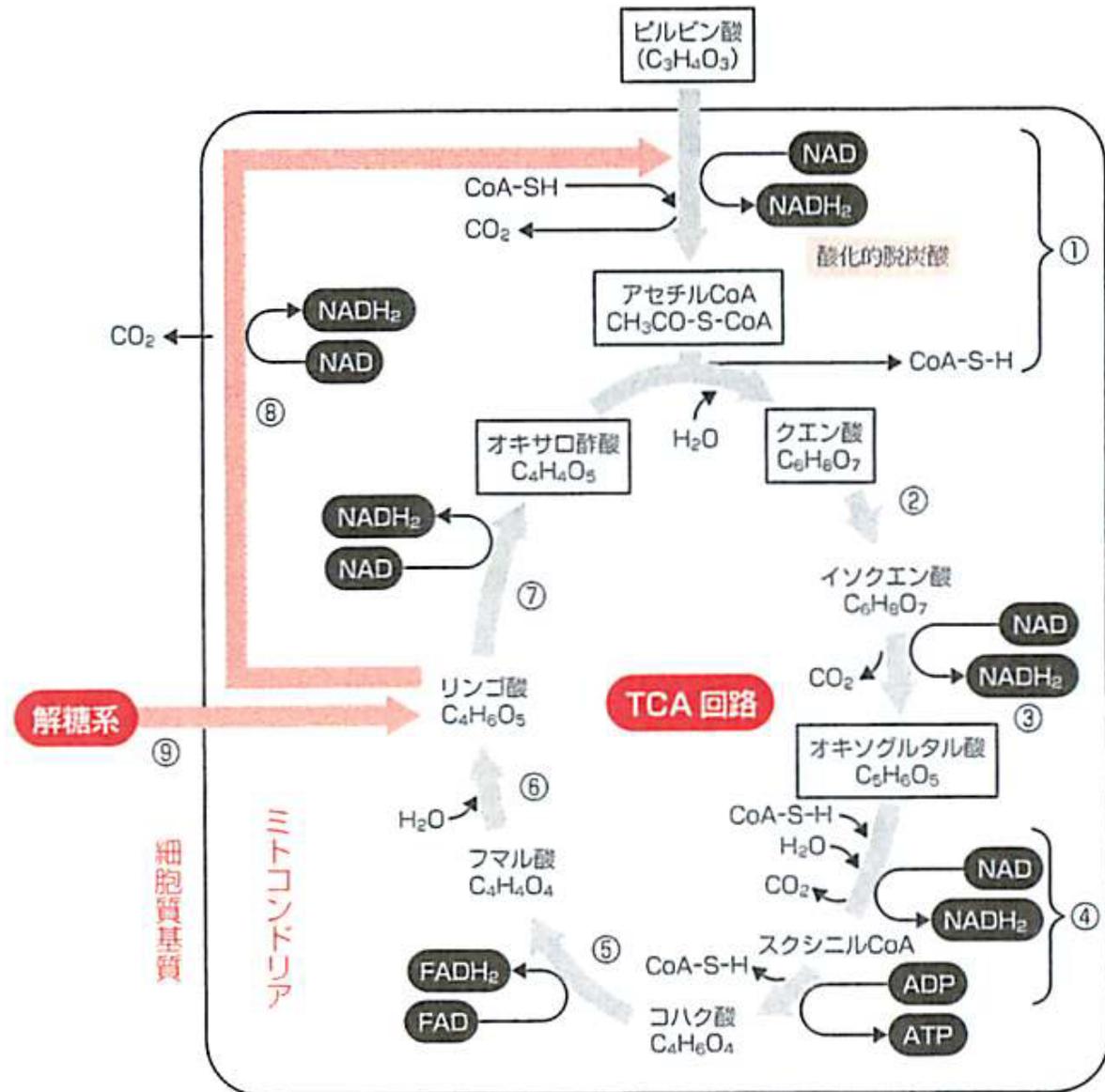


図 3.10 トリカルボン酸回路 (TCA 回路)

