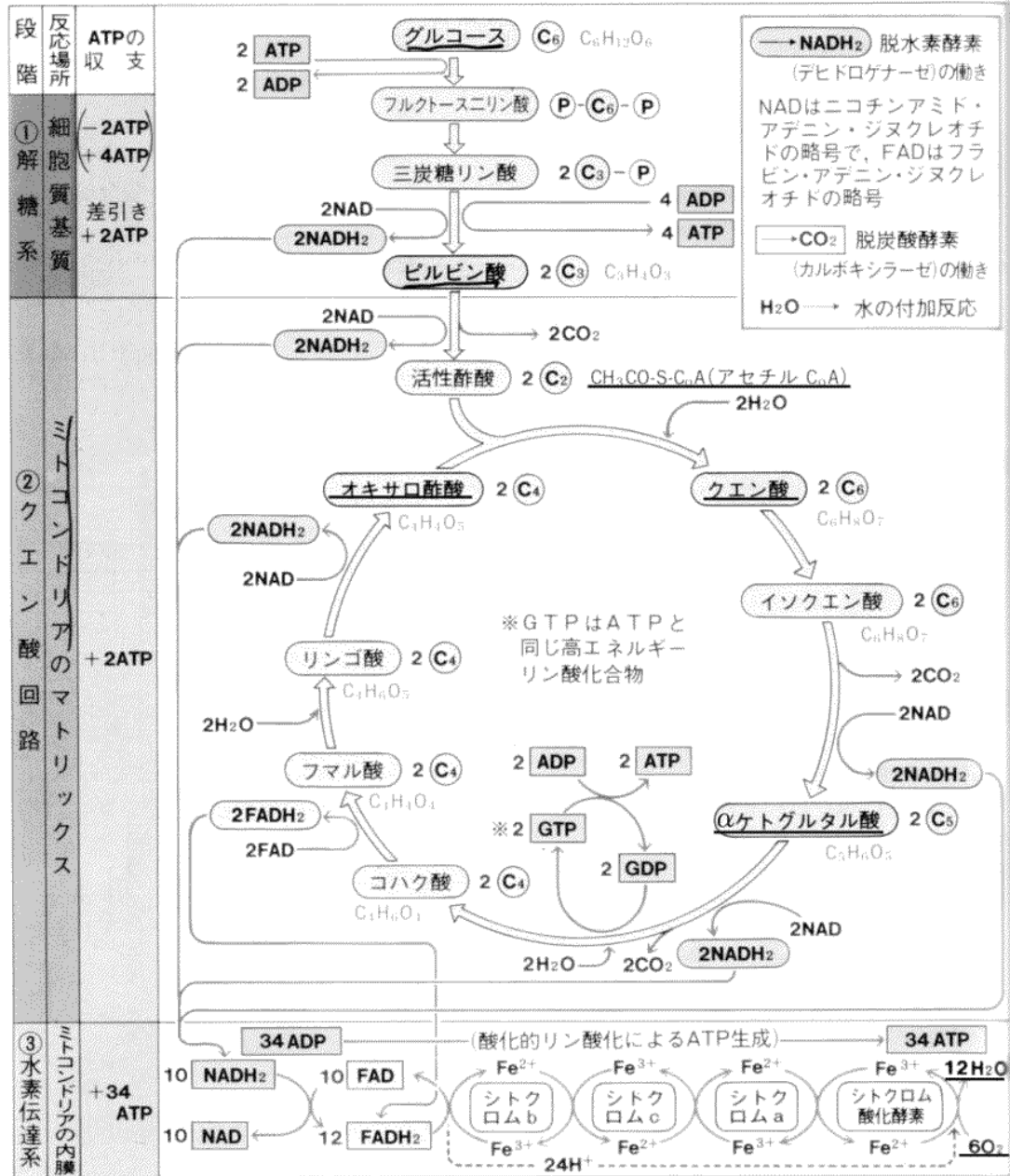


14 I礼キ`-変換 -ミコト`リアと葉緑体 (後半) p793-826

3. 葉緑体 chloroplast と光合成 photosynthesis
4. ミコト`リアと色素体の遺伝子系
5. 電子伝達系 electron-transport chain の進化

0. 2 章の復習

2 好気呼吸のしくみ(1)



- ① **解糖系** 細胞質基質で進行する。1分子のグルコースが酸素を用いずに分解され、2分子のピルビン酸に分解されるまでの過程(解糖系)である。この過程ではまず、グルコースがATPからエネルギーを受け、リン酸が付加されて活性状態となり、その後、脱水素酵素の働きで4原子の水素[H]が切り離され、全体として2分子のATPが生成される。
- ② **クエン酸回路** ミトコンドリアのマトリックスで進行する。解糖系で生じたピルビン酸は活性酢酸に変化しさらにクエン酸を経て回路を一巡する間に、2分子のピルビン酸が6分子の水の付加を受けて6分子のCO<sub>2</sub>と20原子の水素[H]に分解される過程で、2分子のATPが生成される。
- ③ **水素伝達系** ミトコンドリアの内膜で進行する。解糖系、クエン酸回路で生じた24原子の水素は、水素イオンと電子に分かれ、電子はシトクロム群の間で受け渡され、最後に水素イオンとともに酸素と結合して、12分子の水を生じる。この一連の過程で、34分子のATPが生成される。

