

5.1 植物の代謝

5.2 炭水化物の生合成・同化

5.3 脂肪酸の生合成・同化

5.4 アミノ酸の生合成・同化

5.5 核酸の生合成・同化

5.6 異化作用

5.7 呼吸によるATP合成

5.8 解糖系

5.9 トリカルボン酸回路(TCA回路)

5.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

1

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

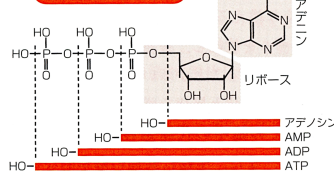
エネルギー

2

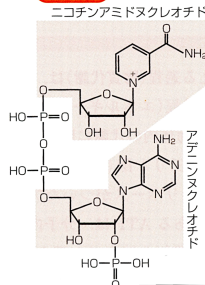
5.1 植物の代謝

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

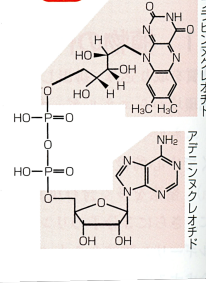


図 5.1

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⁺ → NAD(P)H₂]. 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⁺ → NAD(P)H + H⁺]. このため、酸化型として NAD(P) と NAD(P)⁺、それに対応する還元型として NAD(P)H₂ と NAD(P)H の 2 通りに表記されることがある。いずれの表記でも、還元される際に 1 分子が電子を 2 つ受け取ることに変わりはなく

