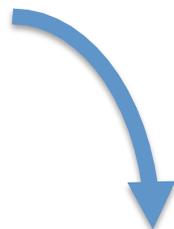


- 3.1 植物の代謝
- 3.2 炭水化物の生合成・同化
- 3.3 脂肪酸の生合成・同化
- 3.4 アミノ酸の生合成・同化
- 3.5 核酸の生合成・同化
- 3.6 異化作用
- 3.7 呼吸によるATP合成
- 3.8 解糖系
- 3.9 トリカルボン酸回路(TCA回路)
- 3.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

エネルギー



簡単な化合物

CO₂ H₂O
NH₃ など

同化
(合成反応)



複雑な化合物

グルコース
アミノ酸
脂肪酸 など

異化
(分解反応)



エネルギー

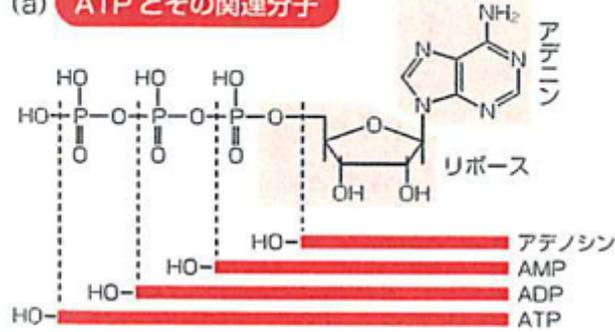


3.1 植物の代謝

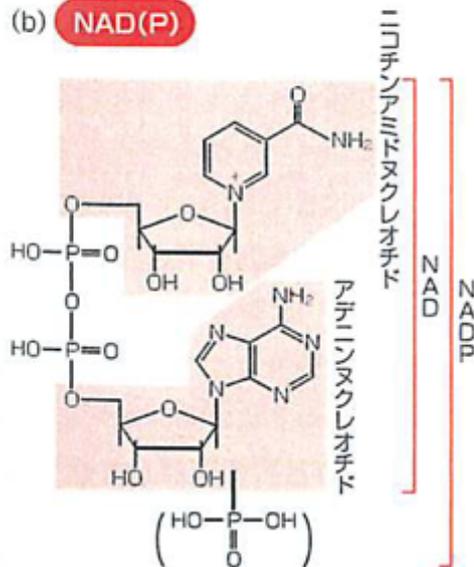
エネルギー代謝を担う物質の多くはヌクレオチドとリン酸を持っている



(a) ATPとその関連分子



(b) NAD(P)



(c) FAD

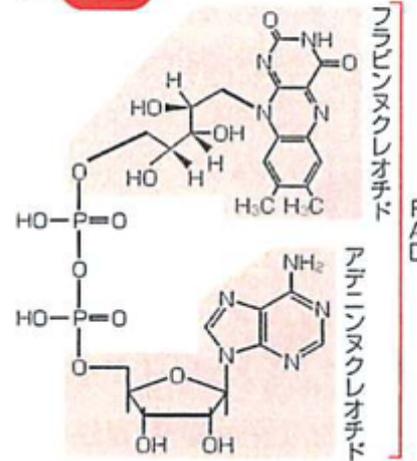


図 3.1 エネルギー代謝を担う化合物

(b) 1分子のNAD(P)は2原子のHを受け入れる[$\text{NAD(P)} + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{NAD(P)H}_2$]. 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[$\text{NAD(P)}^+ + 2\text{e}^- + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{NAD(P)H} + \text{H}^+$]. このため、還元型のNAD(P)は、 $\text{NAD(P)H} + \text{H}^+$ 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)H_2 で表す。

