

1

生体成分と生元素

生体の化学組成

生体の構成成分のうちでもっとも多量に存在するのは水であり、生体の重量の大部分を占めている。

水以外の成分は多種多様であるが、その大部分は糖質、タンパク質、脂質、核酸などの有機化合物である。この本ではおもにこれらの有機化合物の構造、性質、生理的機能、代謝、等を扱う。生体に含まれる、水以外の無機化合物の量は比較的少ない。

表 1-1 に、動物、植物および微生物の例として、ヒト、ホウレンソウおよび大腸菌の化学組成を示す。同一の生物種でも、年齢、性別による差*があり、また個体間にも差があるから、これらの値は一応の目安と考えていただきたい。

* 例えばヒトの場合の水の含量は、成人男子 60%、成人女子 50%、小児 75%、と報告されている。

表 1-1 生体のおおよその化学組成（重量%）

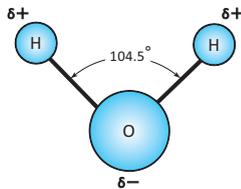
成分	ヒト	ホウレンソウ	大腸菌
水	60	93	70
タンパク質	17	2.3	15
糖質	0.5	3.2	3
脂質	15	0.3	2
核酸	1.2 [†]	—	7
無機物	5	1.5	1

† 肝臓の分析値

生体内における水の存在形態と役割

表 1-1 にみられるように、多くの生物では生体成分の大部分は水であるが、水の大部分は細胞内に含まれている。例えばヒトの成人男子では、総水分 60%のうち、その 2/3 に当たる 40%が細胞内、16%が組織間、そして、残り 4%が血液、リンパ液として脈管内に存在する。

水は極性の強い物質である。水分子は、分子全体としては電氣的に中性であるが、酸素原子の部分はやや負に、水素原子の部分はやや正に帯



電している（左図）。このため、他の水分子または極性の基をもつ他種の分子との間に水素結合を形成する。細胞内に存在する水分子のかなりの部分は、核酸、タンパク質、多糖などの生体高分子の表面に結合して、これら高分子の立体構造を維持し、保護する役割をはたしている。これらの高分子のうち、核酸は遺伝とタンパク質の生合成を担当する物質であり、酵素（タンパク質の一種）は生体内反応の不可欠な触媒である。したがって、核酸や酵素が損傷すれば細胞の正常な活動は不可能になる。このように、水分子の保護作用はきわめて重要であり、細胞の生理機能の約80%は結合水によって維持されている、といわれている。生体高分子に結合している水の量はかなり大きく、例えば、タンパク質が結合する水は重量にして1g当り平均0.3g、分子数比にするとタンパク質1分子当り水100分子以上、と報告されている。

水分子は極性が高いので、塩類をよく溶かし、イオンに解離する。こうして生じる金属イオンのなかには、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Mn^{2+} 、 Ni^{2+} 、 K^{+} など、生物の活動にとって重要なものが少なくない。

水はまた、分子どうしが水素結合によって会合しているため、分子量18.0という小さな分子にかかわらず大きな熱容量と蒸発熱をもつ^{*1}。生物体は一般に水を多く含むから、水のこの特異な性質のために、温度の急激な上昇や低下がおこりにくい。

*1 H_2O (分子量 18.0) の沸点と蒸発熱は、 100.0°C 、 2.26 kJ g^{-1} 。これに対して、分子どうしの間に水素結合を形成しない炭化水素の場合は、分子量が H_2O とほぼ等しい CH_4 (分子量 16.0) の沸点と蒸発熱が -161.5°C 、 0.51 kJ g^{-1} 、 C_2H_6 (30.1) でも -88.6°C 、 0.49 kJ g^{-1} で、 H_2O に比べて沸点は非常に低く、蒸発熱は非常に小さい。 H_2O と沸点がほぼ等しい $n\text{-C}_7\text{H}_{16}$ (沸点 98.4°C) は分子量は 100.2、 H_2O のその約 5.6 倍である (蒸発熱 0.32 kJ g^{-1})。

*2 bioelement

主要生元素

表 1-2 にあげた 11 元素を主要生元素という。生元素^{*2}とは、生物が正常な活動を営むために必要な元素のこと

である。

表 1-1 にみられるように、生物体でもっとも含有の多い物質は水であり、それについて多いのは、タンパク質、糖質、脂質、核酸などの有機化合物である。水を構成する元素はいうまでもなく O と H であり、生体に含まれる有機化合物のおもな構成元素は C、O、N、H、S、P の 6 元素である。生体有機化合物のうち糖質と脂質は主として C、O、H の 3 元素から、タンパク質はこの 3 元素のほかに N と S から、核酸は 3 元素と N と P からなっている。

11 種の主要生元素から上記 6 元素を除いた、Ca、K、Na、Cl、Mg の 5 元素は、おもに無機物の形で存在する。

表 1-2 生体の元素組成 (重量%, 乾燥物に対する)

元 素	C	O	N	H	S	P	Ca	K	Na	Cl	Mg
ヒ ト	48.8	23.7	12.9	6.60	1.60	1.58	3.45	0.55	0.65	0.45	0.16
ウマゴヤシ	45.4	41.0	3.30	5.54	0.44	0.28	2.31	0.41	0.16	0.28	0.33

表 1-2 にみられるように、生体の重量のほとんどの部分はこの 11 元素によって占められている。各元素の存在比は、多くの生物を通してある程度の共通性は認められるものの、動物と植物とでは、また生物種のちがいでよって、かなりの差がある。例えば、ヒトとウマゴヤシを比べると、前者では N と S が多く、後者では O が多いが、これは前者がタンパク質を多く含み、後者は細胞壁物質や細胞内貯蔵物として多糖を多く含んでいるからである。また、ヒトでは、Ca, P, Na の存在比が多いが、これは骨の主成分がリン酸カルシウム Ca_3PO_4 であること、体液中に Na^+ を多く含んでいることを反映している。

微量元素 生体中における存在が確認されている元素は数十種に達するが、現在のところ、そのうちの 30 種が生体にとって必要な元素であると考えられている。それらを一括して図 1-1 に示す。これら 30 元素のうち、前項の主要元素を除いた 19 元素は、いずれも存在量がわずかであり、かつ微量でその役割をはたすので、**微量元素**^{*1} とよばれている。

*1 trace bioelement

微量元素はおもに、生体を構成する有機化合物の成分として、生命の維持に重要な役割をはたしている。例えば、Fe はヘモグロビンの構成要素として酸素の運搬に、ミオグロビンの構成要素として酸素の貯蔵に、シトクロムの構成要素として細胞呼吸に、不可欠な元素である。