NAD の還元(①③④⑧)、FAD の還元(⑤)、ATP の合成(④)により化学エネルギーが取りだされる。この回路ではリンゴ酸からピルビン酸を生成したり(⑧)、解糖系からリンゴ酸を移入したり(⑨)することで基質濃度が制御できる。

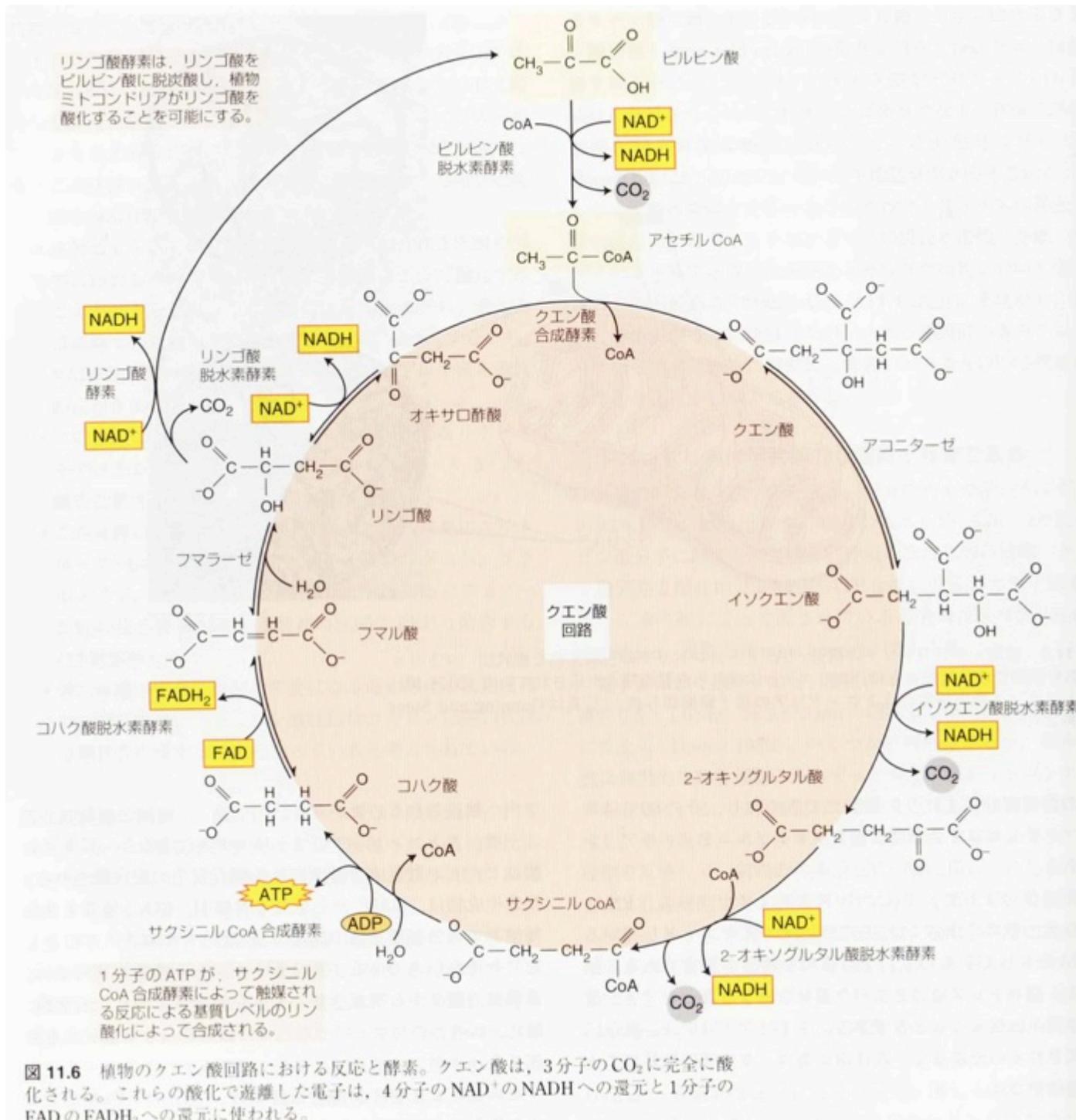


図 11.6 植物のクエン酸回路における反応と酵素。クエン酸は、3分子のCO₂に完全に酸化される。これらの酸化で遊離した電子は、4分子のNAD⁺のNADHへの還元と1分子のFADのFADH₂への還元に使われる。