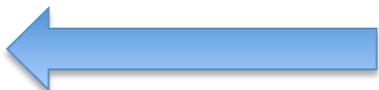
還元力 **ATP** エネルギー
ATP
ATP

ADP **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

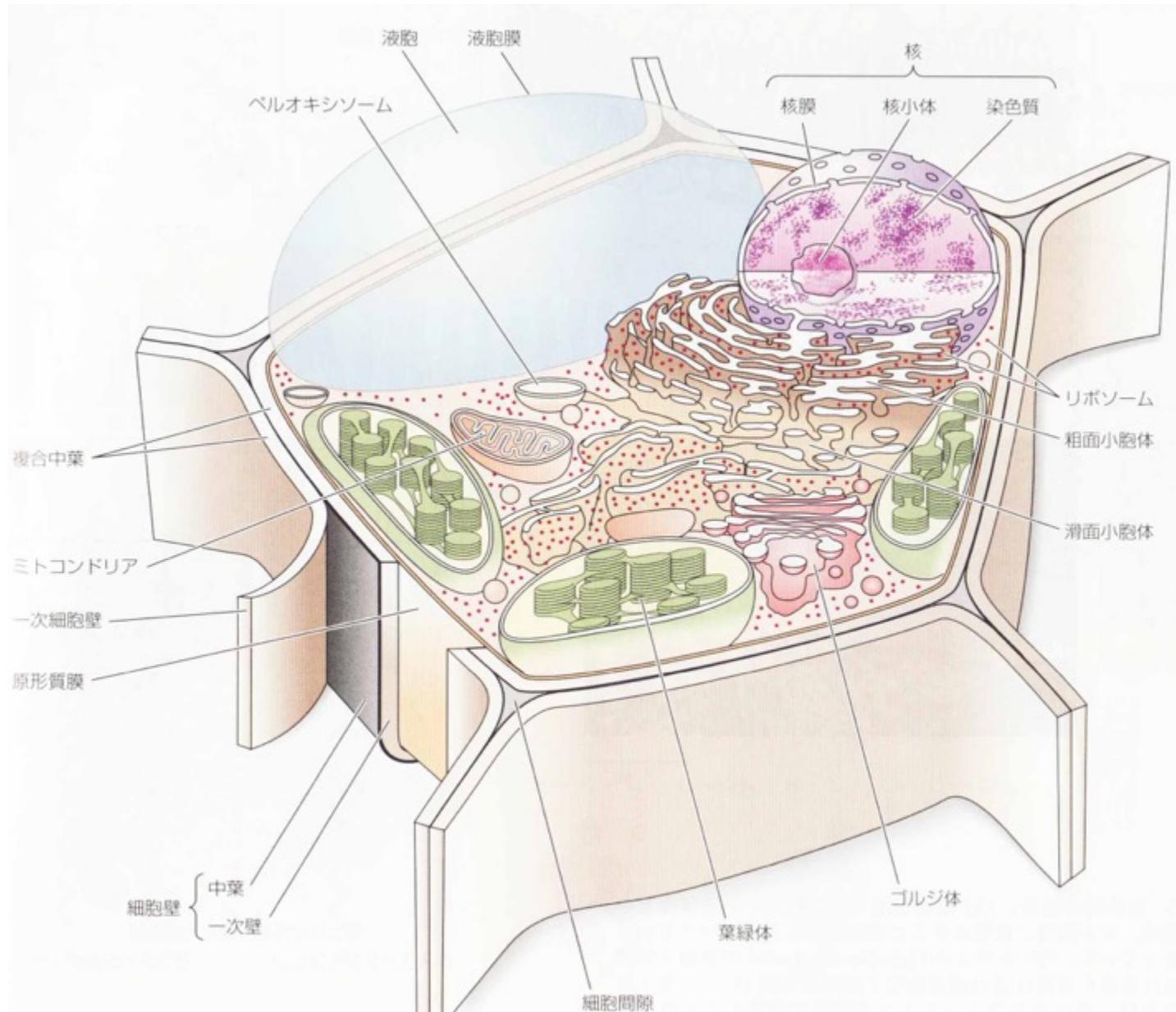
グルコース
アミノ酸
脂肪酸 など

還元力 エネルギー
ATP
ATP

ADP
ADP

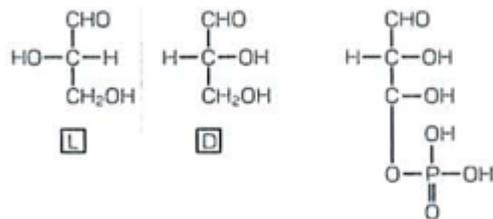
細胞で同化や異化の起こる場所

オルガネラ

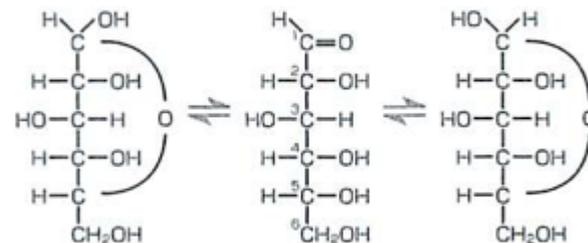


3.2 炭水化物の合成・同化

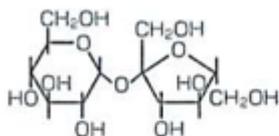
(a) グリセルアルデヒドとグリセルアルデヒドリン酸



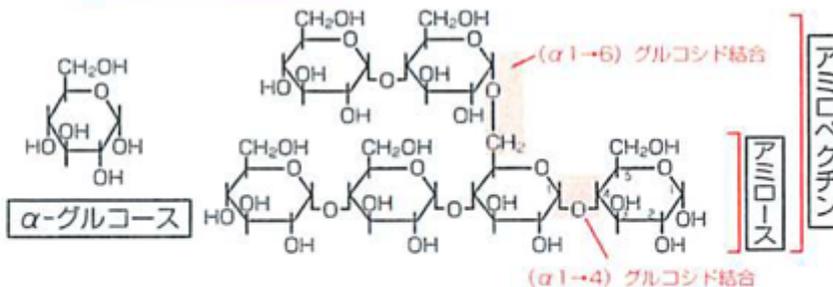
(b) グルコースと環構造の形成



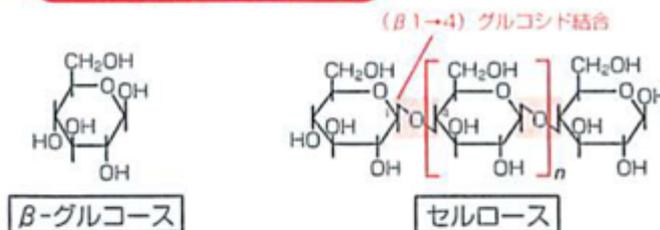
(c) スクロース



(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



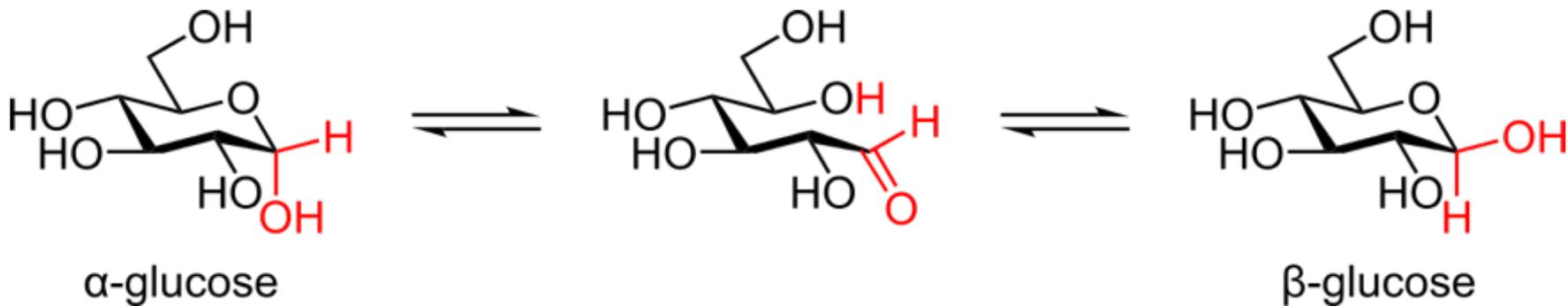
同化の基本となるC3化合物についてはよく構造を理解しておくとい

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

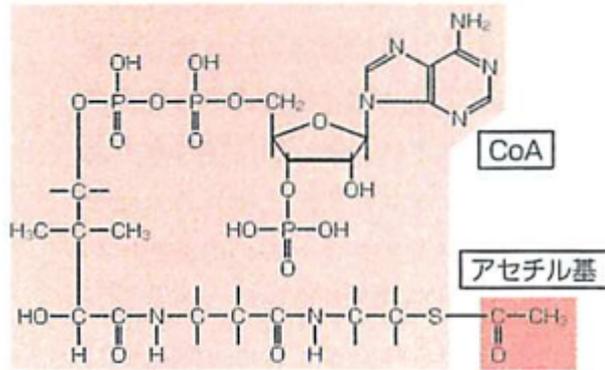


モチとウルチの違いは何が決める？

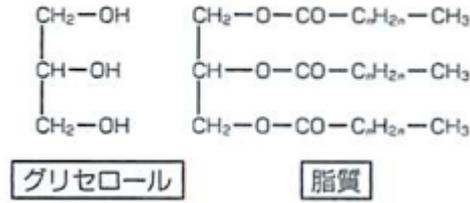


3.3 脂肪酸の生合成・同化

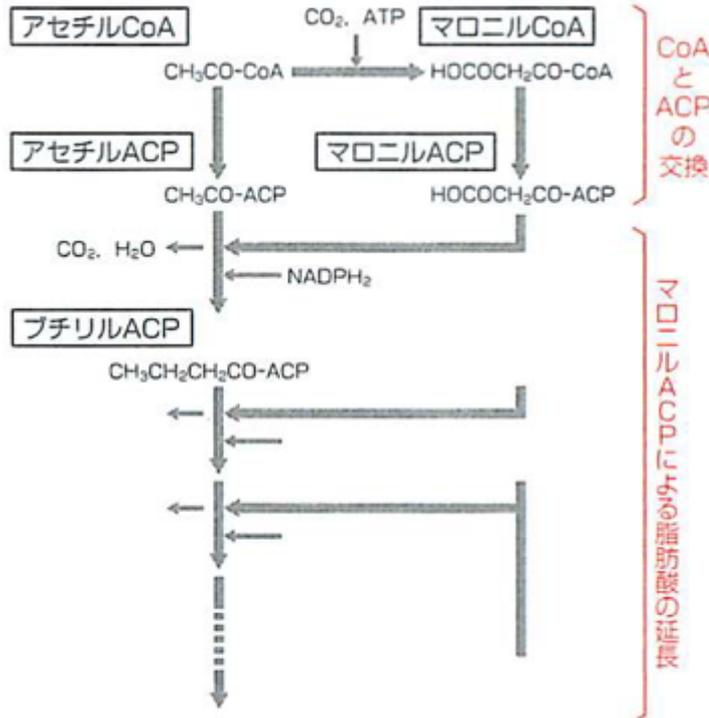
(a) アセチル CoA



(c) グリセロールと脂質

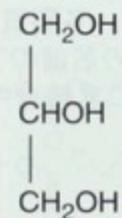


(b) 脂肪酸の合成

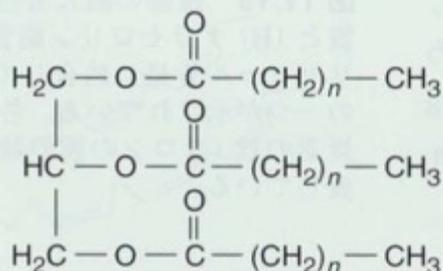


炭素が2つずつ付加される

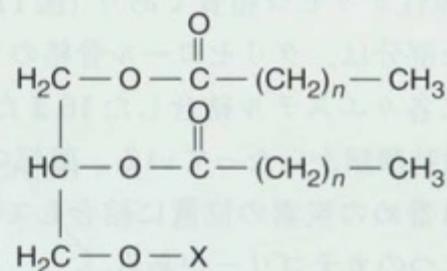
図 3.3 脂肪酸とその代謝に関連する化合物



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

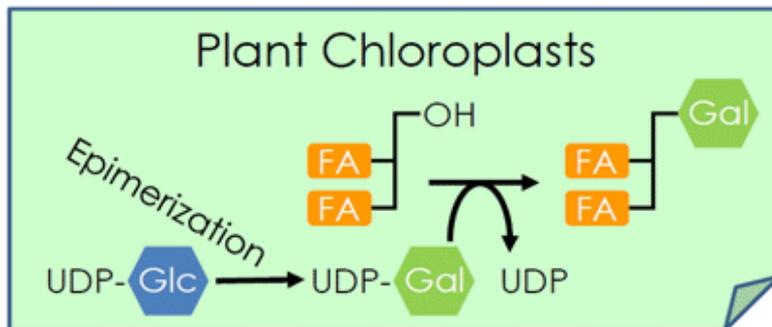
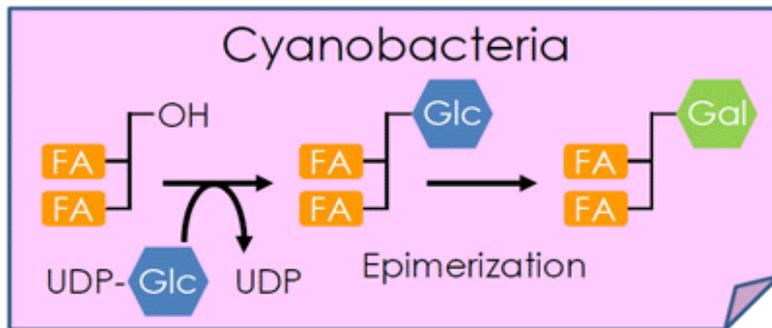
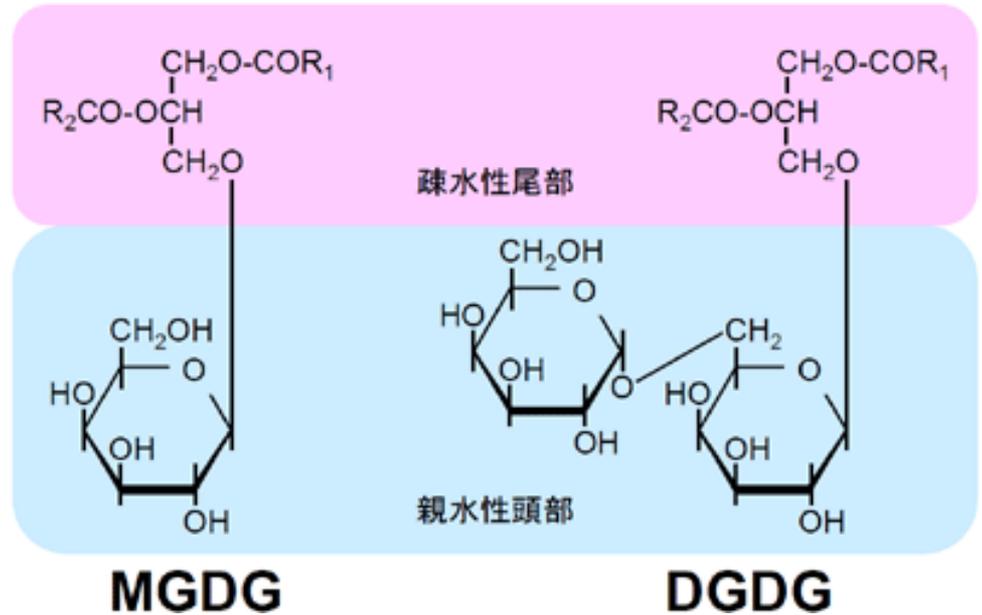
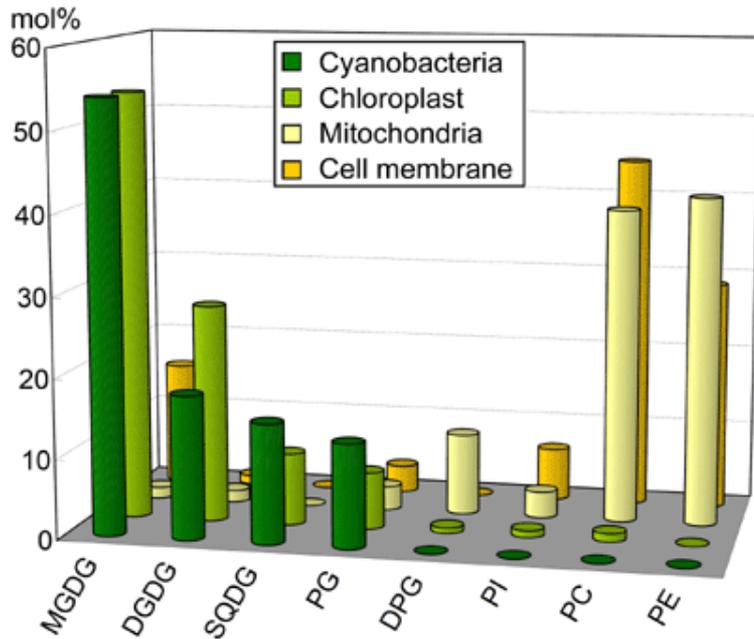
ホスファチジルコリン