族 周期	1	2	3	4	5	6	7	8			9	10	11	12	13	14	15	16
1	1 H																	2 He
2	3 Li	4 Be										5 B	6 C	7 N	8 O	9 F	10 Ne	
3	11 Na	12 Mg										13 Al	14 Si	15 P	16 S	17 Cl	18 Ar	
4	19 K	20 Ca	21 Sc	22 Ti	23 V	24 Cr	25 Mn	26 Fe	27 Co	28 Ni	29 Cu	30 Zn	31 Ga	32 Ge	33 As	34 Se	35 Br	36 Kr
5	37 Rb	38 Sr	39 Y	40 Zr	41 Nb	42 Mo	43 Tc	44 Ru	45 Rh	46 Pd	47 Ag	48 Cd	49 In	50 Sn	51 Sb	52 Te	53 I	54 X
6	55 Cs	56 Ba	57 ~ 71	72 Hf	73 Ta	74 W	75 Re	76 Os	77 Ir	78 Pt	79 Au	80 Hg	81 Tl	82 Pb	83 Bi	84 Po	85 At	86 Rn
7	87 Fr	88 Ra	89 ~ 103	104 Rf	105 Db	106 Sg	107 Bh	108 Hs	109 Mt	110 Ds	111 Rg	112 Cn	113 Nh	114 Fl	115 Mc	116 Lv	117 Ts	118 Og
			ランタノイド	57 La	58 Ce	59 Pr	60 Nd	61 Pm	62 Sm	63 Eu	64 Gd	65 Tb	66 Dy	67 Ho	68 Er	69 Tm	70 Yb	71 Lu
			アクチノイド	89 Hc	90 Th	91 Pa	92 U	93 Np	94 Pu	95 Am	96 Cm	97 Bk	98 Cf	99 Es	100 Fm	101 Md	102 No	103 Lr

図 1-1 元素と周期表 ■ は主要元素、■ は微量元素

微量生元素のなかには、例えば Cu のように、生命の維持にとって微量の存在が不可欠である*が、量を越えると毒としてはたらくものも少なくない。また、ケイソウにおける Si（細胞膜に多量の二酸化ケイ素 SiO_2 を含む）、ホヤにおける V（酸素の運搬に必要である）のように、特定の生物にとっては必須であるが、他の生物にとっては必須であることが確認されていない元素もある。

* ヒトなどの脊椎動物では、ヘモグロビン (Fe を含むタンパク質。p. 65) が体内における O_2 運搬の役割をはたしているが、節足動物 (エビ、カニ、など) や軟体動物 (タコ、イカ、など) では Cu を含むタンパク質であるヘモシアニン (hemocyanin) がこの役割をはたしている。前者が赤色であるのに対し、後者は青色である。

生物を構成する元素の起源

表 1-3 は太陽系、地殻、海水、人体を構成する元素を、原子数の多い順に 11 位までを並べたものである。人体を構成する元素を基準として比較すると、太陽系は 6 種、地殻は 7 種、海水は 10 種が共通元素としてあり、海水が最も近いものとなった。このデータだけから結論づけるには無理があるかもしれないが、生命が海で誕生し、原始生物の細胞膜に海水が取り込まれたと考えると矛盾がない。逆に、人体に存在して海水には微量しか存在しない元素としてリンがある。リンは DNA の構成成分として生物に不可欠な元素である。生物は少ないリンを生元素とすることで、地球で爆発的に増えることを抑えたと考えられることもできる。赤潮は人類が海に廃棄したリンによって、プランクトンが異常増殖した結果であるといわれている。

表 1-3 太陽系、地殻、海水、および人体の元素組成の比較

順位	太陽系	地 殻	海 水	人 体
1	水素 (H)	酸素 (O)	水素 (H)	水素 (H)
2	ヘリウム (He)	ケイ素 (Si)	酸素 (O)	酸素 (O)
3	酸素 (O)	アルミニウム (Al)	塩素 (Cl)	炭素 (C)
4	炭素 (C)	鉄 (Fe)	ナトリウム (Na)	窒素 (N)
5	ネオン (Ne)	カルシウム (Ca)	イオウ (S)	カルシウム (Ca)
6	窒素 (N)	ナトリウム (Na)	マグネシウム (Mg)	リン (P)
7	マグネシウム (Mg)	カリウム (K)	カルシウム (Ca)	イオウ (S)
8	ケイ素 (Si)	マグネシウム (Mg)	カリウム (K)	ナトリウム (Na)
9	鉄 (Fe)	チタン (Ti)	臭素 (Br)	カリウム (K)
10	硫黄 (S)	水素 (H)	炭素 (C)	塩素 (Cl)
11	アルゴン (Ar)	リン (P)	窒素 (N)	マグネシウム (Mg)

道端 齋著 「生元素とは何か 宇宙誕生から生物進化への 137 億年」NHK 出版、2012 年。

4 脂 質

*1 lipid

脂質^{*1}とは、クロロホルムやエーテルのような非極性溶媒で抽出できる生体成分の総称である。糖やペプチドとはちがって、化学構造上の共通性がある物質群に対するよび名ではない。したがって、いろいろな分類が可能である。以下の分類はそのひとつである。

脂質のひとつのグループは脂肪酸のエステルである。これらの物質はアルカリによる加水分解、つまりけん化が可能なので、けん化性脂質とよばれる。けん化性脂質は、脂肪酸とグリセリンまたは一価アルコールのエステルである**単純脂質**^{*2}と、リン酸、糖などを成分として含む**複合脂質**^{*3}に分けられる。

*2 simple lipid

*3 conjugated lipid,
compound lipid

*4 unsaponifiable matter

他のグループは**不けん化物**^{*4}とよばれ、ステロイド、プロスタグランジンなど、重要な生物活性をもつ物質が含まれる。

4.1 脂肪酸

4.1.1 天然に存在する脂肪酸

*5 fatty acid

脂肪酸の定義と名称

脂肪酸^{*5}とは、1個のカルボキシル基をもつ鎖状化合物、つまり鎖状モノカルボン酸の総称である。対応する炭化水素の名称の語尾 **-e** を **-oic acid** に変えて（日本語では炭化水素の名称の末尾に“酸”をつけて）命名する。例えば、 $\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COOH}$ は、**ヘキサ酸**^{*6}である。しかし、表 4-1 のような慣用名も広く使われている。

*6 hexanoic acid

略記法

脂肪酸の構造は、炭素原子数と二重結合数とで：を挟んだ略記法（数字記号）で表わすことがある。例えば、炭素数 18 個で二重結合 1 個をもつ脂肪酸は“18:1”と記す。二重結合の位置の明示が必要なときはカッコ内に記す。18:1(9) は 9-オクタデセン酸のことである。二重結合に関するシス、トランス配置を示す場合は、(9c)、(9t) のように記す。略記法の実例は表 4-1 を参照されたい。

天然に存在するおもな脂肪酸を表 4-1 にあげる。本表
おもな脂肪酸 では、名称は系統名と慣用名が併記されている。しかし、系統名は名称がただちに構造を示す点ですぐれているが、なにぶん煩雑なので、一般には慣用名を使うことが多い。本書においても、とくに必要がないかぎり、慣用名を用いることにする。