解糖系

- C6                    グルコース
- C3 × 2            三単糖リン酸  
                          (グリセルアルデヒド 3 リン酸 + ジヒドロキシアセトン酸)  
                          グリセルアルデヒド 3 リン酸脱水素酵素  
                          ホスホグリセリン酸キナーゼ  
                          (リン酸 1 分子奪い ADP に付加)
- C3 × 2            3-ホスホグリセリン酸
- C3 × 2            ピルピン酸  
                          ピルピン酸脱水素酵素複合体
- C3 × 2            アセチル CoA

脂肪は脂肪酸アシル CoA として回路を 1 周するごとにアセチル CoA (C2) ずつ切り取られていく

クエン酸回路

アセチル CoA  
 柠檬酸                    クエン酸  
 ケトグルタル酸

達

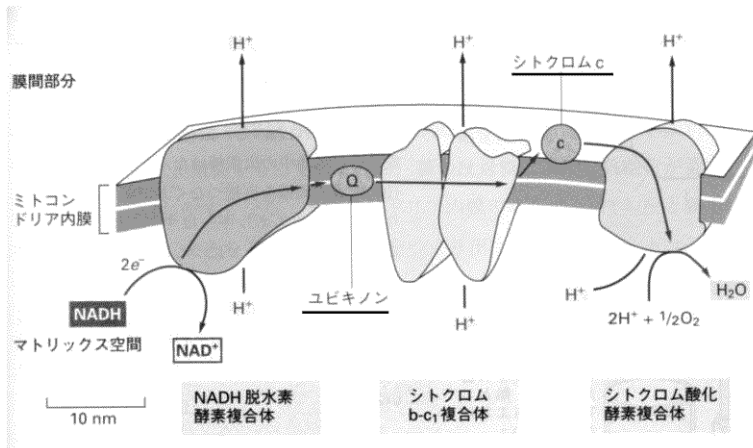
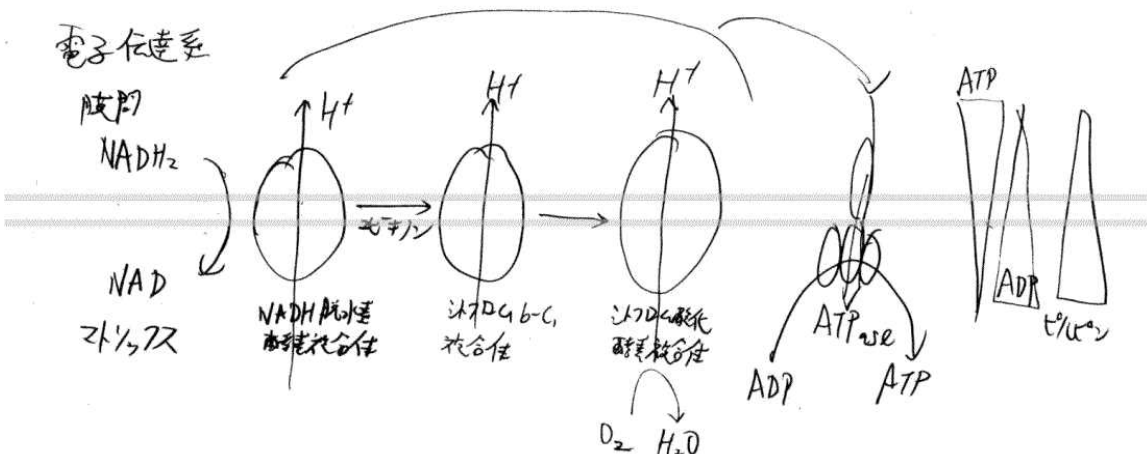


図 13-10 ミトコンドリア内膜にある3種の呼吸酵素複合体を経由する電子伝達。各複合体の相対的な大きさや形を示す。NADHから電子が酸素に伝達される(赤の矢印)間に、水から取り出されたプロトンが各呼吸酵素複合体により膜を通してくみ出される。ユビキノン(Q)とシトクロムc(c)が可動型電子伝達体として働き、電子は1つの複合体から次の複合体へと輸送される。これら2種類の分子の構造と役割については後述する(図 13-20, および図 13-23 参照)。