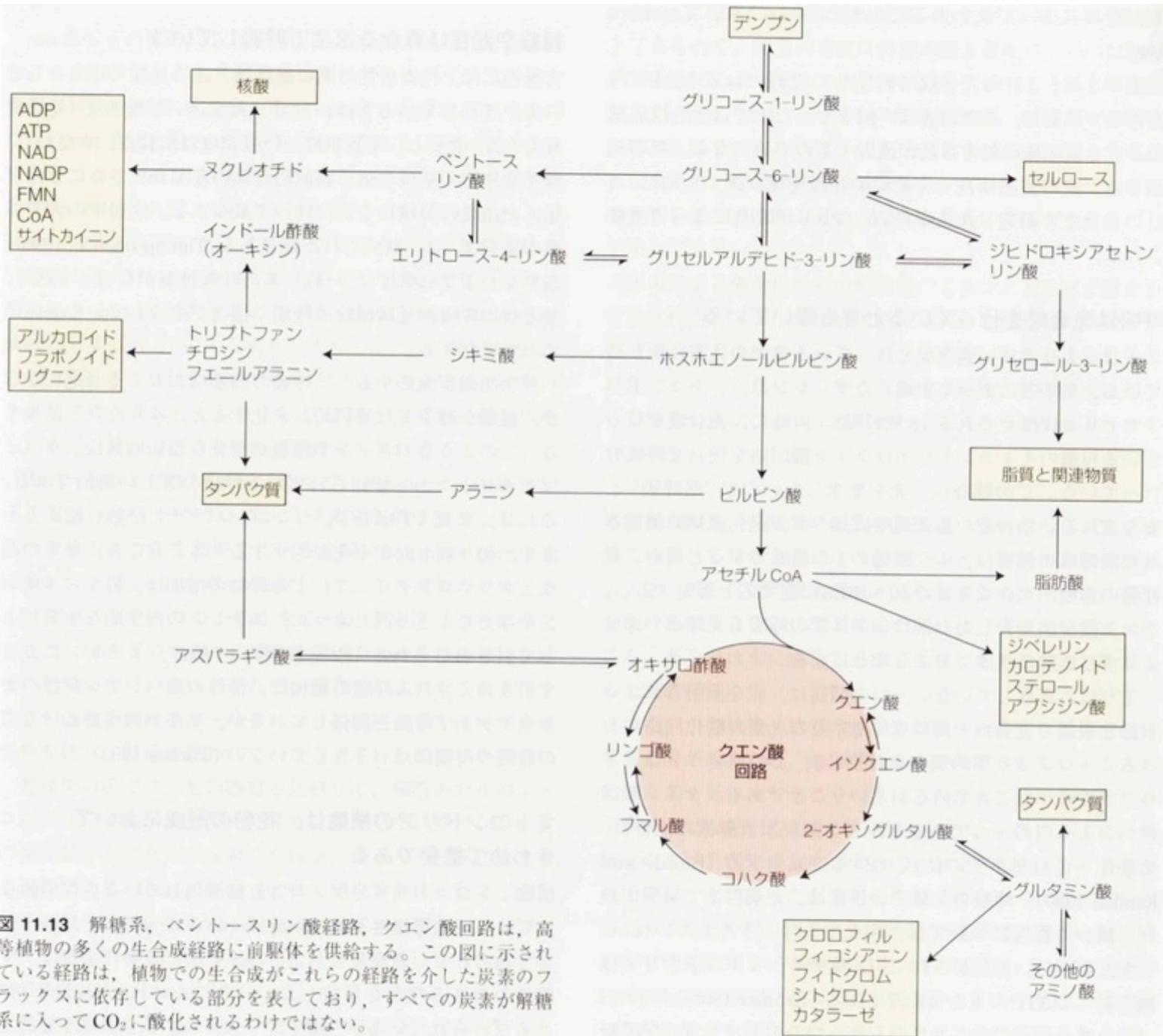


図 11.13 解糖系, ペントースリン酸経路, クエン酸回路は, 高等植物の多くの生合成経路に前駆体を供給する。この図に示されている経路は, 植物での生合成がこれらの経路を介した炭素のフラックスに依存している部分を表しており, すべての炭素が解糖系に入ってCO₂に酸化されるわけではない。