表 4-1 にあげた脂肪酸は共通の特徴としてつぎの構造をもつ。

① 偶数個の炭素原子からなる。

表 4-1 天然に存在するおもな脂肪酸

名 称	化学構造	融点 / °C
系統名 (カッコ内は慣用名)	(下段は略号 ^{†3})	
飽和脂肪酸		
ブタン酸 (酪酸)	CH ₃ (CH ₂) ₂ COOH	-7.9
butanoic acid (butyric acid)	4 : 0	
ヘキサン酸 (カプロン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₄ COOH	-3.4
hexanoic acid (caproic acid)	6 : 0	
オクタン酸 (カプリル酸)	CH ₃ (CH ₂) ₆ COOH	16.7
octanoic acid (caprylic acid)	8 : 0	
デカン酸 (カプリン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₈ COOH	31.6
decanoic acid (capric acid)	10 : 0	
ドデカン酸 (ラウリン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₁₀ COOH	44.2
dodecanoic acid (lauric acid)	12 : 0	
テトラデカン酸 (ミリスチン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₁₂ COOH	53.9
tetradecanoic acid (myristic acid)	14 : 0	
ヘキサデカン酸 (パルミチン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₁₄ COOH	63.1
hexadecanoic acid (palmitic acid)	16 : 0	
オクタデカン酸 (ステアリン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₁₆ COOH	69.6
octadecanoic acid (stearic acid)	18 : 0	
イコサン酸 (アラキジン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₁₈ COOH	75.5
icosanoic acid (arachidic acid)	20 : 0	
不飽和脂肪酸		
9-ヘキサデセン酸 (パルミトレイン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₅ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	-0.1
9-hexadecenoic acid (palmitoleic acid)	16 : 1 (9c)	
9-オクタデセン酸 (オレイン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₇ CH=CH(CH ₂) ₇ COOH	13.4
9-octadecenoic acid (oleic acid)	18 : 1 (9c)	
9,12-オクタデカジエン酸 (リノール酸)	CH ₃ (CH ₂) ₄ (CH=CHCH ₂) ₂ (CH ₂) ₆ COOH	-5
9,12-octadecadienoic acid (linoleic acid)	18 : 2 (9c, 12c)	
9,12,15-オクタデカトリエン酸 ((α -)リノレン酸) ^{†1}	CH ₃ CH ₂ (CH=CHCH ₂) ₃ (CH ₂) ₆ COOH	-11
9,12,15-octadecatrienoic acid (linolenic acid)	18 : 3 (9c, 12c, 15c)	
6,9,12-オクタデカトリエン酸 (γ -リノレン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₄ (CH=CHCH ₂) ₃ (CH ₂) ₃ COOH	-11
6,9,12-octadecatrienoic acid (γ -linolenic acid)	18 : 3 (6c, 9c, 12c)	
5,8,11,14-イコサテトラエン酸 (アラキドン酸)	CH ₃ (CH ₂) ₄ (CH=CHCH ₂) ₄ (CH ₂) ₂ COOH	-49.5
5,8,11,14-icosatetraenoic acid (arachidonic acid)	20 : 4 (5c, 8c, 11c, 14c)	
5,8,11,14,17-イコサペンタエン酸 (EPA) ^{†2}	CH ₃ CH ₂ (CH=CHCH ₂) ₅ (CH ₂) ₂ COOH	-54
5,8,11,14,17-icosapentaenoic acid	20 : 5 (5c, 8c, 11c, 14c, 17c)	
4,7,10,13,16,19-ドコサヘキサエン酸 (DHA)	CH ₃ CH ₂ (CH=CHCH ₂) ₆ CH ₂ COOH	-44
4,7,10,13,16,19-docosahexaenoic acid	22 : 6 (4c, 7c, 10c, 13c, 16c, 19c)	

†1 単にリノレン酸ということが多い。異性体との区別が必要な場合は α -リノレン酸とする。

†2 EPAは eicosapentaenoic acid の略称。20 を意味する接頭語には eicosa- と icoso- の 2 つがあるが、現在は IUPAC では後者を使うことを推奨している。

†3 p. 70, 略記法を参照。

② 不飽和脂肪酸では二重結合に関してシス形の配置をとる。

③ 複数個の二重結合をもつ場合は、それらの位置は1,4-ジェン- $\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-$ の関係にある。

④ 二重結合は末端メチル基から数えて3の倍数の位置にあるものが多い。表4-1の脂肪酸ではパルミトレイン酸(9-ヘキサデセン酸)以外がこれに該当する。

その他の脂肪酸 脂質を構成する脂肪酸は、表4-1以外にも、また、前項に述べた一般的構造をもたないものも、多種類

存在する。それらの中には、他の生物種にはほとんど見られないが、特定の生物種ではもっとも主要な脂肪酸であるものも少なくない。キリ油の主成分である α -エレオステアリン酸^{*1}は共役二重結合をもつ。ヒマシ油の主成分であるリシノール酸^{*2}はヒドロキシル基をもつ。また、シクロプロパン環をもつラクトバシル酸^{*3}は乳酸菌から、側鎖をもつツベルクロステアリン酸^{*4}は結核菌から分離される。

*1 α -eleo-stearic acid

*2 ricinolic acid

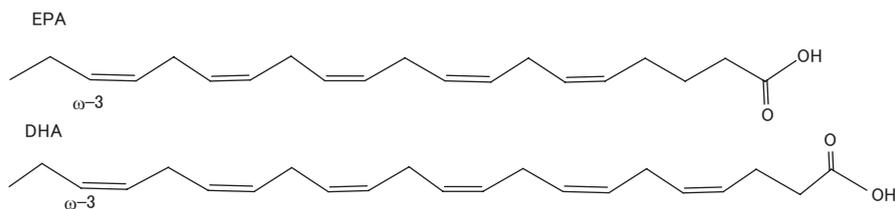
*3 lactobacillic acid

*4 tuberculostearic acid

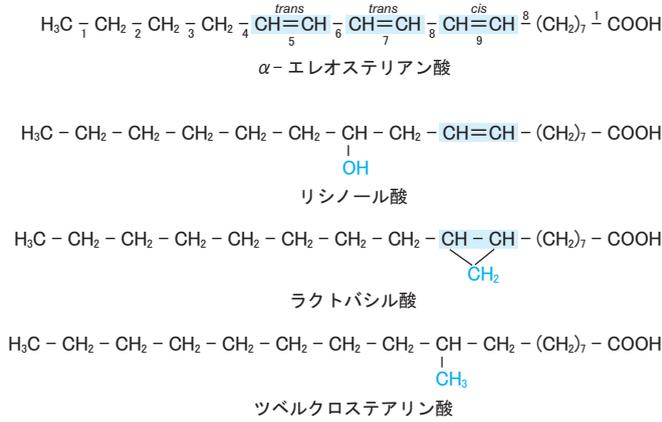
必須脂肪酸

体内で他の脂肪酸から合成できないため、摂取する必要のある脂肪酸を必須脂肪酸という。ヒトの必須脂肪酸はリノール酸および α -リノレン酸が知られており、それぞれの必須摂取量として1日あたりに4~5gおよび2gが国際的に推奨されている。

二重結合が2個以上含まれる脂肪酸を多価不飽和脂肪酸の中で、脂肪酸のメチル末端(ω 1)から数えて3番目と4番目の炭素間に二重結合をもつ脂肪酸を ω -3脂肪酸とよぶ。 ω -3脂肪酸には、 α -リノレン酸、イコサペンタエン酸(EPA)、ドコサヘキサエン酸(DHA)が含まれている(表4-1)。ヒトはEPAとDHAを α -リノレン酸から体内で合成できるが、不足しやすいことから、広義の必須脂肪酸として両者を合わせて0.5gの摂取が推奨されている。EPAとDHAの不足はうつ病や認知症の悪化、学習意欲や視力の低下などを引き起こすことが知られている。



脂肪酸の生合成については11.3節、とくに11.3.2を参照されたい。



4.1.2 性質

融点 脂肪酸は、ほかの有機化合物の同族列とおなじく、炭素数が多くなるほど融点が高くなる傾向がある。同一炭素数のものどうしを比較すると、二重結合数が多いものの方が融点が低く、また、シス体とトランス体とではシス体の方が融点が低い。この傾向は、二重結合の多いものほど、とくにシスの二重結合の多いものほど分子の曲り方がはげしく（図 4-1）、そのために分子間の相互作用が弱まることに起因するものと考えられている。