3

還元力
ATP
ATP
エネルギー

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

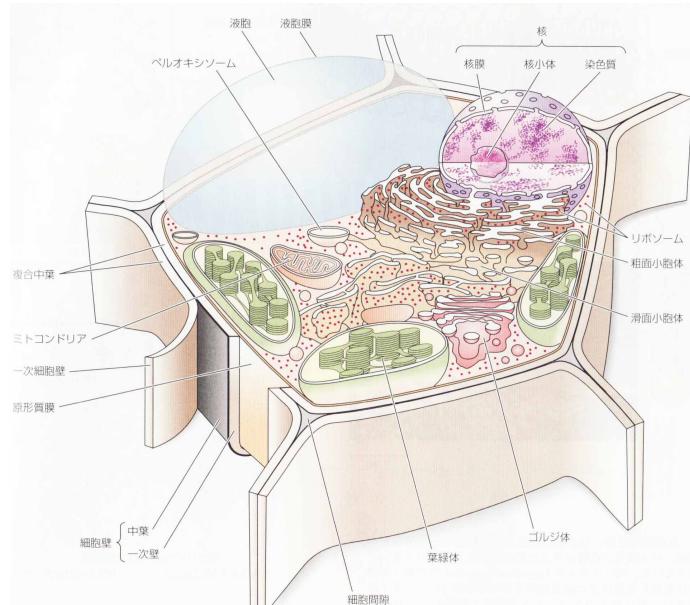
還元力
ATP
ATP
エネルギー

ADP
ADP
ADP

4

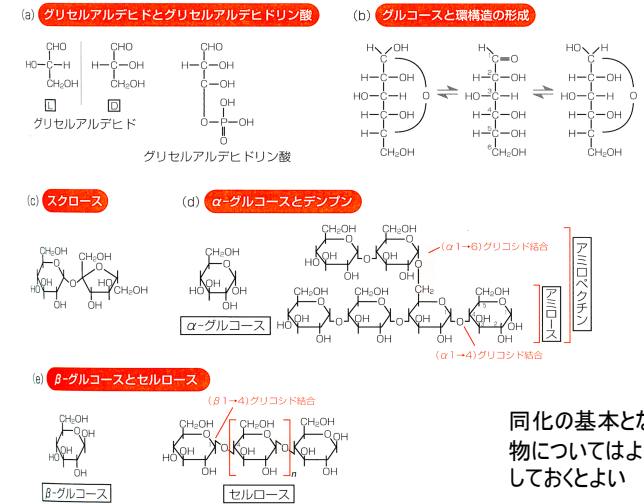
細胞で同化や異化の起こる場所

オルガネラ



5

5.2 炭水化物の生成・同化

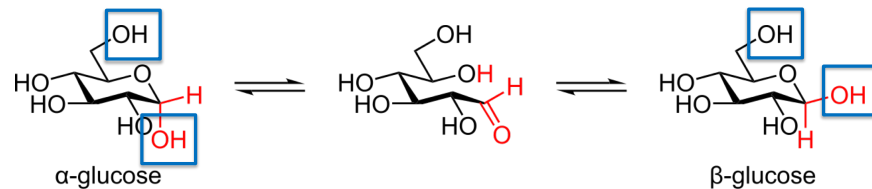


同化の基本となるC3化合物についてはよく構造を理解しておくとい

6

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？



7

5.3 脂肪酸の生成・同化

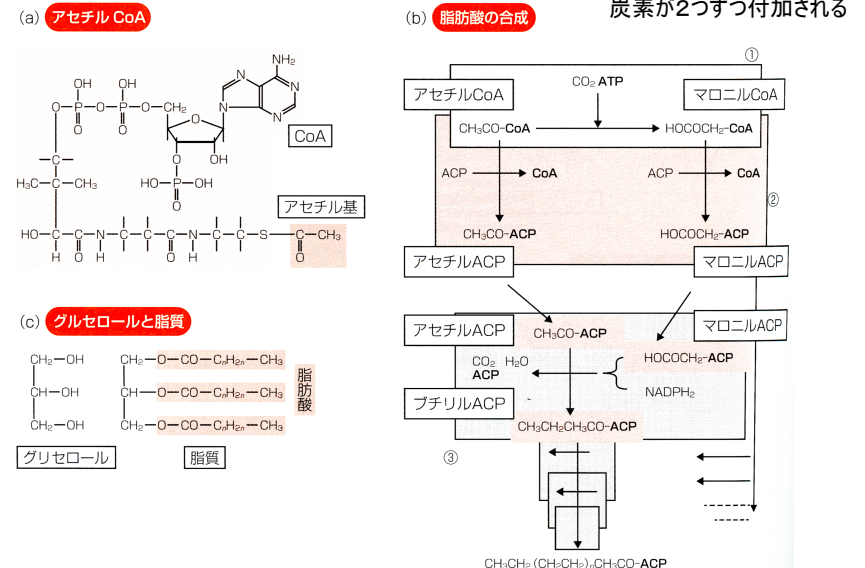
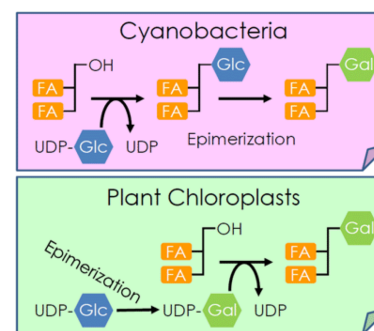
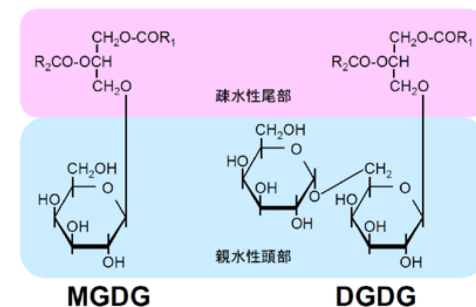
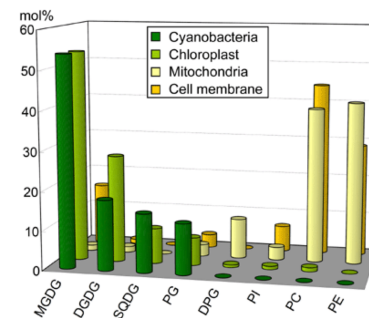
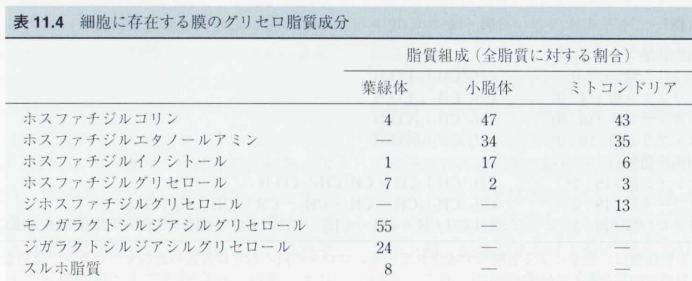