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

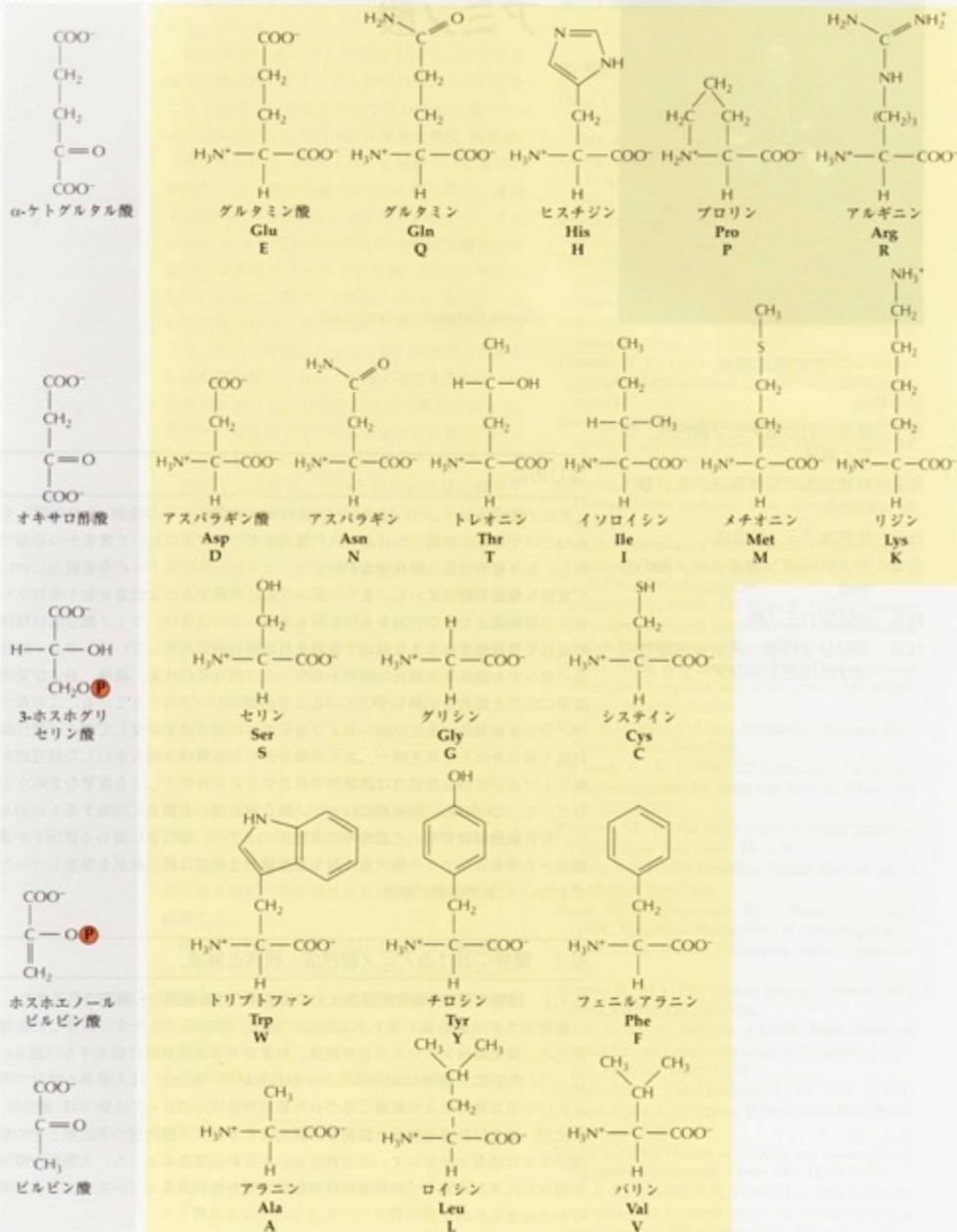


図 8.1

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ー

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。

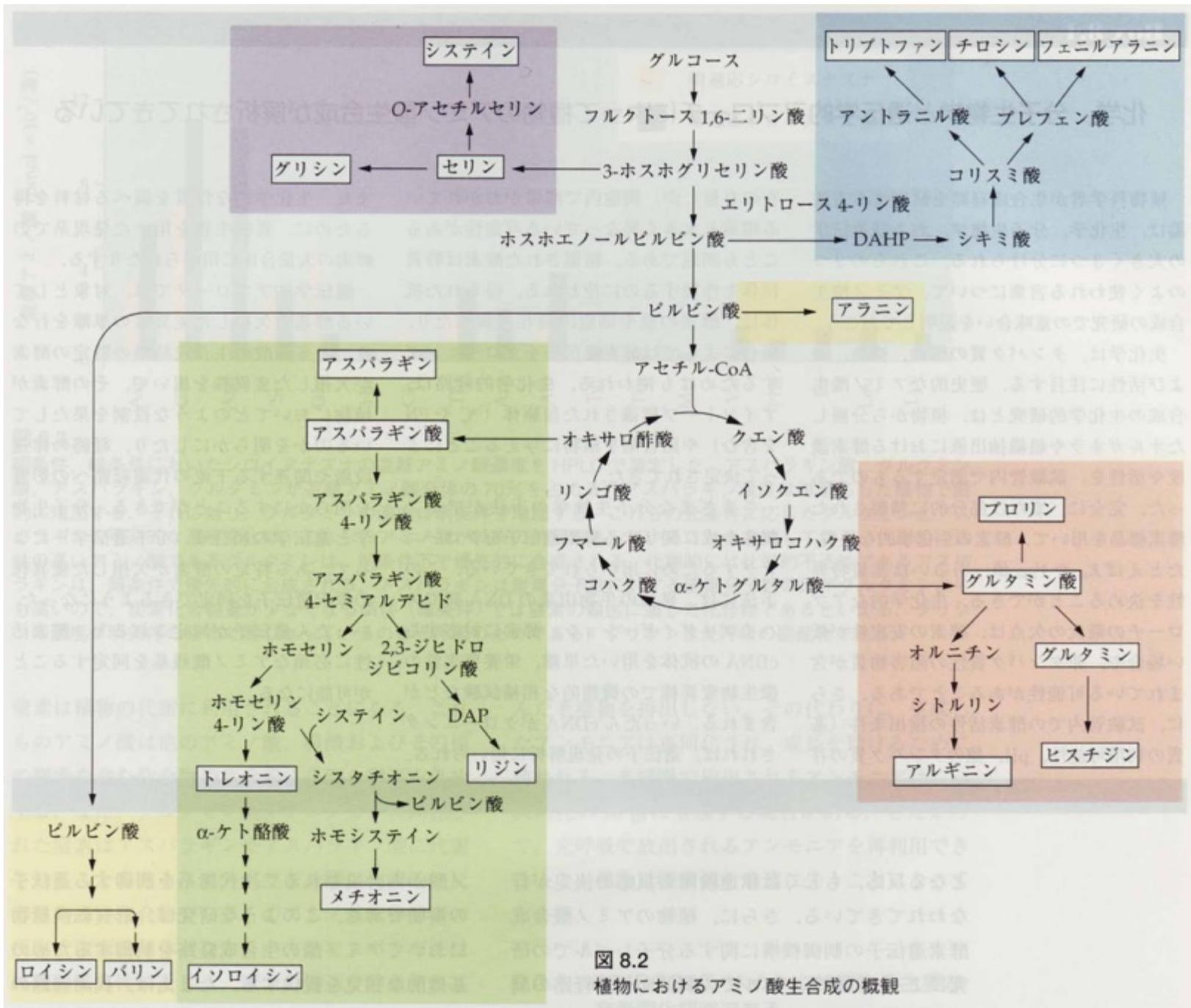
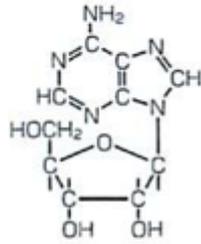