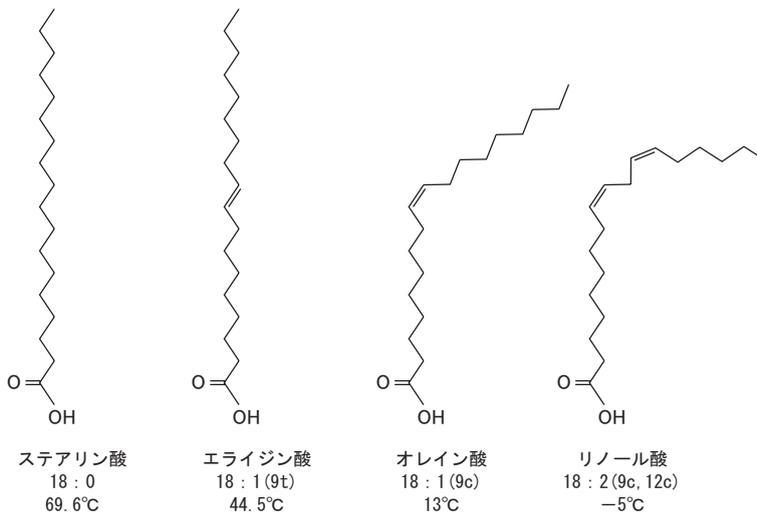


図 4-1 脂肪酸分子の形と融点との関係

6

酵素

*1 enzyme

ヒトの体内にとり込まれた物質，例えばグルコースは，すみやかに変化して二酸化炭素と水になる。しかし，体温と同じ温度の空气中に放置されたグルコースはほとんど変化しない。このような差が生じる原因は，ヒトの体内には**酵素**^{*1}と総称される触媒が多種類存在し，それによって反応が促進されるからである。一般に，ヒトに限らず，生体内でおこる反応のほとんどすべては酵素によって触媒されるといってよい。

酵素は，生体内でつくられるタンパク質触媒，と定義され，一般の触媒に比べ次のような特徴がある。

- ① 特異性がきわめて高い。
 - ② 触媒効率がきわめて高い。
 - ③ 熱および酸，アルカリによって変性し，触媒機能を失いやすい。
 - ④ 反応の至適温度（反応速度が最大となる温度），至適 pH がある。
- 以上のうち，①は6.1，②以下は6.2で考察する。

6.1 構造と特異性・命名

6.1.1 酵素と補酵素

*2 cofactor

上述のように，酵素の本体はタンパク質である。しかし，酵素のあるものは，タンパク質部分のほかに非タンパク質部分が共存して，はじめで触媒としての機能を発揮する。このような場合，触媒機能の発現に必要な部分を**補助因子**^{*2}という。補助因子には，大別すると金属と有機化合物とがある。前者を要求する酵素の例にはアルコールデヒドロゲナーゼ (p.100) がある。この酵素が触媒機能を発現するには Zn^{2+} の存在が不可欠である。このほか Fe^{3+} ， Cu^{2+} ， Mg^{2+} ， Mn^{2+} ， Ni^{2+} ， K^{+} ，等を要求する酵素も少なくない。

*3 coenzyme

*4 apoenzyme

有機化合物である補助因子を**補酵素**^{*3}という。補酵素を要求する酵素では，補酵素以外のタンパク質部分を**アポ酵素**^{*4}，アポ酵素と補酵素

が結合した、触媒作用をもつ複合体を**ホロ酵素**^{*1}という。

*1 holoenzyme

補酵素がタンパク質部分とつよく結合して解離しにくい場合には、前者を**補欠分子族**^{*2}(または**補欠原子団**)という。

*2 prosthetic group

補酵素の構造と機能については、7章で述べる。

6.1.2 特異性

酵素の特異性 酵素と一般の触媒のちがいのひとつに特異性の高さがある。例えば、水素イオンはスクロースの加水分解も尿素の加水分解も触媒するし、そのほかの種々の反応の触媒にもなる。これに対し、スクロースの加水分解を触媒する酵素スクラーゼは尿素の加水分解は触媒しないし、尿素の加水分解を触媒する酵素ウレアーゼはスクロース加水分解の触媒にはならない。このように酵素は、それぞれがどのような化合物または化合物群に作用し、それら基質(酵素反応では反応物のことを**基質**^{*3}という)にどのような反応をおこさせるか、が

*3 substrate

*4 specificity

決まっている。これらの現象を酵素の**特異性**^{*4}という。特異性のうちの前者、つまり多くの化合物のなかから特定の基質だけを判別する作用を**基質特異性**、基質に特定の反応だけをおこさせることを**反応特異性**という。

基質特異性の高さ このように酵素はふつうの触媒に比べて高い基質特異性をもつ。しかし、その高さの程度はすべての酵素について一様なわけではない。げんみつに1種類の化合物しか基質にしない酵素もあるし、共通の構造をもつ、かなり広範な化合物群を基質とする酵素もある。上に挙げたスクラーゼはスクロースだけを基質とするが、酵素リパーゼは一連のトリグリセリドを基質とする。このような場合、前者は基質特異性が高く、後者は低い、という。

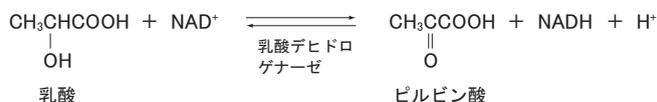
6.1.3 分類と命名

系統的分類 各酵素はまず、それぞれが触媒する反応の種類によって7つある主群のいずれかに分類され、さらにそれぞれの基質特異性などによって、副群、副々群に細分され、各酵素の分類的地位を示す酵素番号(p.100)を与えられる。主群の数は長いあいだ6群であったが、2018年10月に第7群があらたに設けられた。

以下、①～⑦に、各主群の概略を述べる。

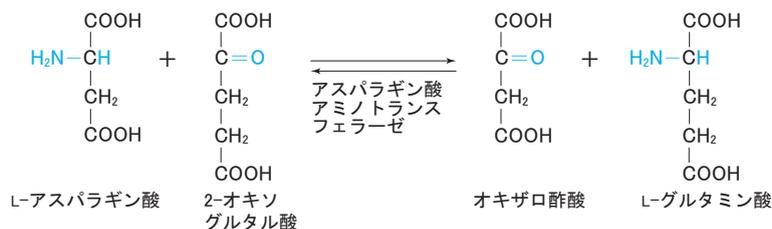
① **酸化還元酵素**^{*5} **オキシドレダクターゼ**ともいう。酸化還元反応(水素原子対の移動、電子の移動、酸素原子の付加)を触媒する酵素群の総称。例えば、**乳酸デヒドロゲナーゼ**(乳酸を脱水素する酵素、の意味)。

*5 oxidoreductase



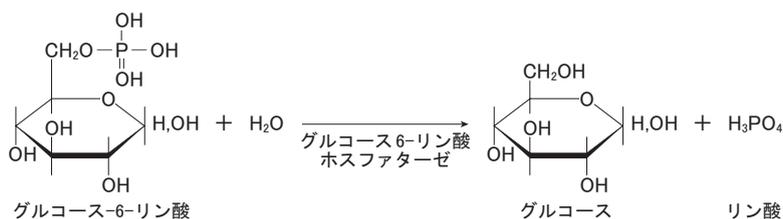
*1 transferase

② **トランスフェラーゼ**^{*1} **転移酵素**ともいう。ひとつの化合物から他の化合物への原子団の転移を触媒する酵素群の総称。例えば、**アスパラギン酸アミノトランスフェラーゼ**(アスパラギン酸アミノ転移酵素, ともいう)。