図 5.3 脂肪酸とその代謝に関する化合物

8

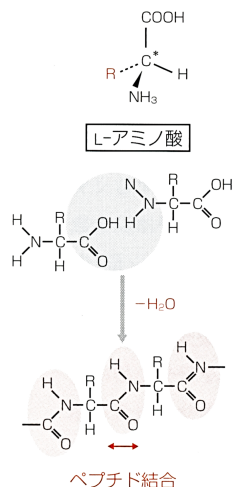


ガラクト脂質は葉緑体に多い！
＝
光合成細菌にも多い！
＝
葉緑体は光合成細菌から進化した？

東京大学・総合文化研究科・小林康一氏HPより 10

5.4 アミノ酸の生合成・同化

(a) **L-アミノ酸とタンパク質**



(b) **アミノ酸側鎖の例**

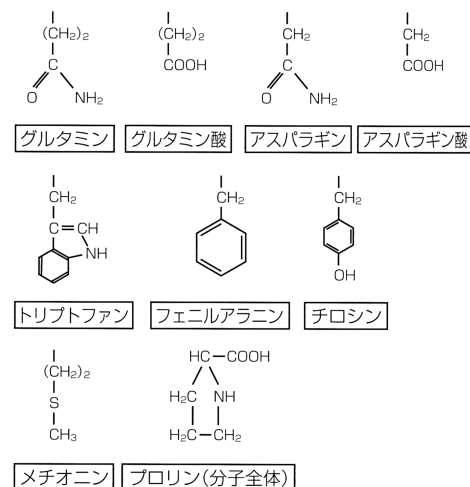
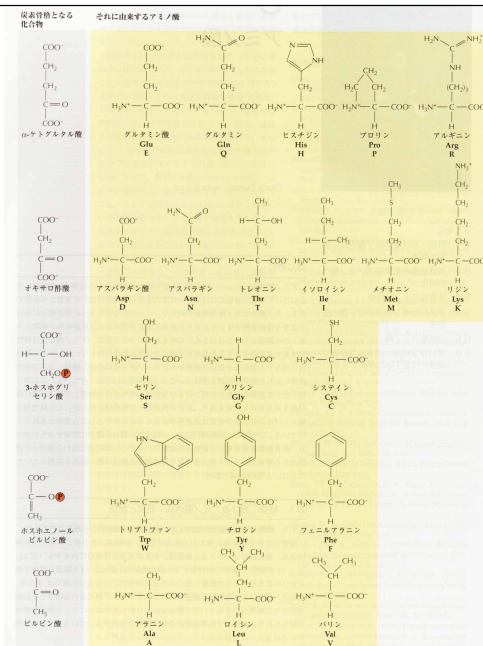
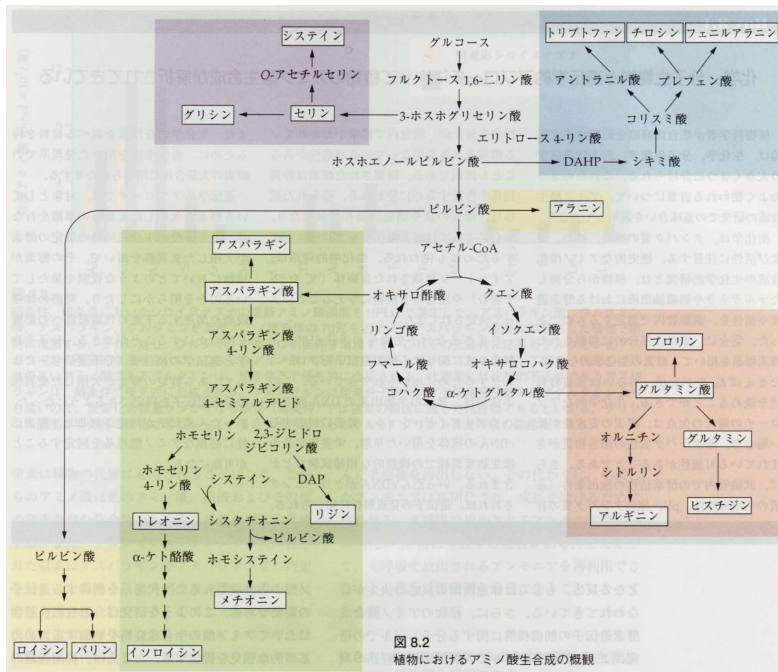


図 5.4 生物のタンパク質を構成するアミノ酸



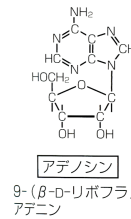
糖分解、クエン酸回路、およびカルビン回路から生成する有機酸が、タンパク質を構成する 20 種類のアミノ酸の炭素骨格のもとにス4-リン酸と。ヒスチジン合成の基質となるリボース 5-リン酸は示されていない。