3.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

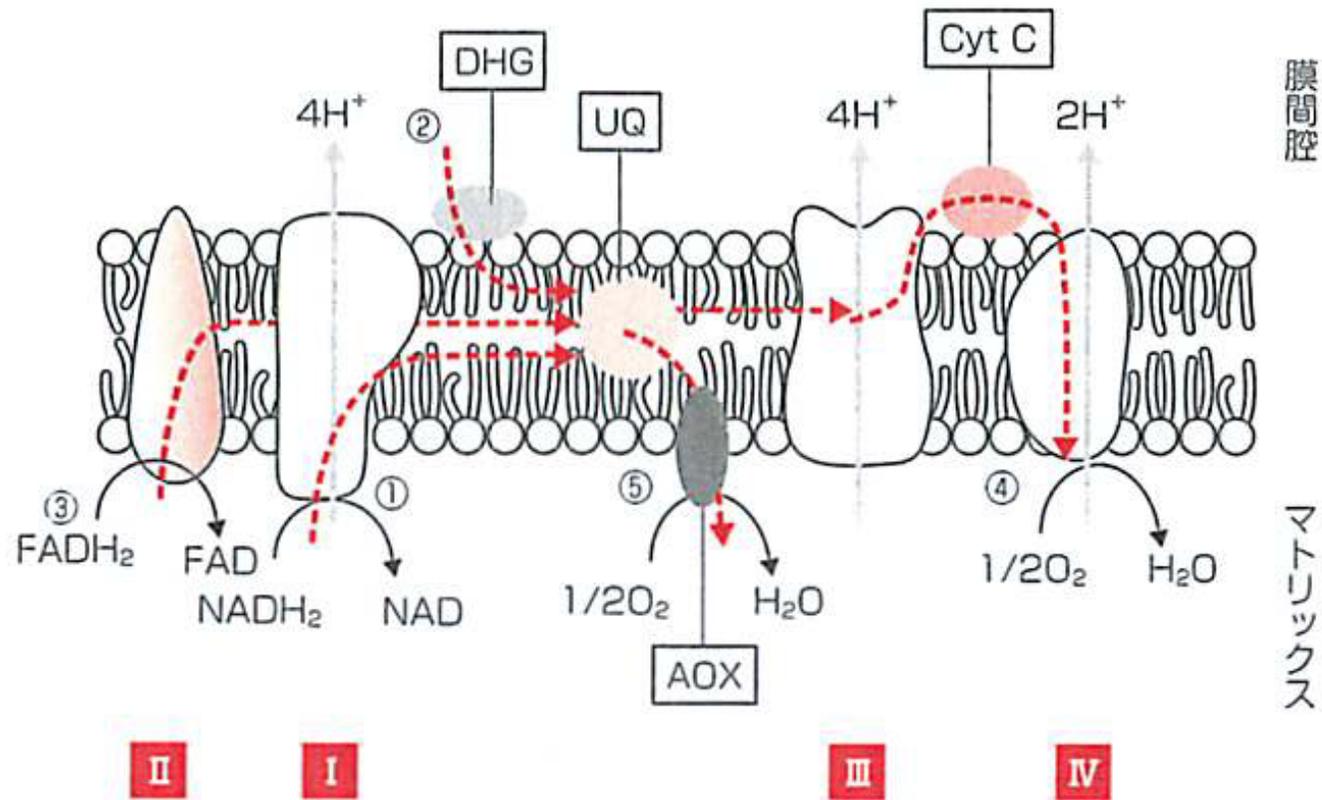
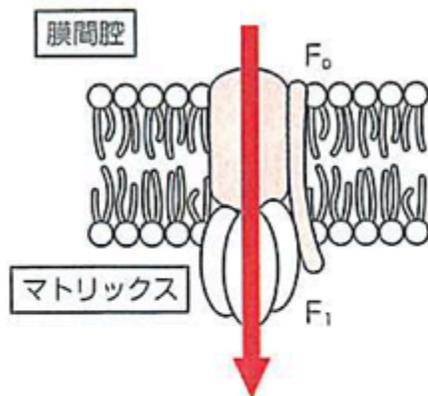