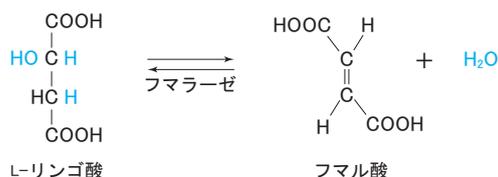
*2 hydrolase

③ **加水分解酵素**^{*2} **ヒドロラーゼ**ともいう。略して、**水解酵素**とよぶこともある。加水分解反応を触媒する酵素群の総称。例えば、**グルコース 6-リン酸ホスファターゼ**。



*3 lyase

④ **リアーゼ**^{*3} **脱離酵素**, 除去付加酵素とよぶこともある。加水分解や酸化還元反応を伴わずに基質から原子団を除去して二重結合や環状構造を形成する。またはその逆に, 二重結合や環状構造の部位に原子団を付加する反応を触媒する酵素群の総称。例えば, **フマル酸ヒドラターゼ**(フマル酸を水和する酵素の意味。つまり逆反応の側からつけた名称である。略して, **フマラーゼ**ともいう)。

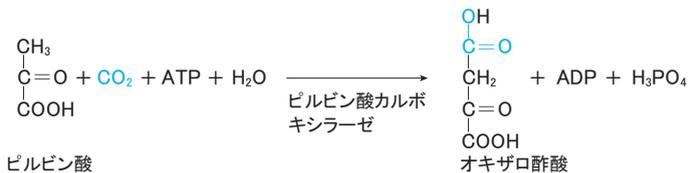


⑤ **イソメラーゼ**^{*1} **異性化酵素**ともいう。異性体間の相互変換を触媒する酵素群の総称。例えば、**グルコース 6-リン酸イソメラーゼ**。



上に示した反応は、分子内酸化還元にもとづく異性化であるが、分子内における原子団の転移にもとづく異性化もあり、そのほか、シス-トランス異性体の相互変換、L-体とD-体の相互変換、等、さまざまな形の異性化反応が、イソメラーゼと総称される酵素によって触媒されている。

⑥ **リガーゼ**^{*2} **シンテターゼ**^{*3}、**合成酵素**とよぶこともある^{*4}。ATPの加水分解と共役して（つまり、ATPの加水分解のさいに生成するエネルギーを利用して、p.93）2種の基質を縮合させる（2つの分子間に新しい化学結合を形成する）反応を触媒する酵素群の総称。例えば、**ピルビン酸カルボキシラーゼ**。



*2 ligase

*3 synthetase

*4 この群に属する個々の酵素にはシンテターゼの名を使うことが多い。例えば、アスパラギンシンテターゼ（ATPの加水分解と共役してアスパラギンを合成する酵素の意味）。

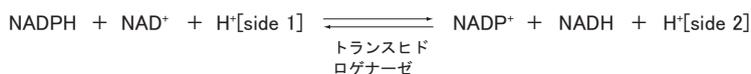
第7主群の設定

本節冒頭に述べた、全酵素をそれぞれの性質によって主群、副群、副々群に分類して酵素番号を与える、いわゆる系統的分類が始められたのは、1961年である^{*5}。その当時は、主群の数は上記①～⑥に示した6群であった。この6主群制はその後半世紀以上も続いたが、2018年10月に、トランスロカーゼと総称する、つぎの第7主群が、あらたに設けられることになった。すなわち、

⑦ **トランスロカーゼ**^{*6} 生体膜におけるイオンや分子の移動（例えば、イオンや分子の細胞膜透過）を触媒する酵素の総称。**転移酵素**ともいう（ただし、“転移酵素”という名称は第2群の酵素名とまったく同じなので、使うさいには混乱がおきぬようじゅうぶんな配慮が必要である）。例えば、**プロトン転移 NADP トランスヒドロゲナーゼ**。

*5 この作業は国際生化学生物物理学連合（当初は国際生化学連合）の酵素委員会によって行われている。

*6 translocase



10 光合成

*1 photosynthesis

植物は光のエネルギーを利用して CO_2 と H_2O から有機化合物を合成することができる。この代謝過程を**光合成***1という。この過程によってつくられた有機化合物は、植物の生命の維持だけではなく、動物の生命の維持にとっても不可欠である。草食動物はもちろん、肉食動物の餌である動物もさかのぼっていけば結局は植物を摂取して生きているからである。つまり、動植物の生命の活動はすべて根本のところでは植物の光合成能力で支えられている、ということができよう。

植物のほかに、ある種の細菌など、原核生物の中にも光合成能力をもつものがある。しかし、その機構は高等植物のそれとはかなり異なっている。

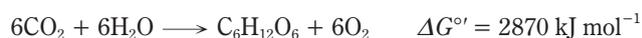
この章では、主として高等植物や藻類などの真核生物の光合成を扱ったあと、細菌のそれについても触れることにしたい。

10.1 真核生物の光合成

10.1.1 過程の概要

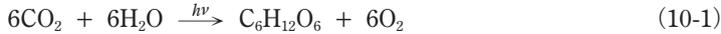
光合成によって固定された CO_2 はグルコースを生成するが、そのグルコースからさらに、またはグルコースに至る中間体から直接に、デンプン、セルロース、グリコーゲン、スクロースなどの多糖類やオリゴ糖類を生成し、さらに脂質や、タンパク質、核酸などの窒素化合物をも生成する。しかし、グルコースまたは中間体から多糖類、脂質、等に至る生合成経路は、光合成に特有なものではなく、前章で述べた経路や次章以降に述べる経路と同一であるから、この章では CO_2 からグルコースに至る過程だけを扱うことにする。

全体の反応 CO_2 を還元してグルコースを生成する反応は、全体としてはつぎのように書くことができる。



この反応は大きな吸エルゴン反応であり、自発的には進行しない。進行

させるためには他からのエネルギーの供給が必要であるが、光合成生物の場合は光のエネルギーを利用している。すなわち、



h はプランク定数*¹、 ν は光の振動数、したがって $h\nu$ は本来は光子*² 1個のもつエネルギーの量を意味するが、(10-1) 式のように書かれた場合は、より漠然と“光エネルギーの供給”を表わしている。

*1 Planck constant
 $h = 6.626 \times 10^{-34} \text{ Js}$

*2 photone

なお、本章で扱う反応式には CO_2 が頻繁に出てくるが、実際の反応は水溶液中でおこるから、 CO_2 は水に溶けて炭酸 H_2CO_3 になり、しかも大部分は解離して炭酸水素イオン HCO_3^- になっている。本章を読まれるさいには、このことに留意されたい。

明反応と暗反応 光合成は2つの過程に分けられる。ひとつは光のエネルギーを利用して ATP と NADPH をつくる過程で、明反応*³ と

*3 light reaction

よばれる。他は、ATP と NADPH を利用して CO_2 を還元し、糖の形に固定する過程である。後者は光を直接必要としないので、暗反応*⁴ とよばれる。両者の詳細はそれぞれ 10.1.3 および 10.1.2 で述べる。

*4 dark reaction

光合成が行われる部位 真核細胞では、光合成はオルガネラ（細胞内小器官）のひとつであるクロロプラスト（葉緑体、下図）で行われる。このうち、明反応が行われるのはチラコイド*⁵（グラナを構成する扁平な袋状構造）、暗反応が行われるのはそれを取り巻くストロマにおいてである。クロロプラストについての詳細は p.147 を参照されたい。