図 8.2 植物におけるアミノ酸合成の概観

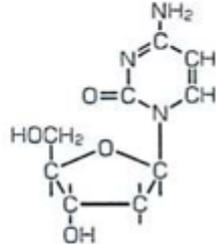
3.5 核酸の生合成・同化

(a) **ヌクレオシド**



アデノシン

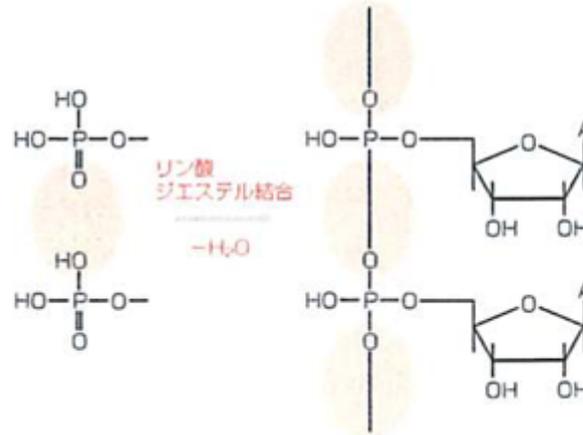
9-(β-D-リボフラノシル)アデニン



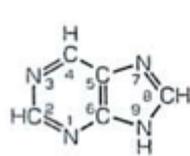
デオキシシチジン

1-(2'-デオキシ-β-D-リボフラノシル)シトシン

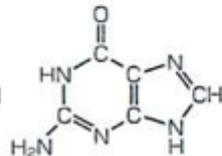
(b) **核酸の重合**



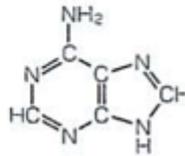
(c) **プリン塩基**



プリン

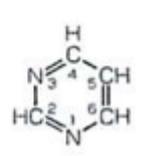


グアニン

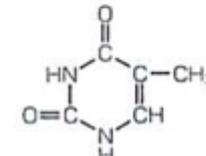


アデニン

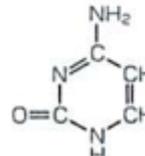
(d) **ピリミジン塩基**



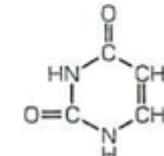
ピリミジン



チミン



シトシン

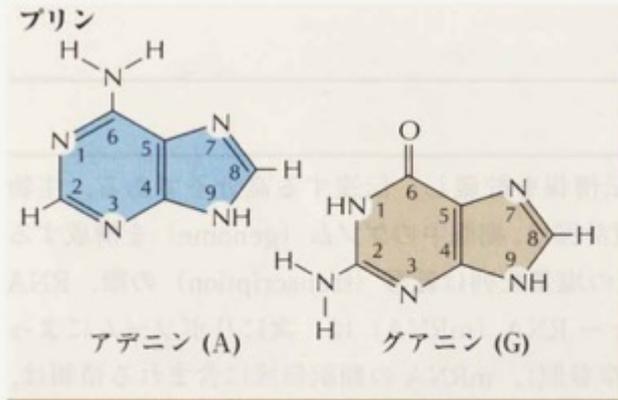


ウラシル

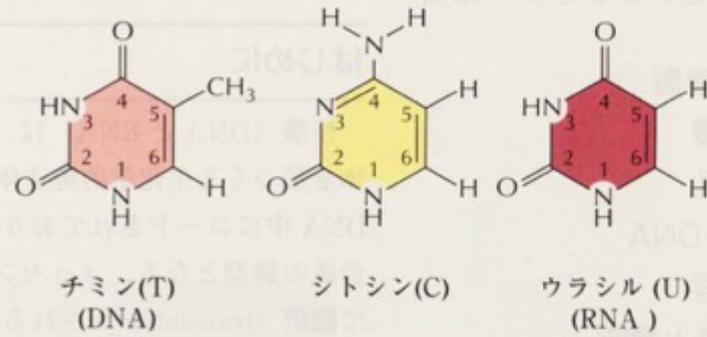
図 3.5 核酸を構成する分子

(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。

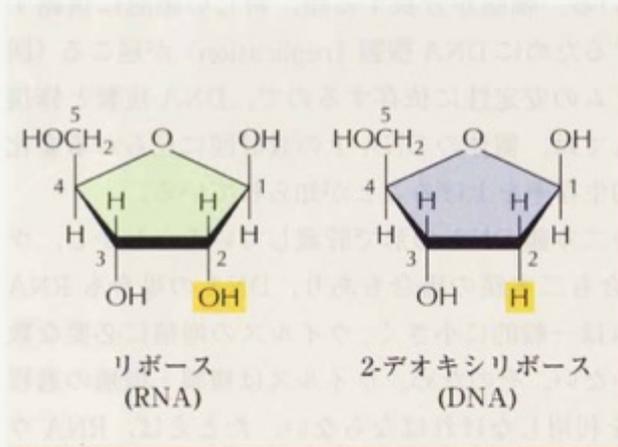
(A) 塩基



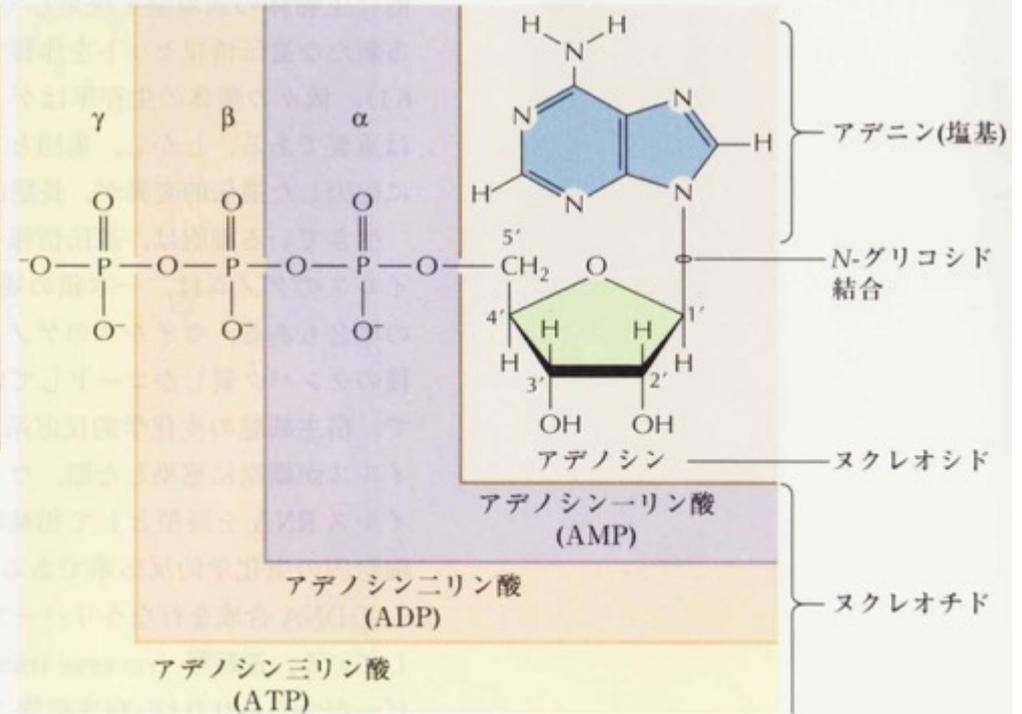
ピリミジン



(B) 五炭糖



(C) リボスクレオチド (リボスクレオチドリニン酸)



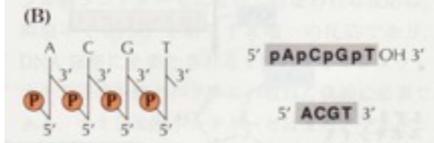
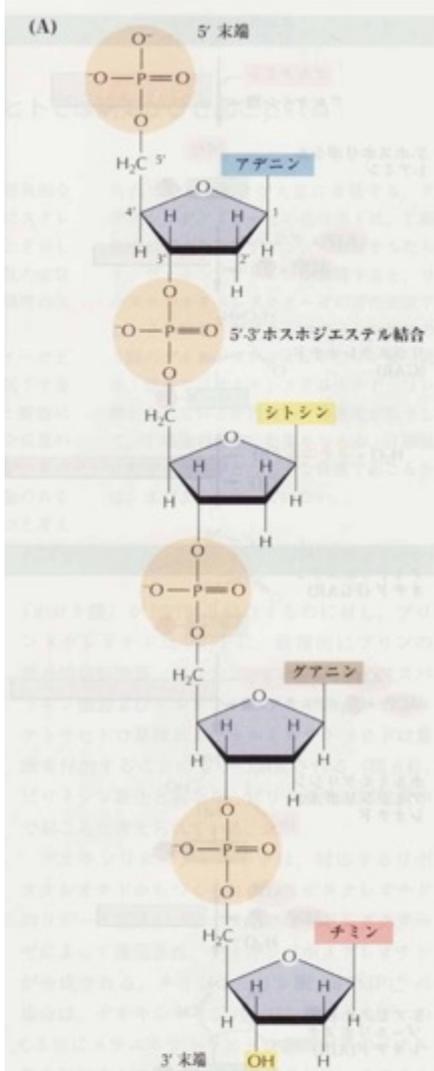


図 6.5
 (A) DNA のポリヌクレオチド鎖。交互に糖とリン酸基が現われるポリマーが、ポリヌクレオチド鎖の骨格を形成している。RNA では 2' 位の水酸基が水素に変わっている。(B) 核酸の配列は 5' から 3' へ、左から右に書かれる。一般的には、核酸配列は糖・リン酸骨格を除いた形で書かれる (右下)。

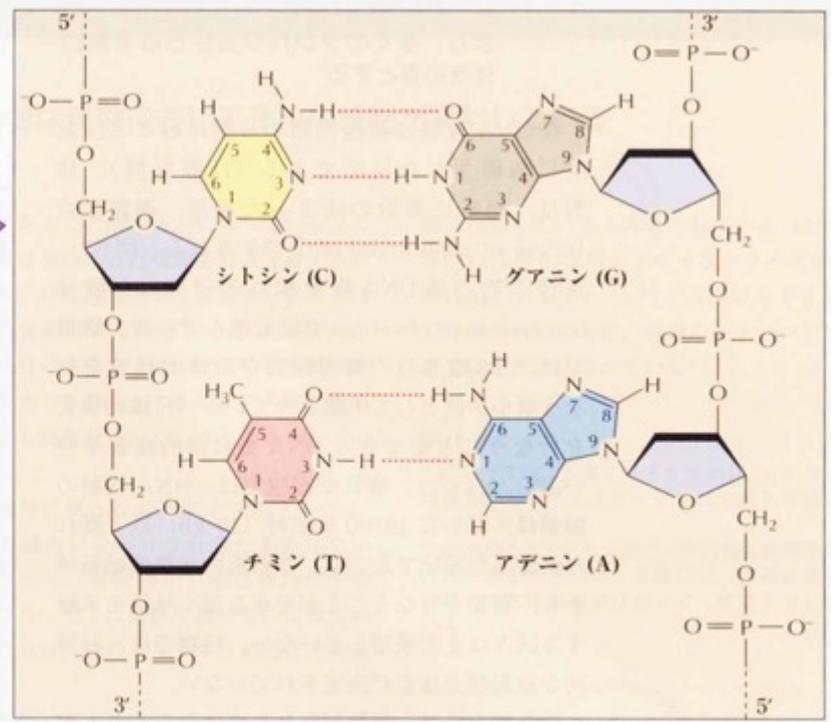
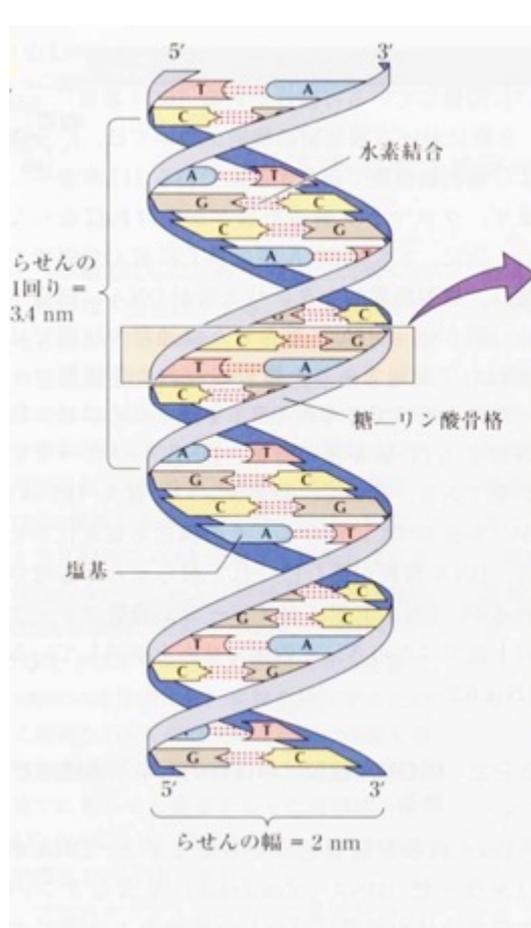
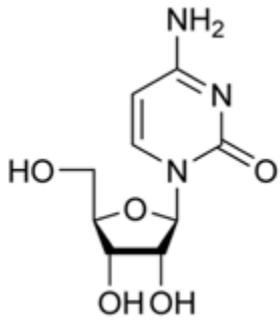


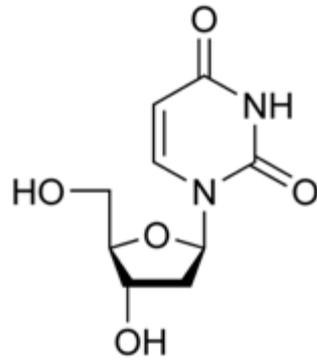
図 6.6
 DNA 二重らせん。相補的な塩基が対合したときの 2 本の DNA 鎖を示す。シトシンとグアニンが対合すると 3 本の水素結合が形成され、チミンとアデニンが対合すると 2 本の水素結合が形成される。2 本の DNA 鎖は逆平行であり、5' から 3' への方向が逆になっている。

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

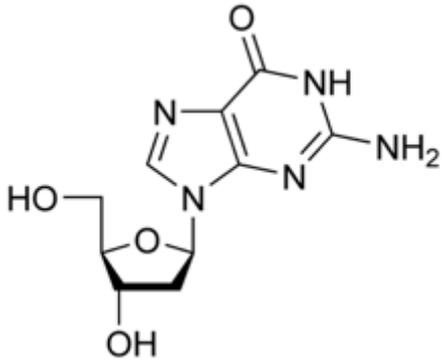
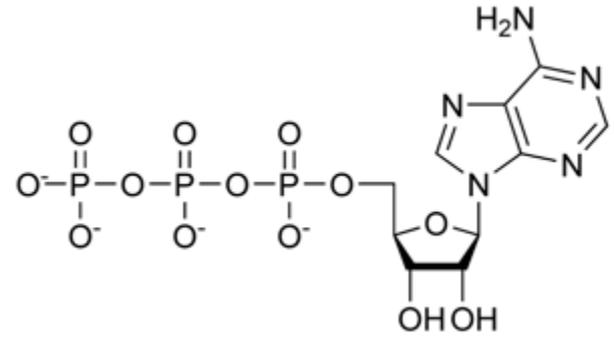
①