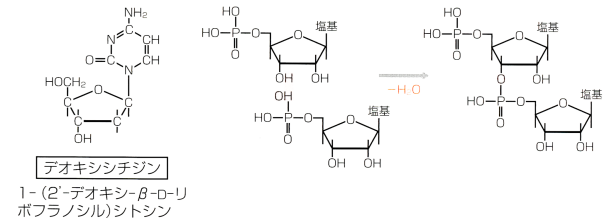
13

5.5 核酸の生合成・同化

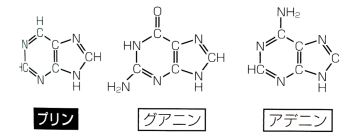
(a) ヌクレオシド



(b) 核酸の重合



(c) プリン塩基



(d) ピリミジン塩基

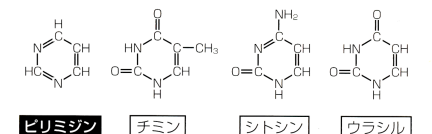
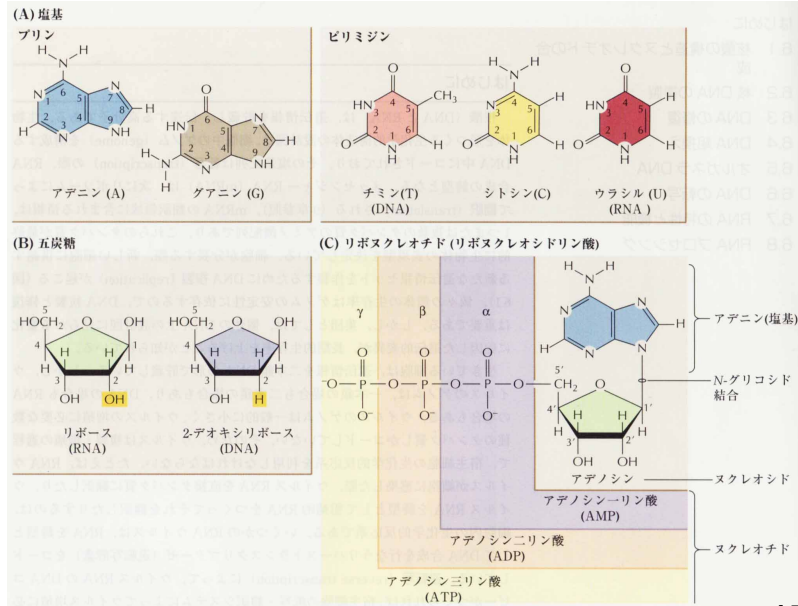


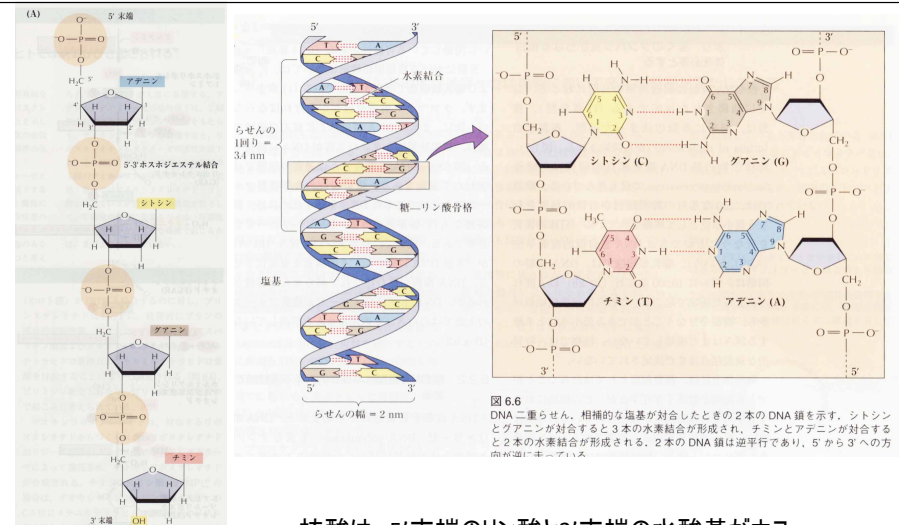
図 5.5 核酸を構成する分子

(a) 塩基と五炭糖のリボースが結合したものがリボヌクレオシド (図はアデノシン)。塩基と五炭糖のデオキシリボースが結合したものがデオキシリボヌクレオシド (図はデオキシシチジン) である。(b) リボヌクレオシドにリン酸基が結合したものがリボヌクレオチド。デオキシリボヌクレオシドにリン酸基が結合したものがデオキシリボヌクレオチドである。糖の OH 基とリン酸の OH 基から H₂O が抜けて形成されたフォスフォジエステル結合で鎖状につながる。(c) プリン骨格の塩基。(d) ピリミジン骨格の塩基。