*5 thylacoid

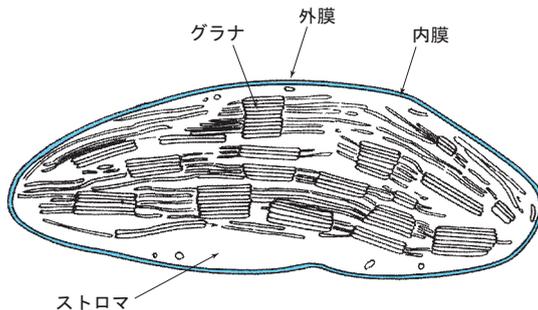


図 10-1 クロロプラスト（断面図）

10.1.2 暗反応

暗反応の経路を図 10-2 に示す。この経路は還元的ペントースリン酸回路*⁶、あるいは経路の提唱者の名にちなんで Calvin-Benson 回路、または単に Calvin 回路とよばれる。

*6 reductive pentose phosphate cycle

経路の概要 図 10-2 に示した代謝系はかなり複雑であるが、 CO_2 6分子を単位として考えるとわかりやすい（図 10-2、右上の小図参照）。

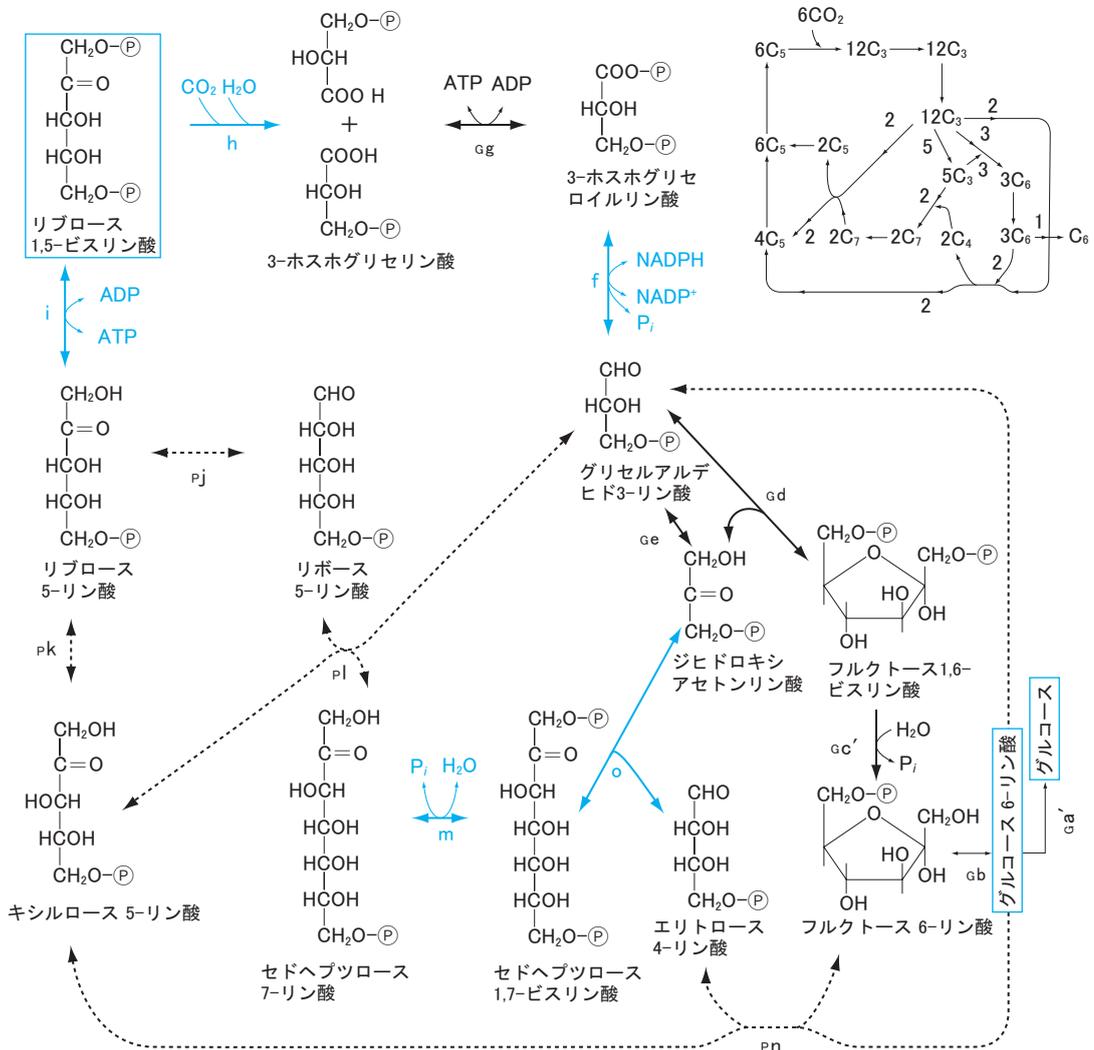


図 10-2 還元的ペントースリン酸 (Calvin-Benson) 回路 (太線の反応)

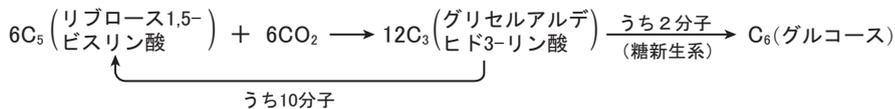
糖新生系 (解糖系の逆反応を含む) と同一の反応は黒実線および反応記号に “g” をつけて示す (例えば, g_g は “図 9-8 の反応 g に同じ” の意味)。ペントースリン酸経路と同一の反応は黒破線および記号 “p” によって示す (p_k は “図 9-10 の反応 k に同じ” の意味)。

各反応を触媒する酵素の名称 (カッコ内に酵素番号): f. グリセルアルデヒドリン酸デヒドロゲナーゼ (NADP⁺) (1.2.1.13) h. リブローズビスリン酸カルボキシラーゼ (4.1.1.39) i. ホスホリブロキナーゼ (2.7.1.19) m. セドヘブツロースビスホスファターゼ (3.1.3.37) o. フルクトースビスリン酸アルドラーゼ (4.1.2.13, 1d を触媒する酵素と同じ)

CO₂ は反応 h で回路にとり込まれる。すなわち, CO₂ は C₅ 化合物であるリブローズ 1,5-ビスリン酸 (図の左列最上段) と化合して 2 分子の C₃ 化合物 3-ホスホグリセリン酸を生成する。3-ホスホグリセリン酸は g_g でリン酸化されたのち, f で還元され, グリセルアルデヒド 3-リン酸となる。6CO₂ を単位として考えるならば, 6 分子の CO₂ と 6 分子のリ

ブロース 1,5-ビスリン酸が化合して、結局 12 分子のグリセルアルデヒド 3-リン酸を生じることになる ($6C_5 + 6CO_2 \rightarrow 12C_3$)。

こうして生成した 12 分子のグリセルアルデヒド 3-リン酸は、そのうちの 2 分子が糖新生系 (Ge, Gd \rightarrow Gc' \rightarrow Gb \rightarrow Ga') を経てグルコースとなり ($2C_3 \rightarrow C_6$)、残りの 10 分子は炭素鎖の複雑な組み替えを経て 6 分子のリブロース 1,5-ビスリン酸に戻り ($10C_3 \rightarrow 6C_5$)、回路は終結する。この間の炭素数の変化は図 10-1 の小図に示したが、さらに簡略化するとつぎのようになる。