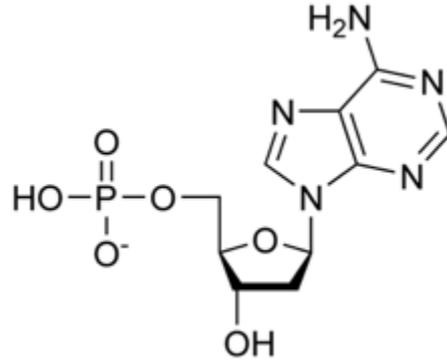
②



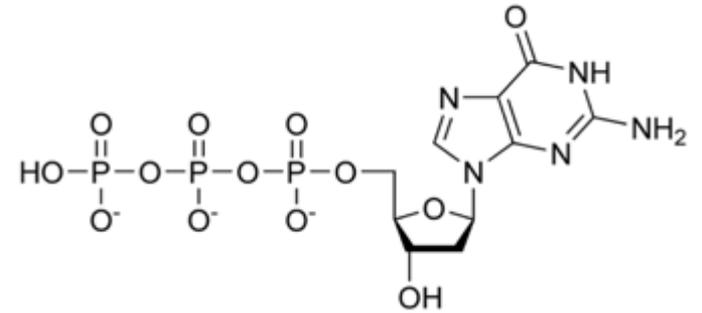
③



④

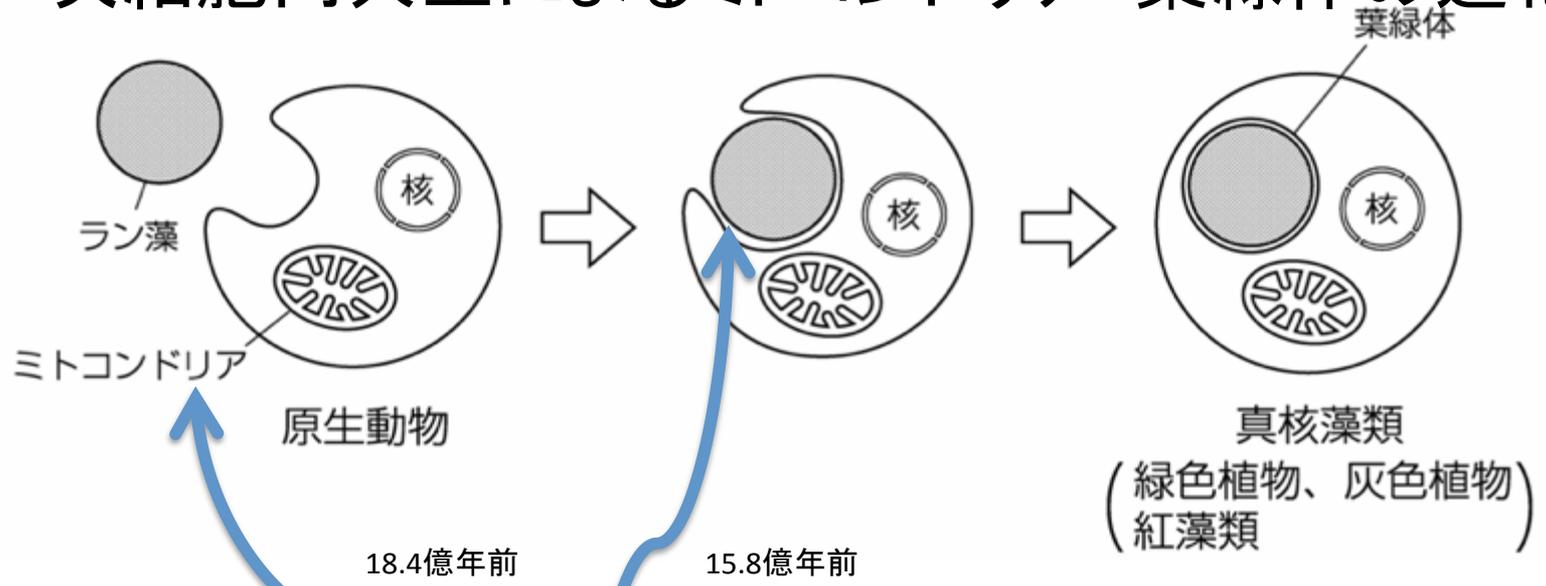


⑤



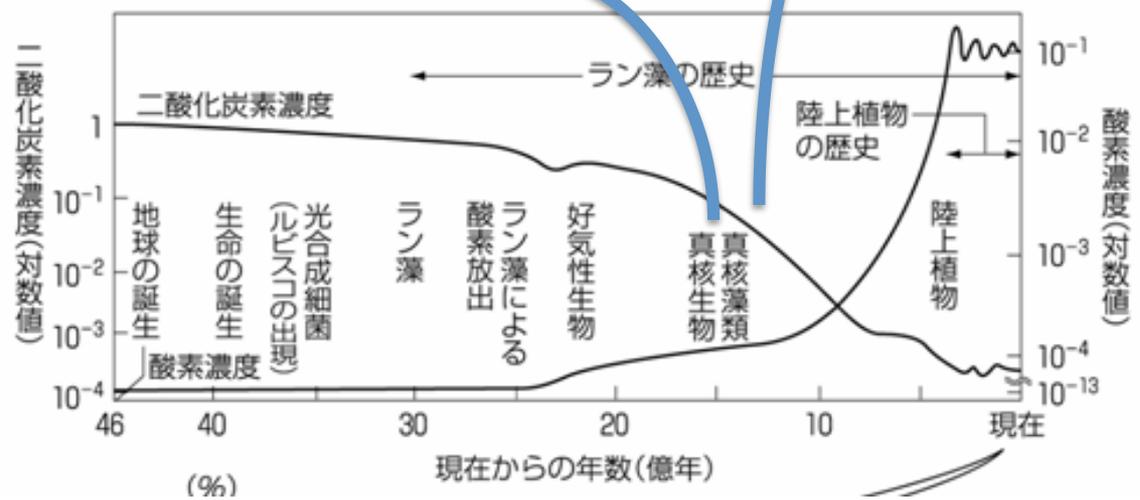
⑥

一次細胞内共生によるミトコンドリア・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



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

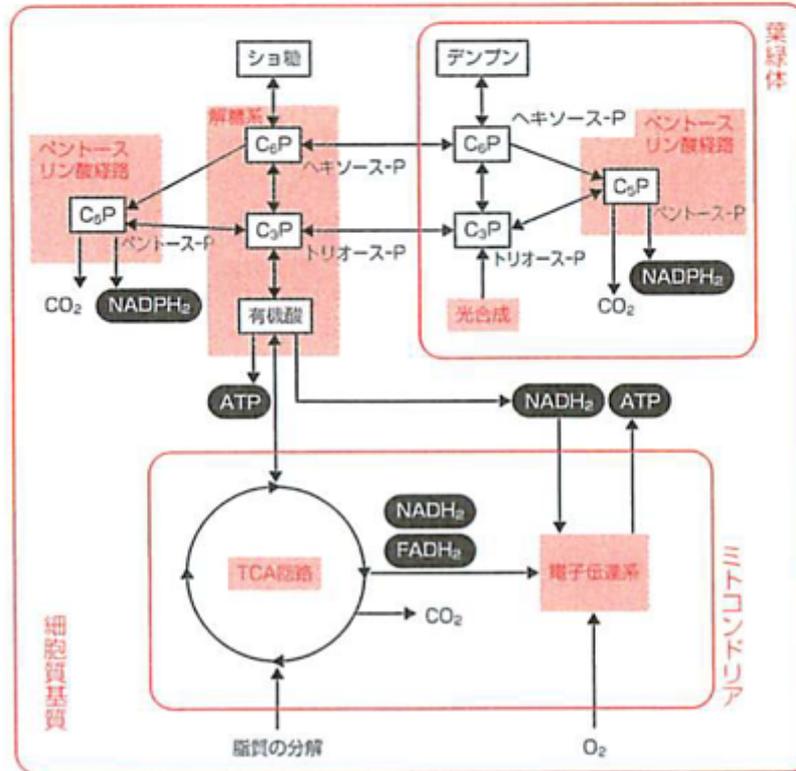
3.6 異化作用

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