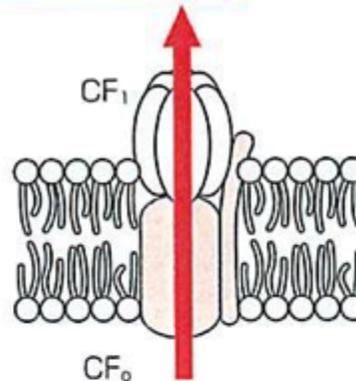
図 3.11 ミトコンドリアの電子伝達系

電子伝達系は、複合体 I (NADH₂ 脱水素酵素)、複合体 II (コハク酸脱水素酵素)、複合体 III (シトクロム *bc1* 複合体) と複合体 IV (シトクロム *c* オキシダーゼ) からなる。①～③の経路でユビキノン (UQ) に伝えられた e⁻ は、複合体 III・IV を経て O₂ に伝えられる (④)。ユビキノンから直接 e⁻ を受け取る AOX は H⁺ をくみださない。

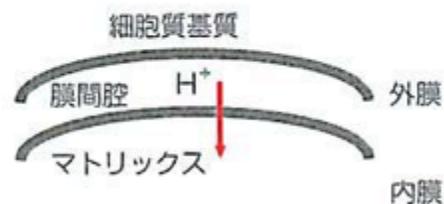
(a) F_0F_1 -ATP 合成酵素



(b) CF_0CF_1 -ATP 合成酵素



ミトコンドリア



葉緑体

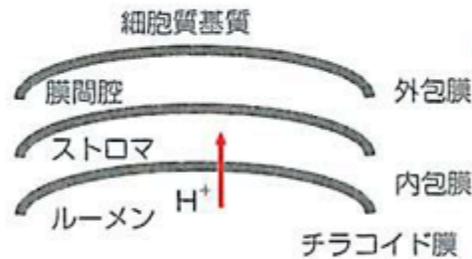


図 3.12 ミトコンドリアと葉緑体における ATP 合成

(a)ミトコンドリア内膜に存在する F_0F_1 -ATP 合成酵素(複合体 V とも称される)は、膜間腔側で高くマトリックス側で低い H^+ の濃度勾配を利用して ATP 合成を行う。(b)葉緑体のチラコイド膜に存在する CF_0CF_1 -ATP 合成酵素は、ルーメン側で高くストロマ側で低い H^+ の濃度勾配を利用して ATP 合成を行う。 F_0 と CF_0 は膜中で H^+ チャンネルを形成し、マトリックスやストロマ側で F_1 と CF_1 は ATP 合成の触媒部位をもつ。