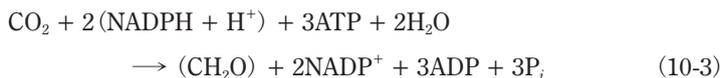


経路の総括

この回路は、反応 gg で C_3 化合物 1 分子当り 1 分子の ATP (リブロース 1,5-ビスリン酸 1 分子、言いかえれば CO_2 1 分子当り 2 分子の ATP、したがって、 $6CO_2$ 当り 12ATP) を、f で 1 分子の NADPH ($6CO_2$ 当り 12NADPH) を要求する。また、i では C_5 化合物 1 分子当り 1 分子の ATP ($6CO_2$ 当り 6ATP) を要求する。したがって、回路の 1 回転につき、 $6CO_2$ 当り必要な ATP は 18 分子、NADPH は 12 分子である。ゆえに、回路全体の反応を総括すると、



あるいは、これを 6 で割って、



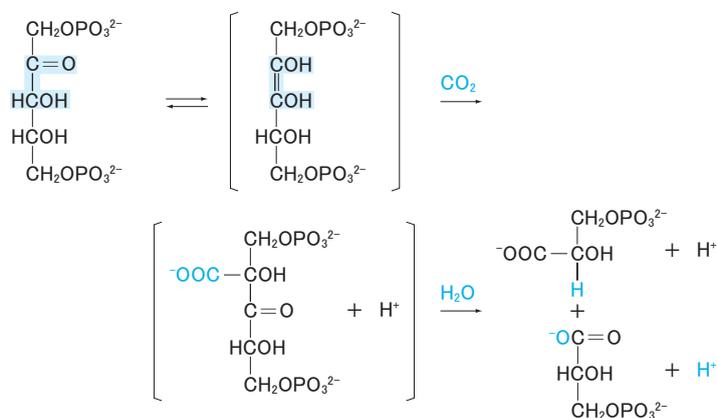
他の代謝経路との関係

Calvin-Benson 回路の反応のかなりの部分は、前章に述べた糖新生系 (解糖系の逆反応を含む) の諸反応、およびペントースリン酸経路の諸反応と同一である。図 10-1 においては黒実線で示したのが前者、黒破線で示したのが後者である。また、前者の反応には記号の前に“g”、後者のそれには“p”をつけた。記号の a, b, c, …などは、それぞれ図 9-8 (p.180) および図 9-10 (p.184) と同一である。

いくつかの反応の詳細

解糖系ないし糖新生系、およびペントースリン酸経路の反応と重複するもの以外の Calvin-Benson 回路独自の反応は、h, f, o, m, i のみである。以下、これらの反応のうちのいくつかについて述べる。

反応 h この反応は次に示すように 3 段階を経て進行する。



反応 f 生成物と反応物に関しては解糖系の f の逆反応 (図 9-1f, 図 9-8f) とまったく同じである。しかし, 解糖系では触媒する酵素は NAD^+ を補酵素として要求するのに対し, Calvin-Benson 回路では触媒する酵素は名称は同じグリセルアルデヒドリン酸デヒドロゲナーゼであるが, 要求する補酵素は NADH ではなく NADPH である。したがって, 両者は異なる酵素であり*1, 酵素番号も異なるものが与えられている。異化反応には NAD^+ - NADH 系の補酵素, 生合成反応には NADP^+ - NADPH 系の補酵素が使われるのがふつうである (p.136) が, この一般則はこの反応にも見られる。

*1 両者を区別するために, 後者について, グリセルアルデヒドリン酸デヒドロゲナーゼ (NADP^+), と補酵素名を付記することが推奨されている。

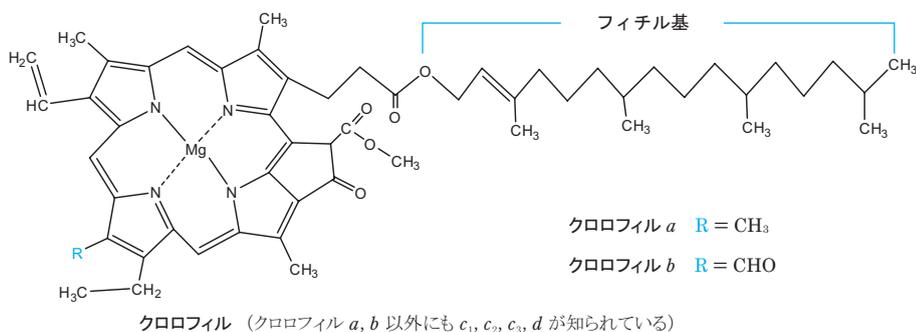
反応 o 反応 o ではジヒドロキシアセトンリン酸とエリトロース 4-リン酸から七炭糖ビスリン酸が, 反応 gd では同じジヒドロキシアセトンリン酸とグリセルアルデヒド 3-リン酸から六炭糖ビスリン酸が合成される。両者は一方の基質が異なるが, エリトロース 4-リン酸とグリセルアルデヒド 3-リン酸とでは構造が似ているため, 同一の酵素で触媒される。

10.1.3 明反応

明反応はクロロプラスト中のチラコイドで行われる (p.189)。チラコイド膜の表面には, クロロフィル a および b の分子, および β -カロテンを主体とする各種カロテノイド分子 (p.83) が多数分布している。

*2 chlorophyll

葉緑素ともいう。略号, **Chl**。Mg を配位した環状テトラピロール構造をもつ物質 (次ページ図) で, 真核生物の光合成において中心的な役割りを担っている。a, b, c_1 , c_2 , c_3 , d の 6 種類が知られているが, クロロフィル a は細菌を除くすべての光合成生物に分布している。藻類を含む緑色植物は a のほかに b をもつ。両者の含有比は植物の種類によってさまざまであるが, 例えば頭花植物



では *a* : *b* がほぼ 3 : 1 である (クロロフィルが類似物質の混合物であることの発見の経緯は, p.48, コラム「クロマトグラフィー」)。

なお, 光合成細菌では, クロロフィルと構造の似たバクテリアクロロフィルが, 真核生物における前者と同様な役割を担っている (p.201)。

反応中心と光化学系 チラコイド膜には, クロロフィル約 200 分子とカロテノイド約 50 分子に 1 個の割合で, 光化学反応中心*¹ (略して, 反応中心といふことが多い) とよばれる, 1 対のタンパク質 (D1 および D2) と結合したクロロフィル *a* の二量体が存在する。反応中心は 2 種類あり, P700 および P680 という。前者は 700 nm 付近の波長の光を, 後者は 680 nm 付近の波長の光をもっともよく吸収することから付けられた名称である。

*1 (photochemical) reaction center

反応中心以外に分布するクロロフィル *a* および *b* の分子は, 各種カロテノイドの分子とともに種々の波長の光を吸収し, 吸収した光エネルギーを高速で反応中心に伝達する。これらの分子が存在するために, 反応中心 P700 および P680 が直接吸収できない波長の光も光合成に利用される。

反応中心とその周辺にある集光色素 (クロロフィルとカロテノイド), D1 および D2 タンパク質, 等 (上記以外の物質は必要に応じてそのつど説明する), を合わせて, 光化学系*² という。P700 を反応中心にもつ光化学系を光化学系 I (略号, PS I), P680 を反応中心にもつそれを光化学系 II (PS II) と称している。