3.8 解糖系

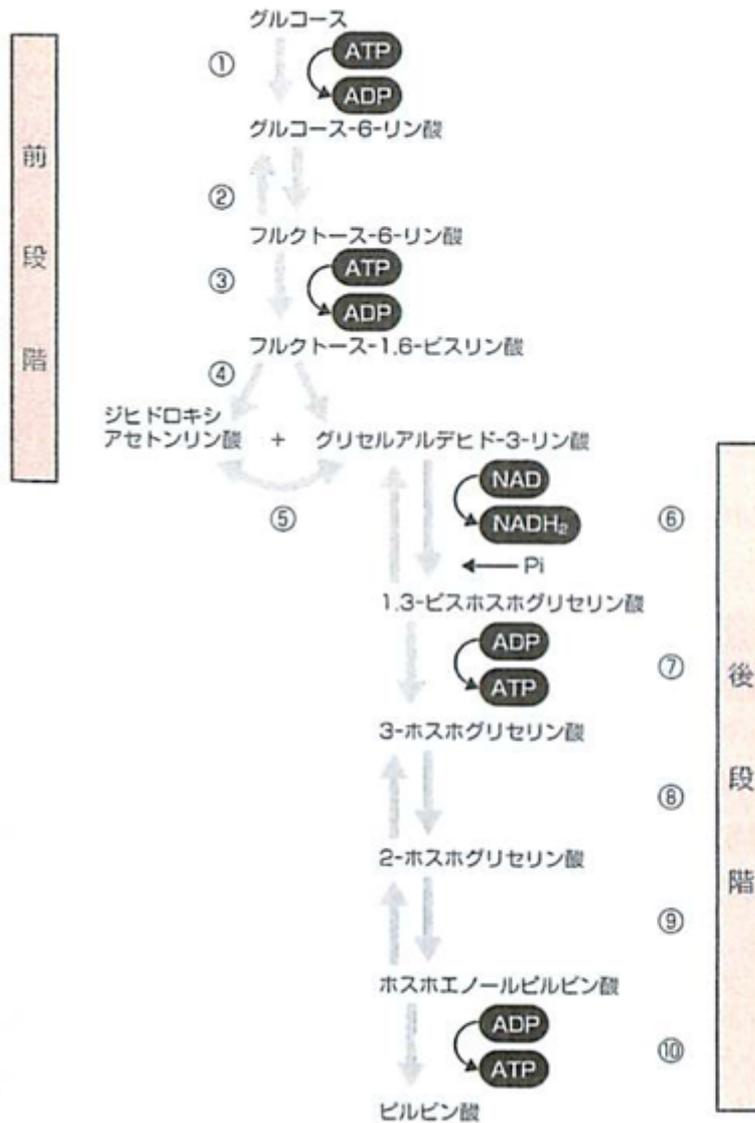
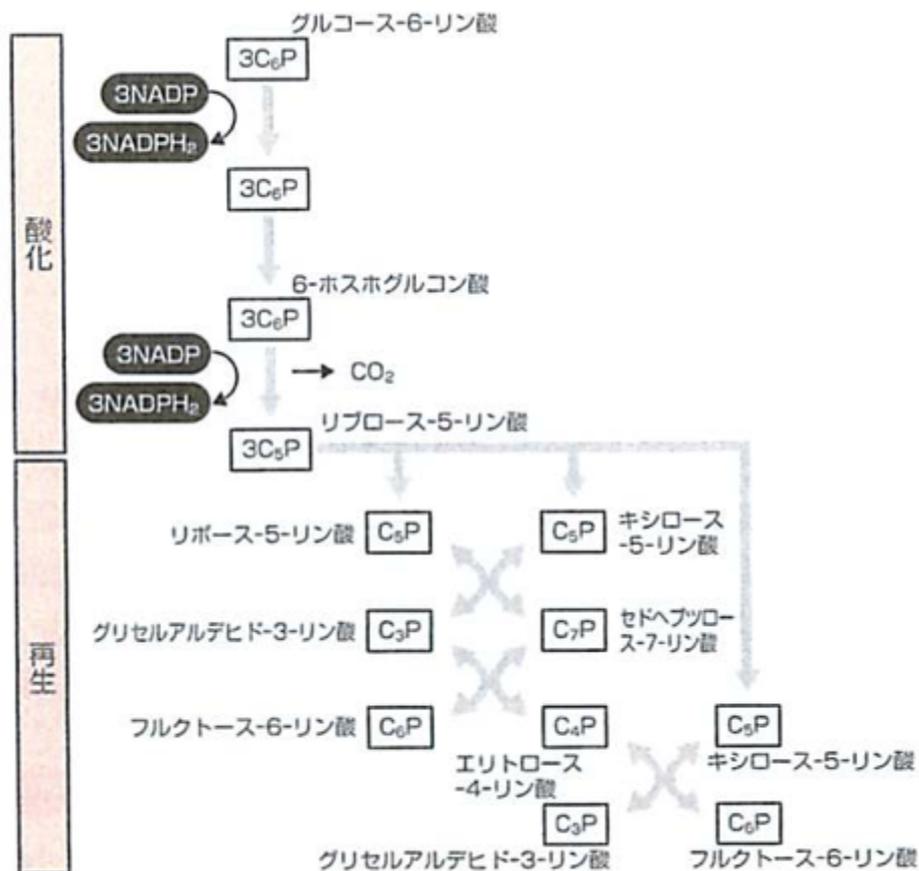


図 3.8 解糖系

グルコース 1 分子あたりでみると、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ズ-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)。生じたリブローズ-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)

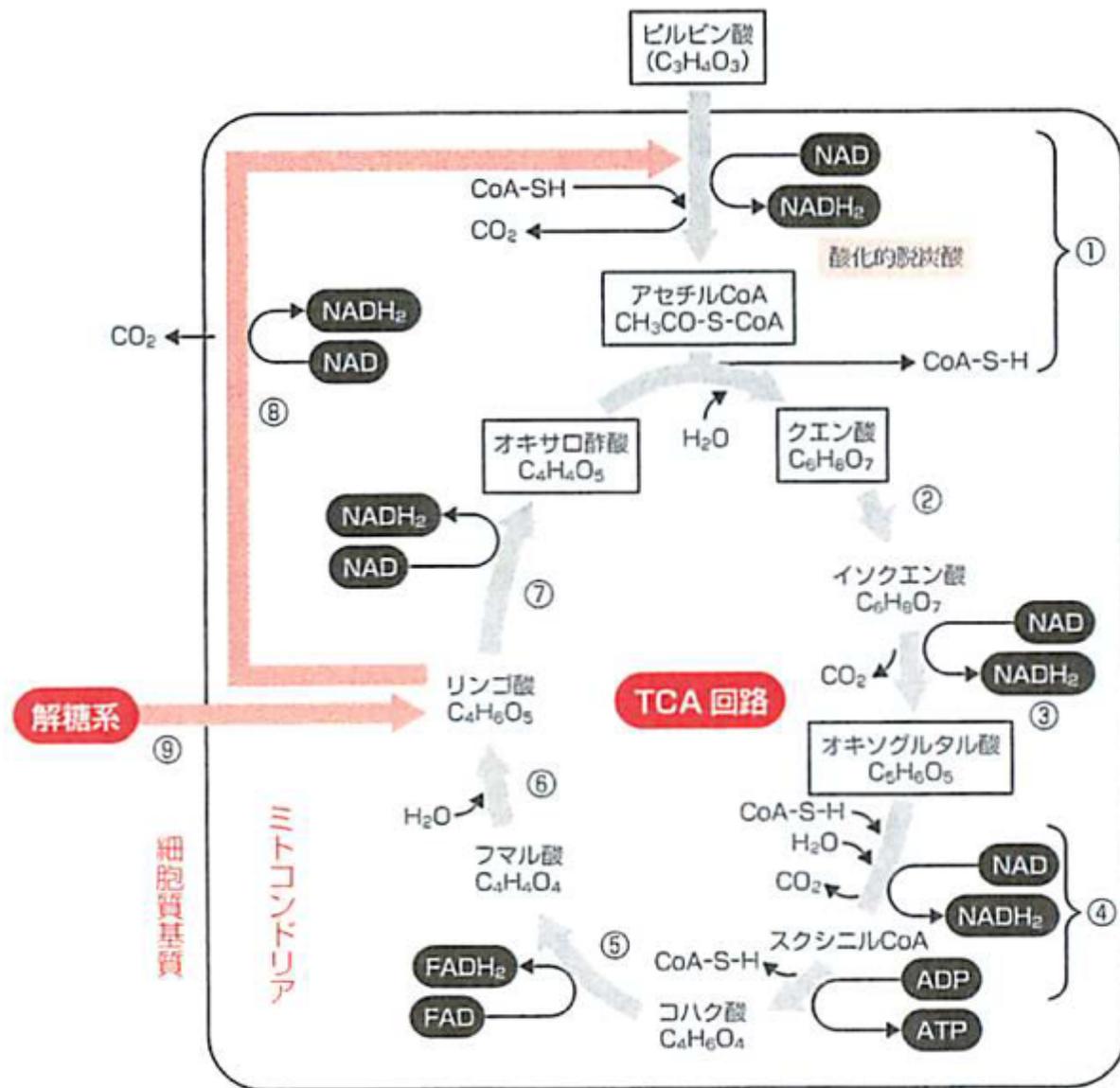
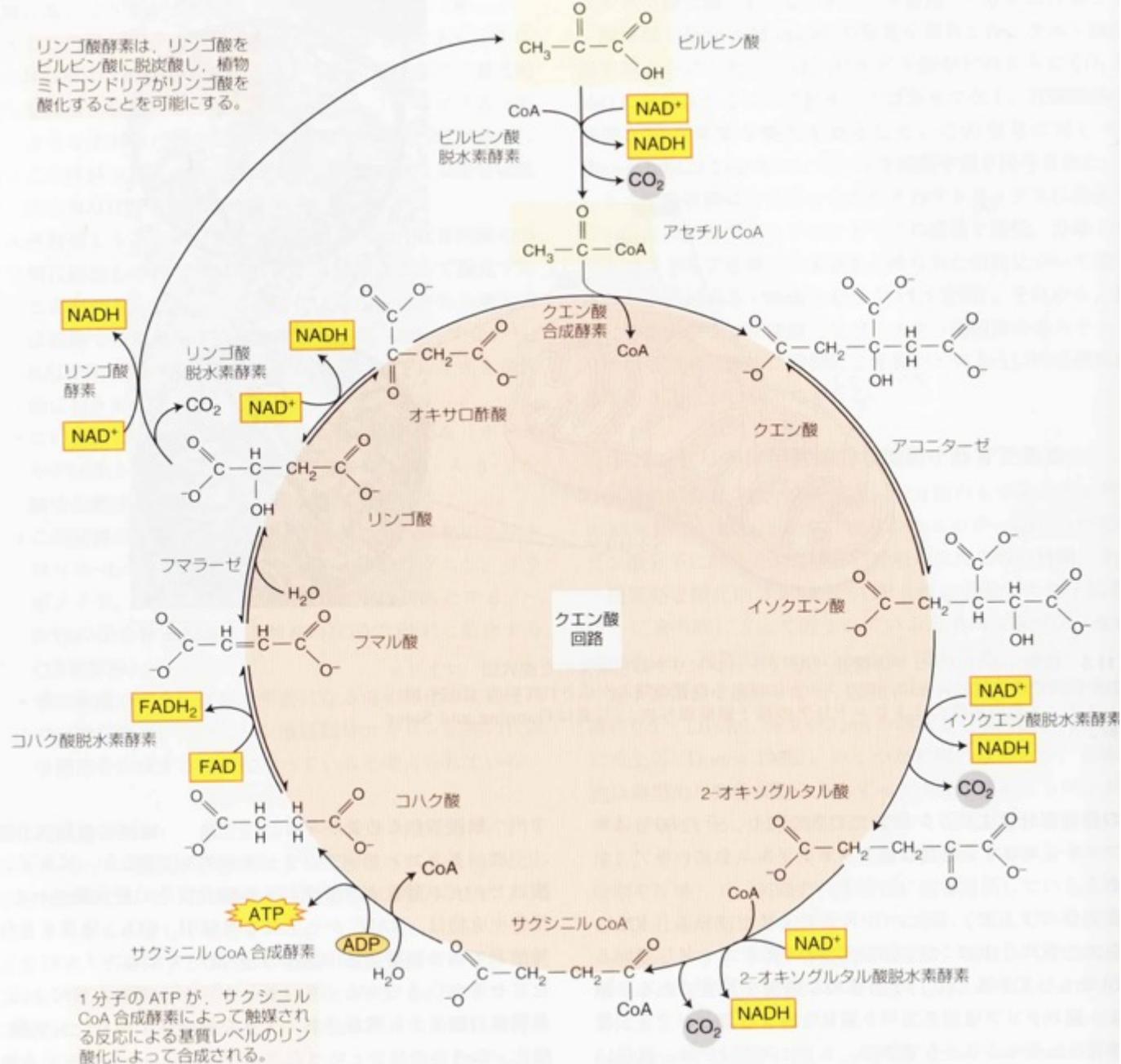


図 3.10 トリカルボン酸回路 (TCA 回路)