14

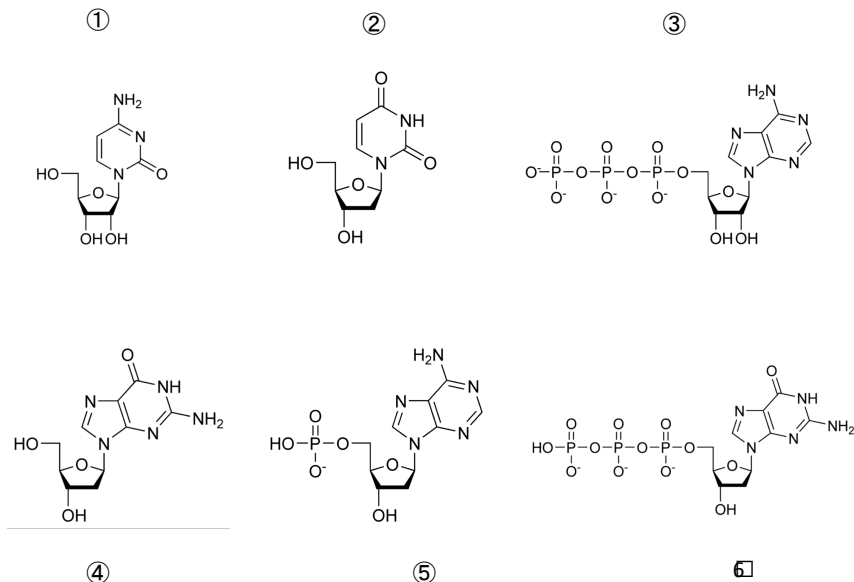


15



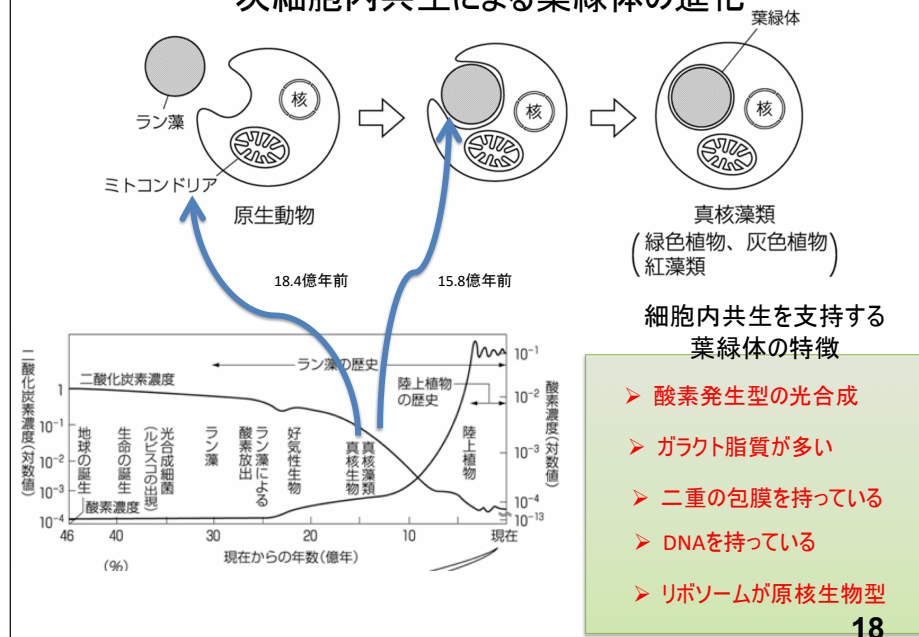
核酸は、5' 末端のリン酸と 3' 末端の水酸基がホスホジエステル共有結合して鎖状になる

16



17

一次細胞内共生による葉緑体の進化



18

5.6 異化作用

5.7 呼吸によるATP合成

5.8 解糖系

5.9 トリカルボン酸回路 (TCA回路)