*2 photosystem または photochemical system

光合成の電子伝達系 チラコイド膜に光が当たると, 集光色素はそれを吸収, 吸収した光エネルギー (言い換えれば, 光子) $h\nu$ を反応中心に伝達する。 $h\nu$ を獲得して励起したクロロフィル *a* 二量体は, 自身の電子 e^- をエネルギー水準のより低い物質 (電子受容体*³ という) に伝達する。 e^- はさらにエネルギー水準のより低い物質につぎつぎに伝達され, その過程で ATP が生成し, さらに最終の段階で NADPH⁺ が還元されて NADPH が生成する。この過程を光合成の電子伝達系*⁴ と

*3 electron acceptor

*4 photosynthetic electron transport system

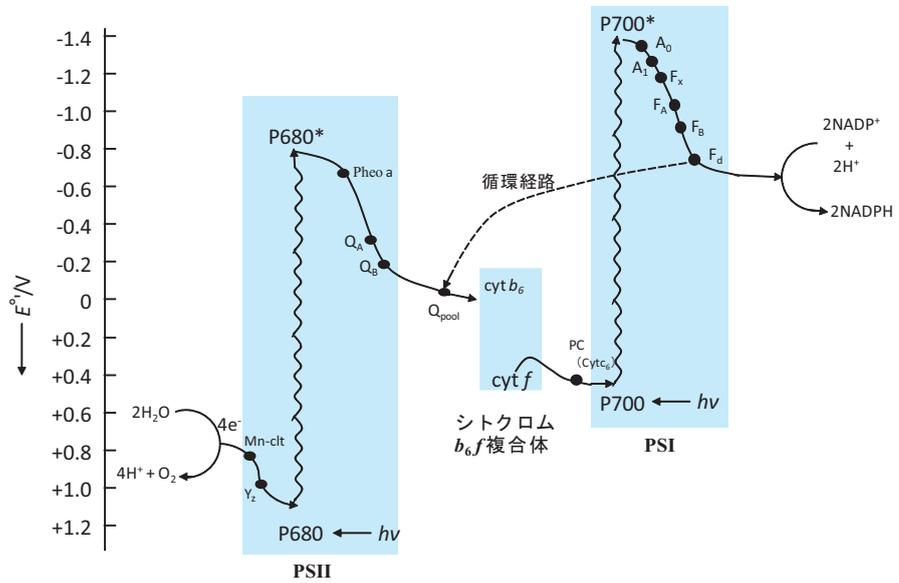


図 10-3 光合成の電子伝達系^{*1}

*1 この図は横倒しにした形がZの文字に似ているので、ゼットスキームモデル (Z-scheme model) とよばれている。

A₀: 一次電子受容体, A₁: 二次電子受容体, Cyt b₆: シトクロム b₆, Cyt f: シトクロム f, F_A, F_B および F_x: 鉄硫黄クラスター, F_d: フェレドキシン, hv: 光子, Mn-clt: マンガンクラスター, P680 および P700: 反応中心 (*は励起状態を表す), PC: プラストシヤニン, Pheo a: フェオオフィチン a, Q_A および Q_B: プラストキノン, Y_z: D1 タンパク質の 160 番アミノ酸 (チロシン残基). 波線は光による励起を表す。

いう。光エネルギー hv を使って暗反応に不可欠な ATP と NADPH を合成する反応系である。

光合成の電子伝達系を構成するものは、図 10-3 に青色で示した 2 種類の光合成系 (PS I と PS II), シトクロム b_6f 複合体 (以上の 3 者はチラコイド膜に埋め込まれている), および、これら 3 者の間にあつて電子の授受を行う可動性の電子受容体である。ただし、後者はつねに可動性であるとは限らず、D1 または D2 タンパク質と結合して動かなくなる場合もあり、逆に、固定されていた電子受容体がタンパク質から脱離して可動性になる場合もある。

チラコイドの構造 ここで、明反応の行われる場であるチラコイドの構造を確認しておこう。チラコイドは**チラコイド膜**^{*2}とよばれるリン脂質二重層の膜に囲まれた扁平な袋状の物体であり^{*3}、外側は

*2 thylakoid membrane

*3 thylakoid の語源である thylacos (ギリシャ語) は“小さな袋”を意味する。

ストロマと接している (p.189)。チラコイドには PS I, PS II, シトクロム b_6f 複合体などが埋め込まれている (p.80, 図 4-3 の Singer の膜構造モデルおよび次ページの図 10-4 参照)。チラコイド膜の内側を**内腔**という。

光合成の電子伝達系がはたらくとき、電子 e^- は隣接する分子どうしの中で、あるいは隣接する分子を介して授受されることが多いが、可動

性の電子受容体によってチラコイド膜の内部を通過して運ばれることもある。プロトン H^+ はストロマから膜の内部に入ることも、また膜内部から内腔中に出ることもある。

光合成生物における、光エネルギーによって進行する酸化還元反応と共役する ADP と P_i からの ATP の合成を、**光リン酸化**^{*1} (または**光合成的リン酸化**^{*2}) という。これには、以下に述べるように、**非循環的**^{*3} **光リン酸化**と**循環的**^{*4} **光リン酸化**の2つの型がある。前者は光合成の電子伝達系の全経路を最初から最後まで (P680の $h\nu$ による励起から NADPH の生成まで) すべてをたどる過程であり、ATP と NADPH が生成し、分子状酸素 O_2 が発生する。後者は電子伝達系の経路の一部だけを回る過程で、ATP は生成するが NADPH も O_2 も生成しない。

- *1 photophosphorylation
- *2 photosynthetic phosphorylation
- *3 noncyclic
- *4 cyclic

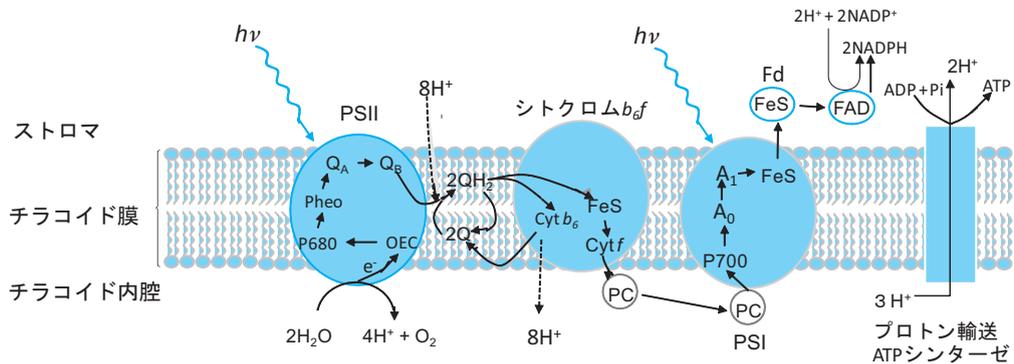


図 10-4 光合成の電子伝達系における関係物質の変化と移動 (説明図)

以下、① 非循環的光リン酸化および ② 循環的光リン酸化について図 10-3 にしたがって説明したあと、③ 両者の相互関係について述べる。図 10-3 は縦軸が E' 目盛りになっているので注意のこと (酸化還元電位 E' とギブズエネルギー G' の関係は、付録 III-5)。

なお、図 10-4 に、過程の進行に伴うチラコイド膜内外の関連物質分子の変化や移動、光子や電子の出入りなどが示されているので、併せて参考にされたい。

過程① 非循環的光リン酸化

非循環的光リン酸化の過程はかなり複雑に入り組んでおり、説明すべき事項も多いので、全過程を2分し、前半をとくに入念に説明することにした。

P680 の励起から $Cyt\ b_6$ への電子伝達まで P680 の中心分子(クロロフィル *a* 二量体)は、集光色素から光エネルギー (光子) $h\nu$ を伝