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。

リンゴ酸酵素は、リンゴ酸を
ピルビン酸に脱炭酸し、植物
ミトコンドリアがリンゴ酸を
酸化することを可能にする。



1分子のATPが、サクシニル
CoA 合成酵素によって触媒され
る反応による基質レベルのリン
酸化によって合成される。

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。

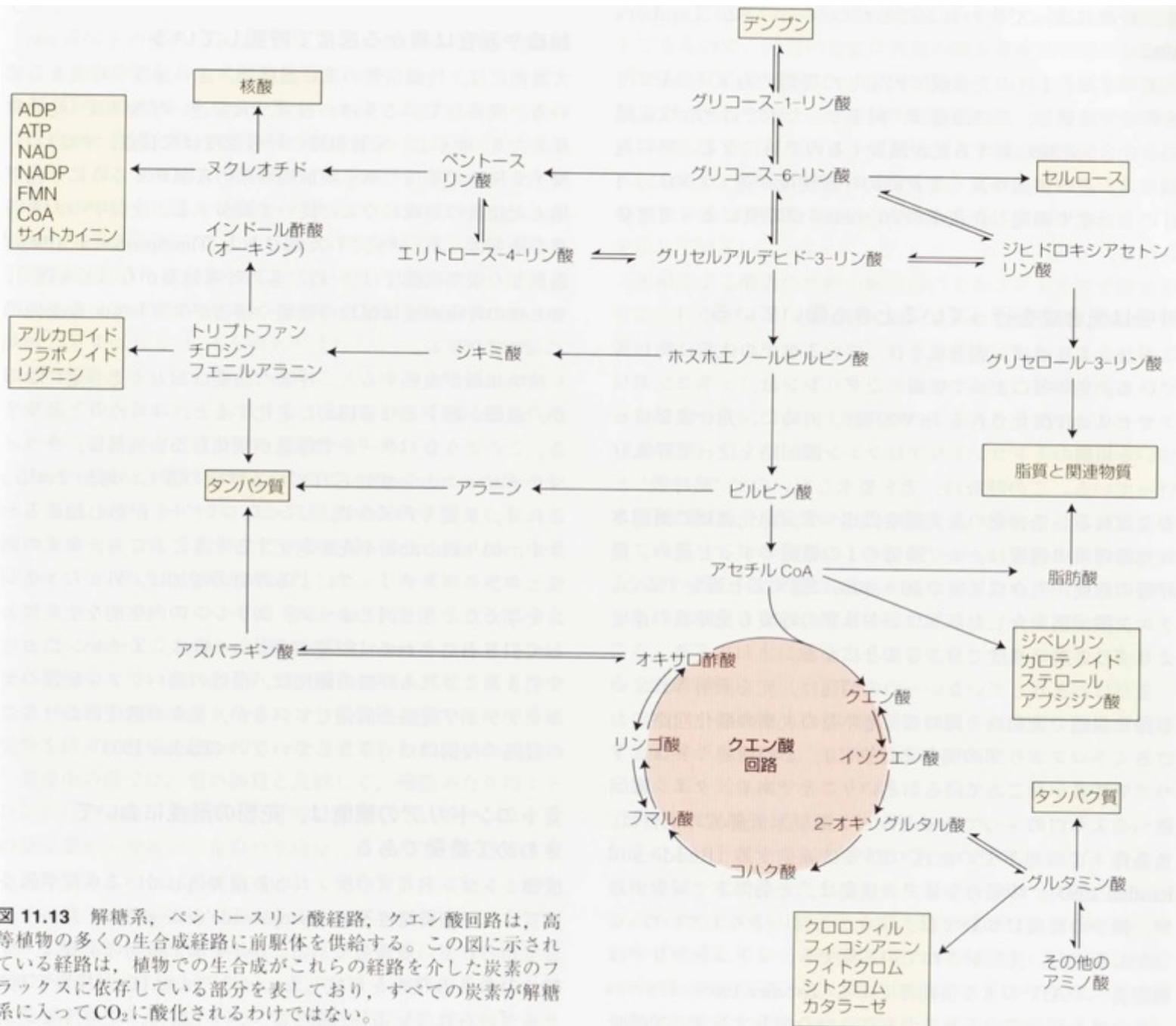


図 11.13 解糖系，ペントースリン酸経路，クエン酸回路は，高等植物の多くの生合成経路に前駆体を供給する。この図に示されている経路は，植物での生合成がこれらの経路を介した炭素のフラックスに依存している部分を表しており，すべての炭素が解糖系に入ってCO₂に酸化されるわけではない。

3.10 電子伝達系と酸化リン酸化

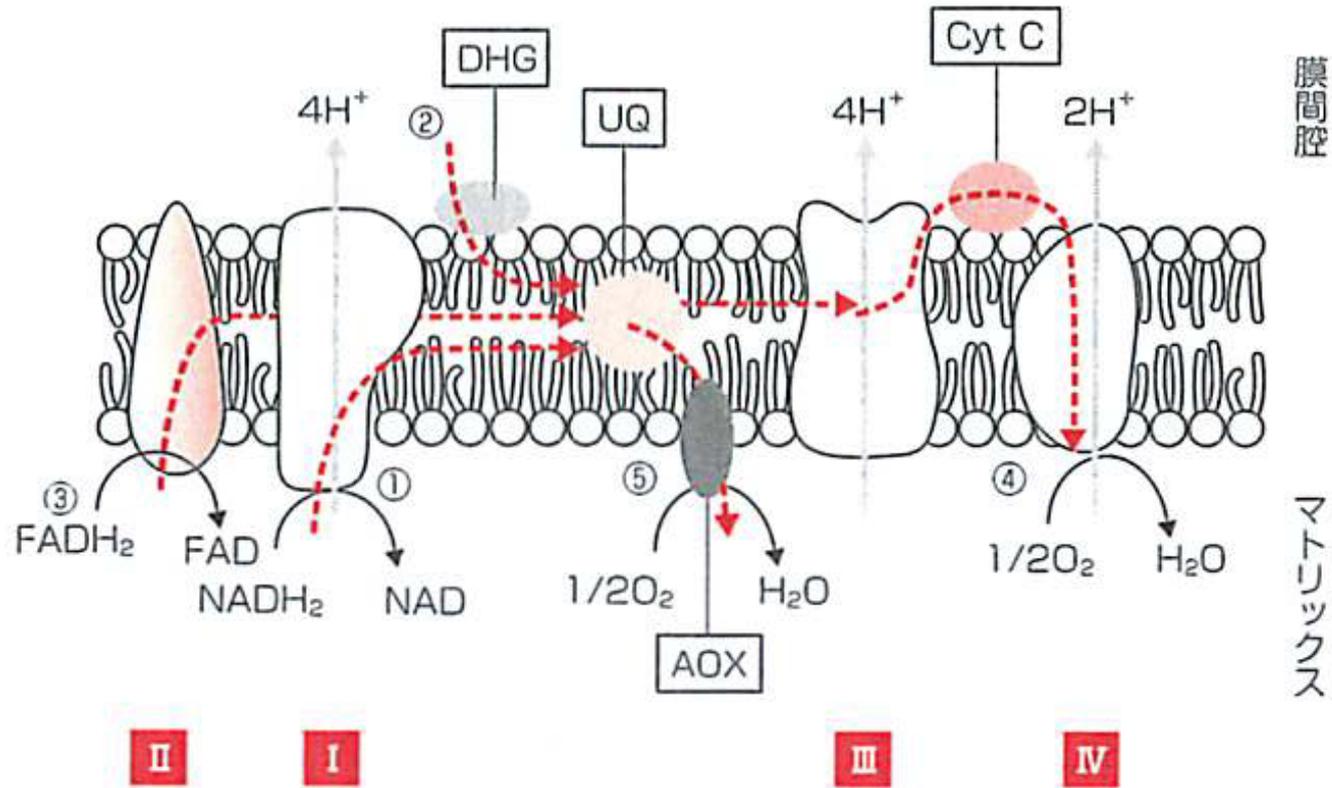


図 3.11 ミトコンドリアの電子伝達系

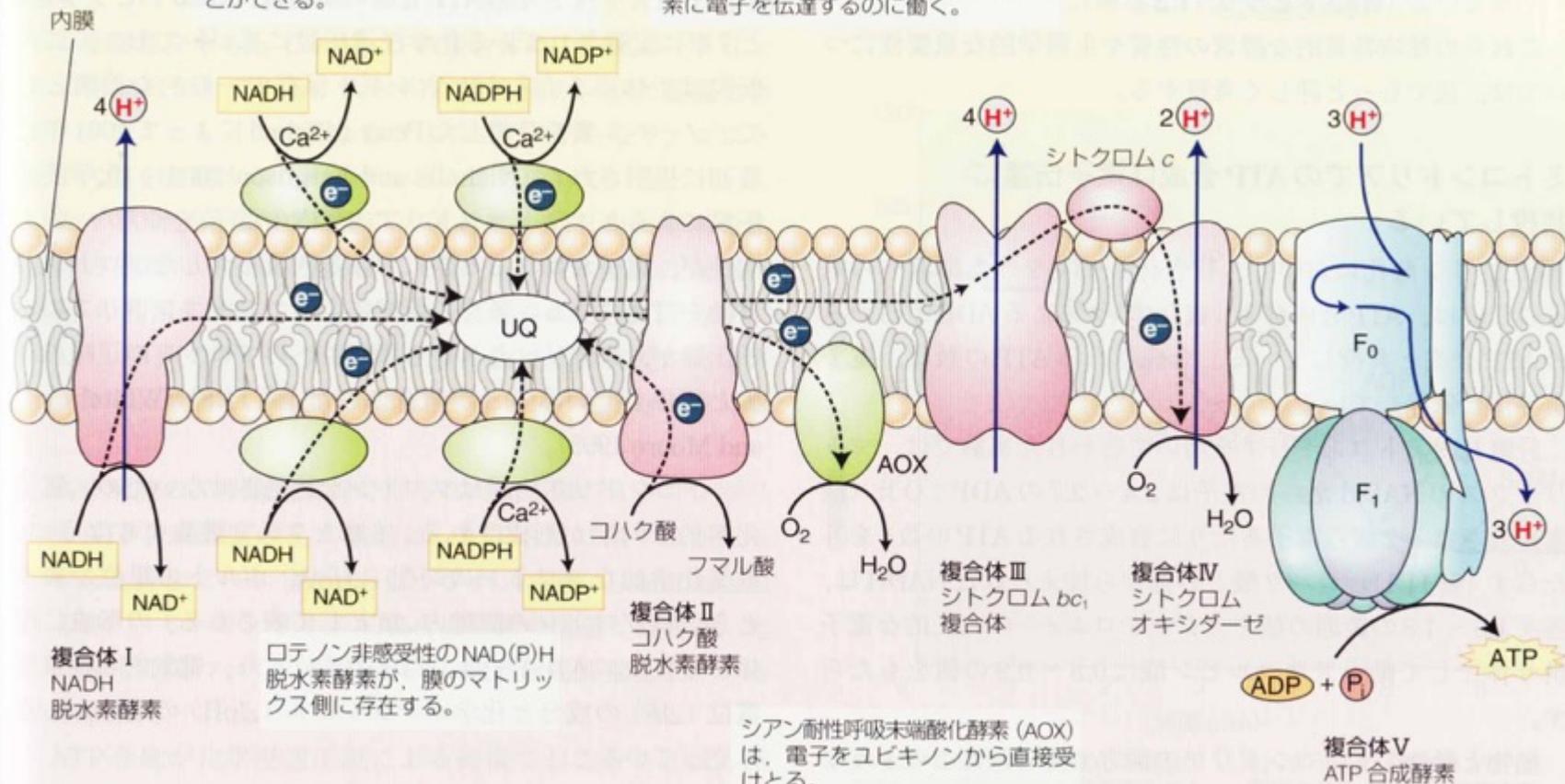
電子伝達系は、複合体 I (NADH₂ 脱水素酵素)、複合体 II (コハク酸脱水素酵素)、複合体 III (シトクロム *bc1* 複合体) と複合体 IV (シトクロム *c* オキシダーゼ) からなる。①～③の経路でユビキノロン (UQ) に伝えられた e⁻ は、複合体 III・IV を経て O₂ に伝えられる (④)。ユビキノロンから直接 e⁻ を受け取る AOX は H⁺ をくみださない。