5.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

5.6 異化作用

5.7 呼吸によるATP合成

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

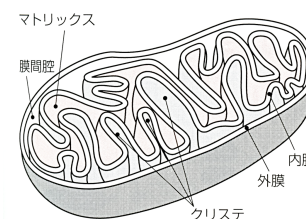


図 5.6 ミトコンドリアの構造 (断面図)
各ミトコンドリアは細胞質基質に取り囲まれている。

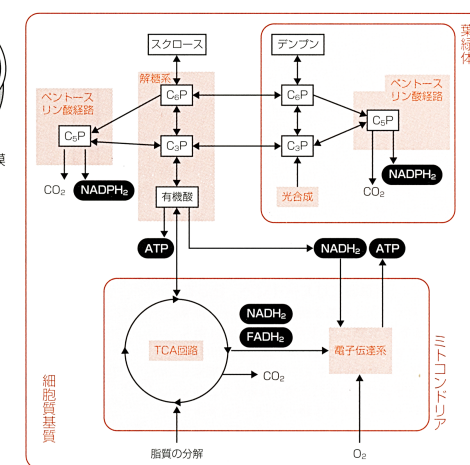


図 5.7 呼吸とそれに関連する代謝経路

図中の C_3 はトリオース、 C_5 はペントース、 C_6 はヘキソースを示す、これらがリン酸化されて、 C_3P 、 C_5P 、 C_6P となる。

20

19

5.8 解糖系

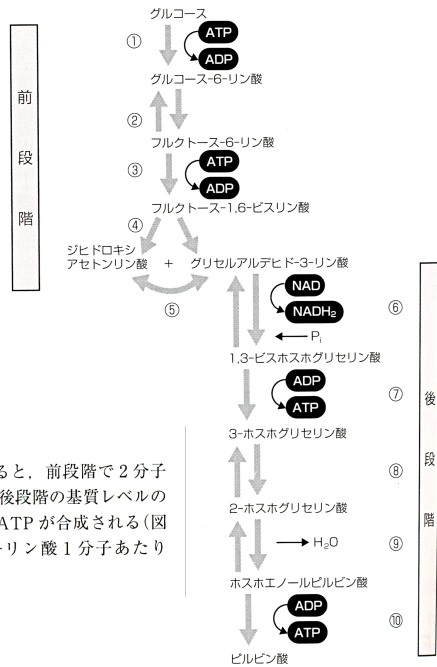


図 5.8 解糖系

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 1 分子あたり ATP 2 分子)。

21

図 5.9 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 NADPH_2 を生成する(酸化)。生じたリブローズ-5-リン酸は光合成で CO_2 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)。

22

5.9 トリカルボン酸回路(TCA回路)

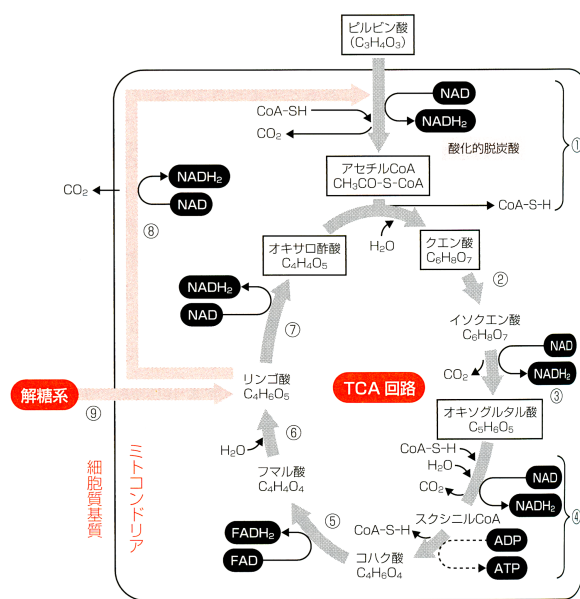


図 5.10

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。④の後半では ADP のリン酸化を GDP が仲介する。

23

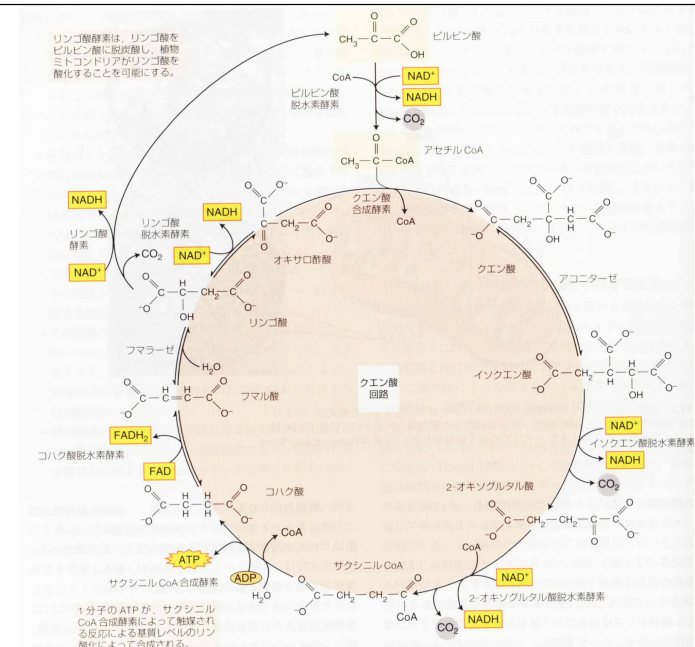


図 11.6 植物のクエン酸回路における反応と酵素。クエン酸は、3 分子の CO_2 に完全に酸化される。これらの酸化で遊離した電子は、4 分子の NAD^+ の NADH への還元と 1 分子の FAD の FADH_2 への還元に使われる。