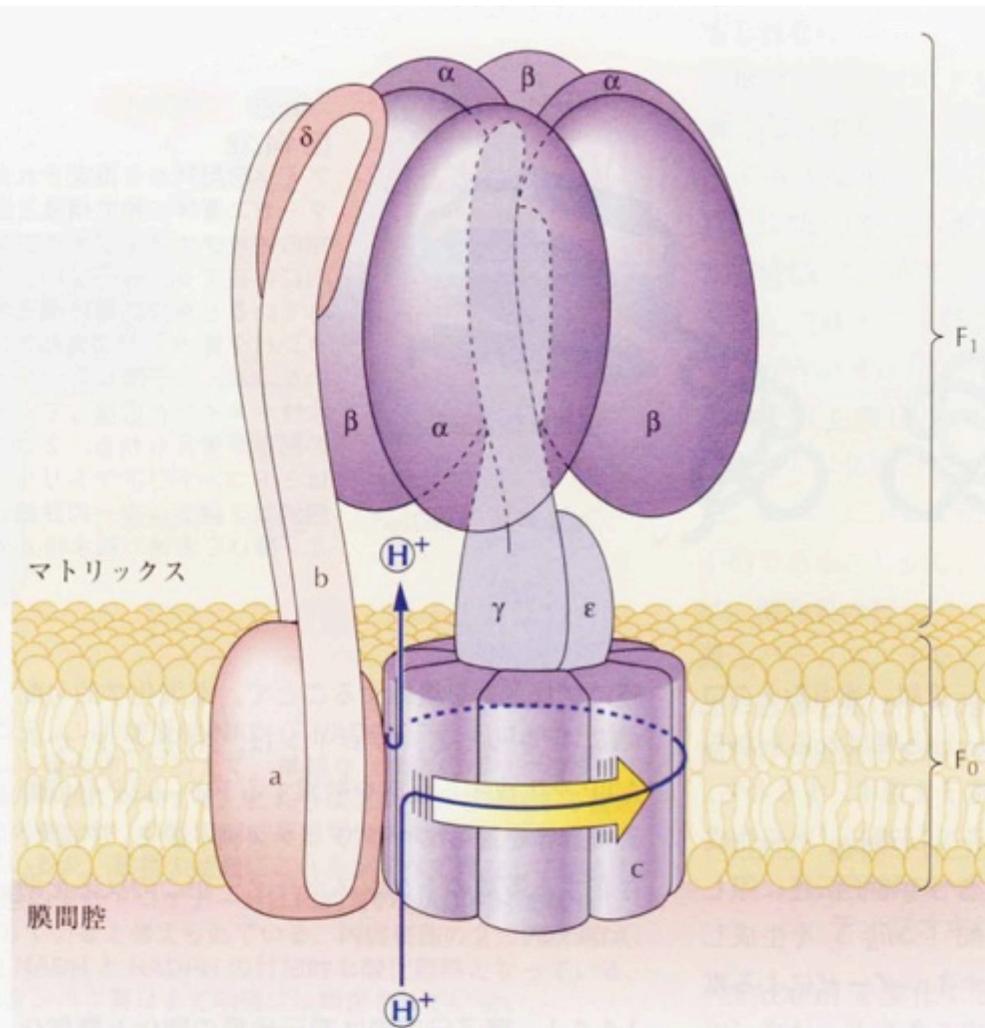


図 14.29

F₀F₁-ATP 合成酵素の推定構造と膜における立体配置. 表在性 F₁ 複合体はミトコンドリアマトリックスに突出しており, 少なくとも5つのサブユニット ($\alpha_3\beta_3\gamma\delta\epsilon$) からなっている. ADP と P_i の ATP への変換の触媒部位は, 主に β サブユニットに存在している. α と β サブユニットは, 2本の長いコイル状の α ヘリックスからなる γ サブユニットを, 交互に六角形を形づくるように取り囲んでいる. γ サブユニットは F₀ 複合体の c サブユニットと結合していると信じられている. δ と ϵ サブユニットの正確な位置は不明である. F₀ 複合体は膜貫通複合体でプロトンチャンネルとして機能し, 内膜を横切ってマトリックスへのプロトンの輸送経路となる. F₀ 複合体は少なくとも3つのタンパク質 ($a_1b_1c_{10-12}$) から構成されている. c サブユニットがプロトンチャンネルを形成すると考えられている. a と b サブユニットは, c サブユニットと直接結合した γ サブユニットがプロトンの移動に際して回転するときに, α/β 六量体を保持する固定子としてはたらくしていると考えられている.