膜間腔

外側にあるロテノン非感受性のNAD(P)H脱水素酵素は、細胞質で合成されたNAD(P)Hから直接電子を受け取ることができる。

ユビキノン(UQ)のプールは、内膜中を自由に拡散し、脱水素酵素から複合体IIIまたはシアン耐性呼吸末端酸化酵素に電子を伝達するのに働く。

シトクロムcは、複合体IIIから複合体IVへ電子伝達する表在性のタンパク質である。



複合体 I
NADH
脱水素酵素

ロテノン非感受性のNAD(P)H
脱水素酵素が、膜のマトリッ
クス側に存在する。

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

複合体 IV
シトクロム
オキシダーゼ

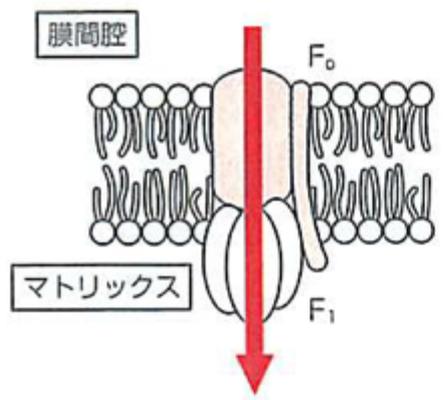
複合体 V
ATP 合成酵素

シアン耐性呼吸末端酸化酵素 (AOX)
は、電子をユビキノンから直接受
けとる。

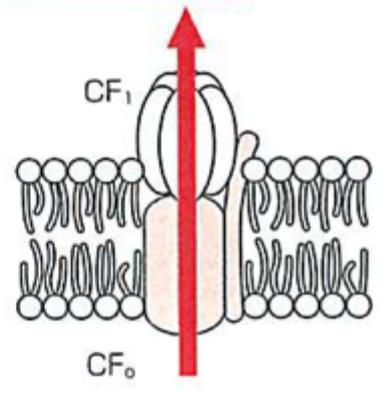
マトリックス

図 11.8 植物ミトコンドリアの内膜で組織化された電子伝達鎖と ATP 合成。植物以外のほとんどすべての生物のミトコンドリアで見出される一般的なタンパク質複合体に加えて、植物ミトコンドリアの電子伝達鎖は緑で示された五つの酵素をもっている。これらの酵素はどれもプロトンを汲み上げない。特異的な阻害剤である、複合体Iに対するロテノン、複合体IIIに対するアンチマイシン、複合体IVに対するシアン、シアン耐性呼吸末端酸化酵素に対するサリチルヒドロキサム酸 (SHAM) は、植物ミトコンドリアの電子伝達鎖を調べる重要な道具である。

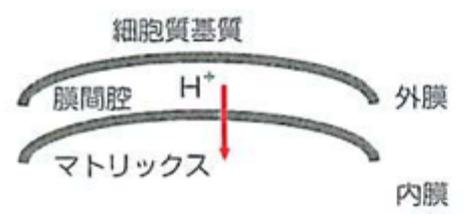
(a) F_0F_1 -ATP 合成酵素



(b) CF_0CF_1 -ATP 合成酵素



ミトコンドリア



葉緑体

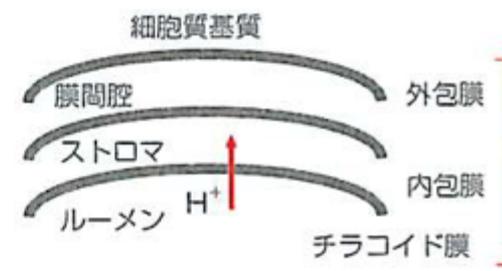


図 3.12 ミトコンドリアと葉緑体における ATP 合成

(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_0 や CF_0 とそれぞれ結合している F_1 と CF_1 は ATP 合成の触媒部位をもつ。

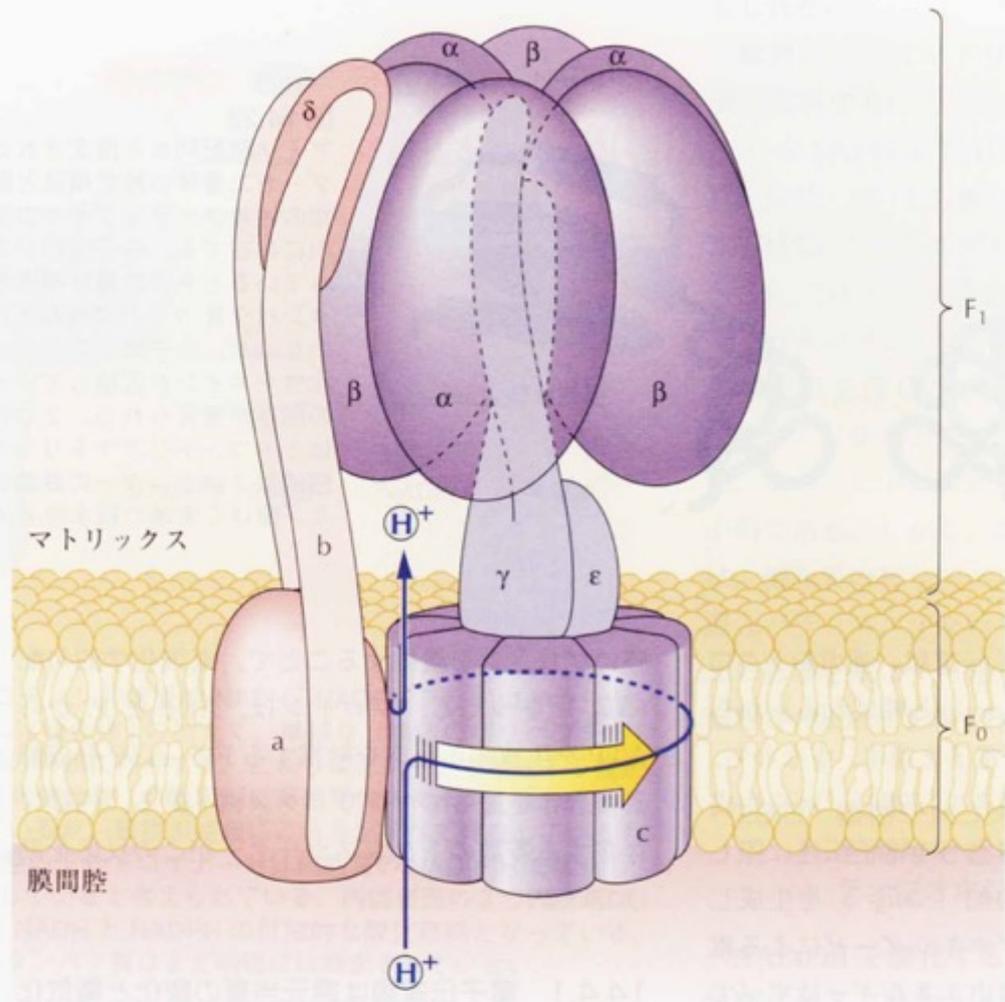


図 14.29

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 (α₃β₃γδε) 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 (a₁b₁c₁₀₋₁₂) 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, α/β 六量体を保持する固定子としてはたらいっていると考えられている.

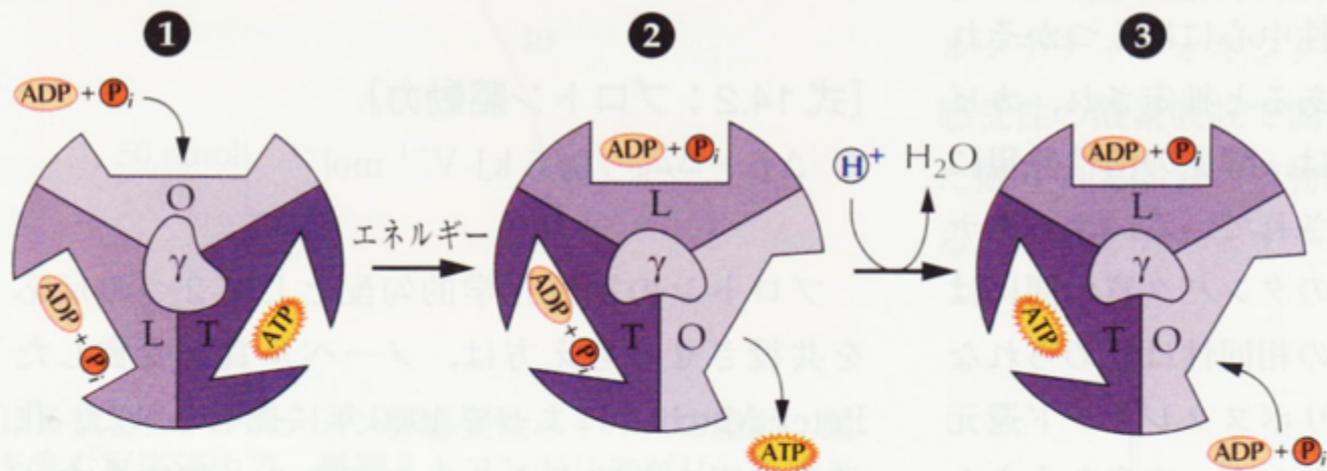


図 14.30

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、シヨ糖が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	シヨ糖あたりの ATP *	
解 糖		
基質レベルのリン酸化		4
4 NADH	4 × 1.5	6
クエン酸回路		
基質レベルのリン酸化		4
4 FADH ₂	4 × 1.5	6
16 NADH	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。

- ✓ 解糖系ではグルコース1分子あたり2分子のATP, 2分子のNADH, 2分子のピルビン酸が合成される
- ✓ 2分子のピルビン酸がアセチルCoAに変換してクエン酸回路を2回転することで、2分子のATP, 8分子のNADH, 2分子のFADH₂, 3分子のCO₂が生成する
- ✓ この表では、1分子のNADHから2.5分子のATP、1分子のFADH₂から1.5分子のATPが合成されると計算しているが、それぞれ3分子、2分子と計算することもある

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。