24

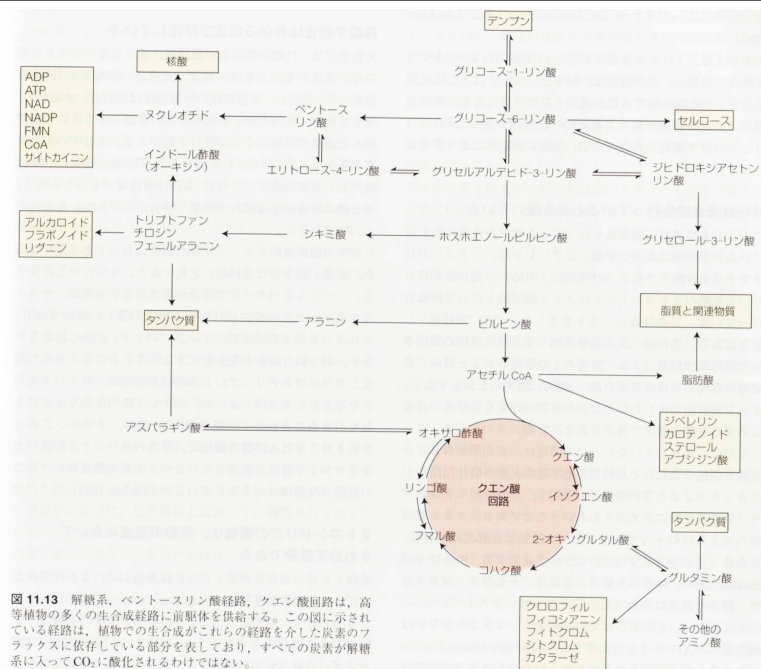


図 11.13 解糖系。ペントースリン酸経路、クエン酸回路は、高等植物の多くの生合成経路に前駆体を供給する。この図に示されている経路は、植物での生合成がこれらの経路を介した炭素のフラックスに依存している部分を表示しており、すべての炭素が解糖系に入って CO_2 に酸化されるわけではない。

25

5.10 電子伝達系と酸化的リン酸化

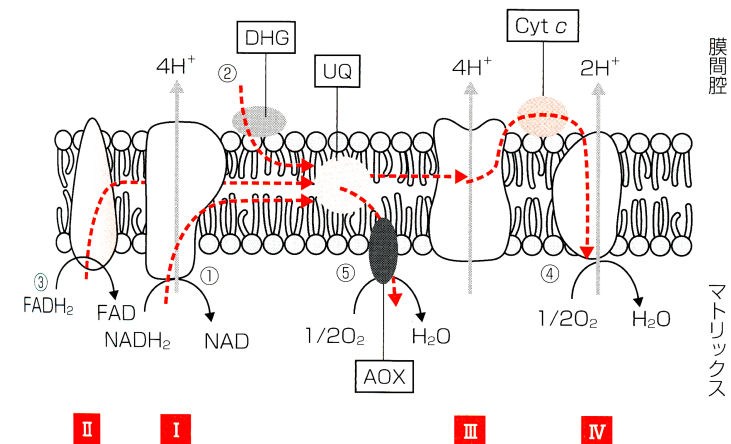


図 5.11 ミトコンドリアの電子伝達系

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 *bc*₁ 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 O_2 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^+ の輸送は行わない。

26

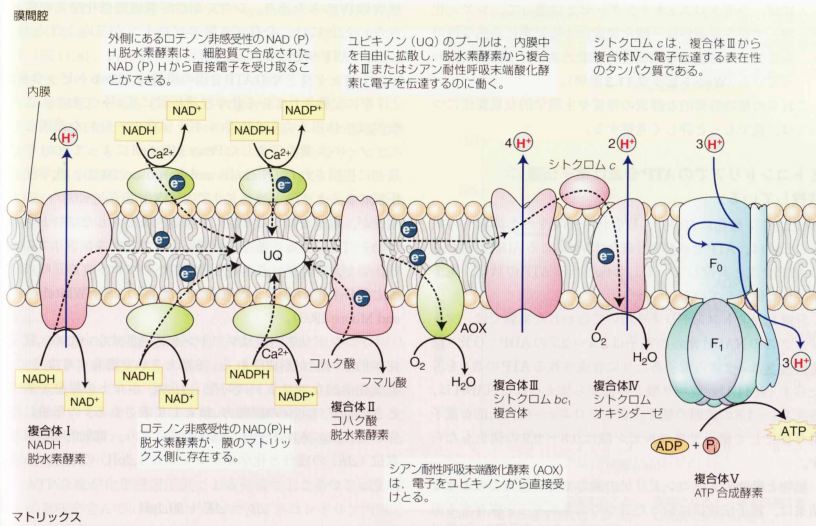


図 11.8 植物ミトコンドリアの内膜で組織化された電子伝達鎖と ATP 合成。植物以外のほとんどの生物のミトコンドリアで見出される一般的なタンパク質複合体に加えて、植物ミトコンドリアの電子伝達鎖は緑で示された五つの酵素をもっている。これらの酵素はどれもプロトンを含み上げない。特異的な阻害剤である、複合体 I に対するロテノン、複合体 III に対するアンチマイシン、複合体 IV に対するシアン、シアン耐性呼吸末端酸化酵素に対するサリチルヒドロキサン酸 (SHAM) は、植物ミトコンドリアの電子伝達鎖を調べる重要な道具である。