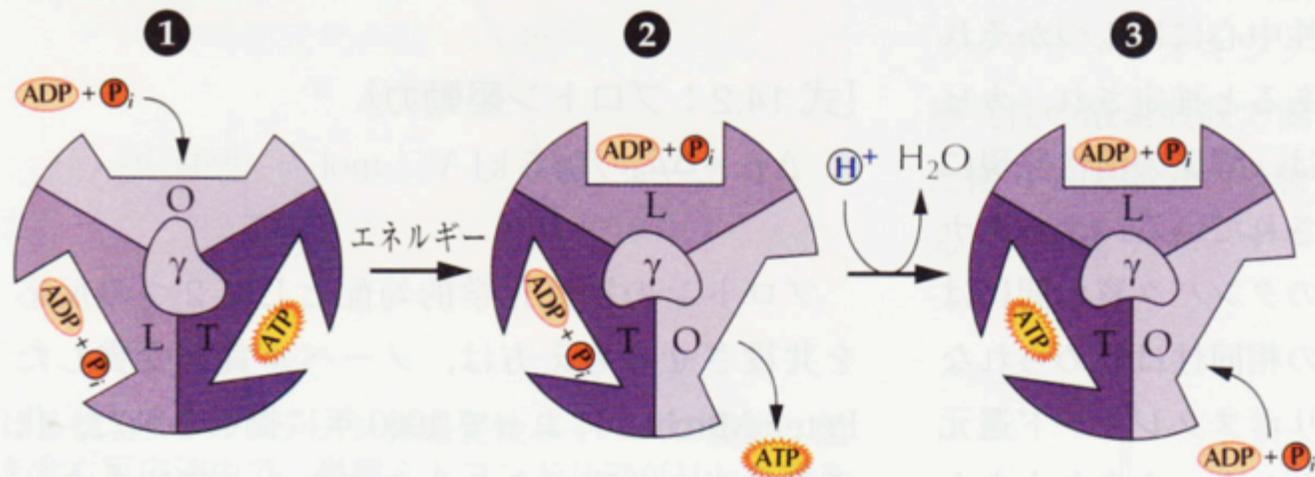


図 14.30

ATP 合成のコンフォメーション（結合）変化モデル. F₁ 複合体は 3 個のヌクレオチド結合部位をもつ. これらの活性部位はそれぞれ 3 つの異なる構造的状態の 1 つとして存在している. すなわち, ヌクレオチドの緩い結合 (L), ヌクレオチドの強い結合 (T), およびヌクレオチドのない開いた状態 (O) である. どの時点でもこの 3 つの状態が F₁ 複合体の中に存在し, 酵素複合体の 3 つの触媒部位のそれぞれに 1 つが対応する. ADP と P_i はまず, 開いた状態 (O) にある非占有部位に結合する (①). F₀ チャンネルを介したプロトン移動が放出するエネルギーによって, γ サブユニットが回転する. この回転は, 3 つのヌクレオチド結合部位の構造を同時に変化させる. ATP を結合していた強い結合部位は開いた状態になり, ATP を放出する. それと同時に, ADP と P_i を結合した緩い結合部位は, 強く結合する疎水性のポケットとなり, ATP 合成を促進する. ステップ 1 で ADP と P_i を結合した開いた部位は緩い結合型になる (②). 強く結合された ADP と P_i は, さらなるエネルギーの投入や構造の変化を必要とすることなく ATP に変換される (③).

表 11.2 好氣的な呼吸とクエン酸回路で、ショ糖がCO₂に完全に酸化されるときに得られる細胞質 ATP の最大収量

反 応	ショ糖あたりの ATP *	
解 糖		
基質レベルのリン酸化		4
4NADH	4 × 1.5	6
クエン酸回路		
基質レベルのリン酸化		4
4FADH ₂	4 × 1.5	6
16NADH	16 × 2.5	40
合 計		60

Brand 1994より。

細胞質のNADHは、内膜の外側にあるNADH脱水素酵素によって酸化されると仮定されている。非酸化的リン酸化の経路は働いていないと仮定されている。

* 表11.1の理論値を使って計算した。

練習問題

- 1 ATP や NAD とデンプンではエネルギー代謝で果たす役割が違う。その違いをまとめなさい。
- 2 呼吸を構成する「解糖系」、「TCA 回路」、「電子伝達系」が局在する場所とそれぞれの反応系間の物質移動をまとめなさい。
- 3 TCA 回路の中間代謝産物のなかには、他の代謝経路の中間代謝産物と共通の物質が少なくない。これらの物質はどのような役割を果たしているか、具体的な例を挙げてまとめなさい。
- 4 動物細胞には認められない植物細胞特有の電子伝達経路をまとめ、そうした代謝経路が存在する意義を考察しなさい。