27

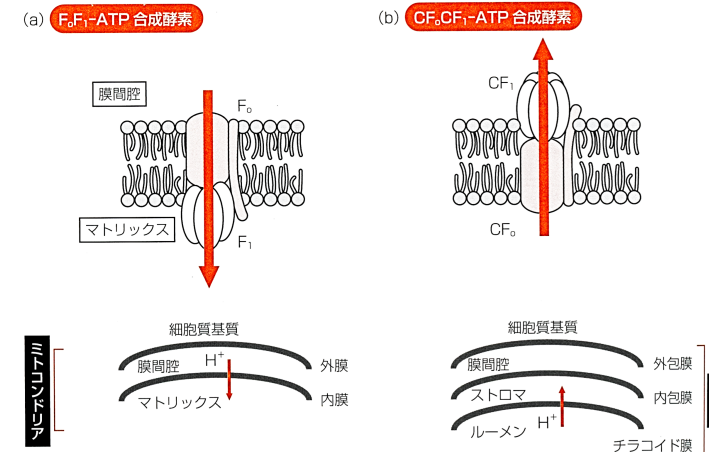


図 5.12 ミトコンドリアと葉緑体における ATP 合成

(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^+ チャンネルを形成する。 F_1 と CF_1 は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おり、ATP 合成の駆動部位をもつ。

28

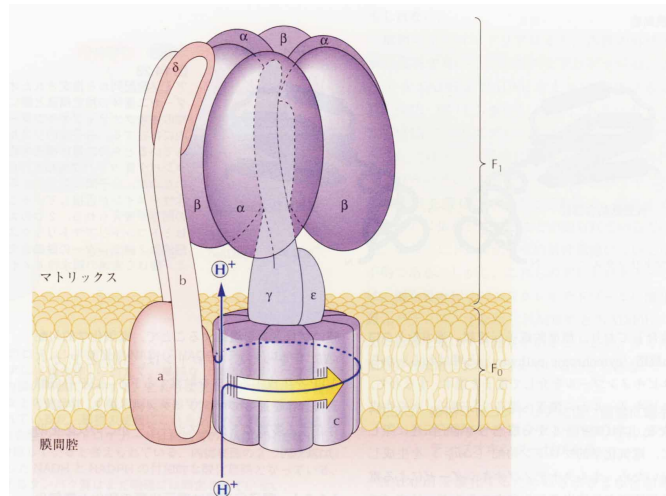


図 14.29 F₁F₀-ATP 合成酵素の推定構造と膜における立体配置。表在性 F₁ 複合体はミトコンドリアマトリックスに突出しており、少なくとも5つのサブユニット (α, β, γ, δ, ε) からなっている。ADP と P_i の ATP への変換の触媒部位は、主に β サブユニットに存在している。α と β サブユニットは、2本の長いコイル状の α ヘリックスからなる γ サブユニットを、交互に6角形を形作るように取り囲んでいる。γ サブユニットは F₀ 複合体の c サブユニットと結合していると信じられている。δ と ε サブユニットの正確な位置は不明である。F₀ 複合体は膜貫通複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, b, c) から構成されている。c サブユニットがプロトンチャ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くしていると考えられている。

29

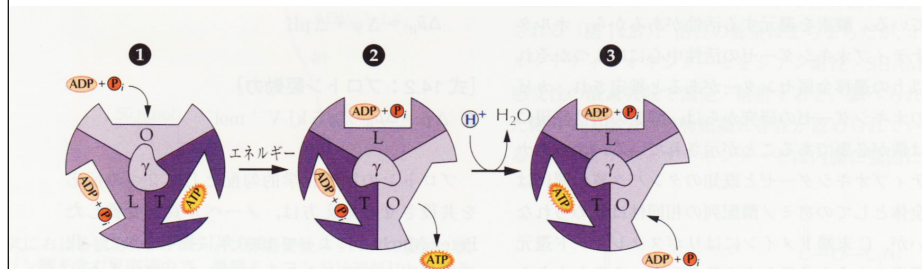


図 14.30

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つ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つの異なった構造的状態の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）。

30

表 11.2 好気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
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。非酸化リン酸化的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

31

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。

32