電子伝系

electron-transport chain



### 3. 葉緑体と光合成

植物、光合成細菌などは、水から得た電子と太陽光のエネルギーを使って大気中の CO<sub>2</sub> を有機化合物に変換している(光合成 photosynthesis)。水を分解する際に大量に放出する O<sub>2</sub> は様々な生物の好気呼吸に使われる。

植物では、光合成は葉緑体 chloroplast で行われる。葉緑体は日中に光合成を行って ATP と NADPH を生産し、これは CO<sub>2</sub> を糖に変換するのに使われる。植物の細胞質にある ATP の大半は動物細胞の場合と同様、ミトコンドリアでの糖と脂肪の酸化によって作られる。

葉緑体はミトコンドリアよりも大きいですが、構造はよく似ていて、外膜は透過性が高く、内膜は透過性は低い輸送タンパクを埋め込んでいて、両膜の間が膜間部分である。内膜が取り囲む広い空間をストroma といい、ミトコンドリアのマトリックスに似て、代謝に関わる酵素が多数含まれている。

ミトコンドリアと葉緑体の大きな違いは、葉緑体の内膜に電子伝達系が無いことである。光合成、電子伝達系、ATP 合成酵素は 3 番目の膜、チラコイド膜 thylakoid membrane にある。チラコイドは袋状で、各チラコイド同士は内部でつながる、つまり葉緑体にはチラコイド膜で囲まれた 3 番目の区画があるのだ。

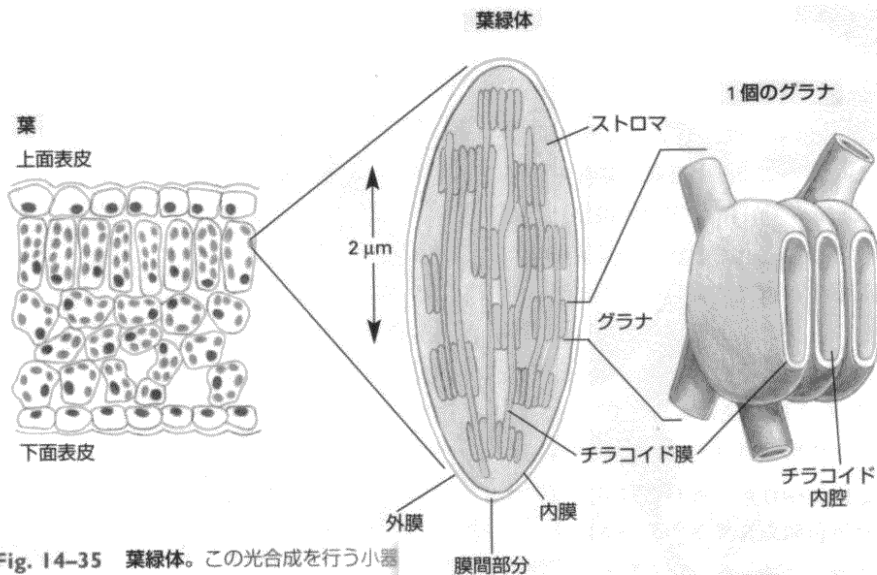


Fig. 14-35 葉緑体。この光合成を行う小器官には3種類の膜、すなわち外膜、内膜、チラコイド膜があり、葉緑体を膜間部分、ストロマ、チラコイド内腔の3つに区分している。葉緑体のエネルギー生産系は、クロロフィルを含めたすべてがチラコイド膜に存在する。

複雑に折りたたまれた1枚の膜であると考えられる。図に示すように、チラコイドは相互に連結しており、層状に集合してグラナとよばれる構造を作ることが多い。

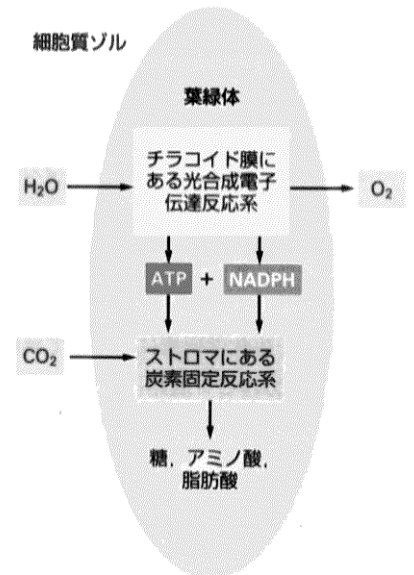


Fig. 14-37 葉緑体で行われる光合成。光合成電子伝達反応では、水が酸化されて酸素が放出される。一方、炭素固定反応では、二酸化炭素が固定され糖などのさまざまな有機分子が作られる。

光合成の反応系は大きく次の2つに分類できる。

- 1) 光合成電子伝達反応 photosynthetic electron-transfer reaction (明反応ともいう)  
太陽光からのエネルギーが、緑色の有機色素 クロロフィル chlorophyll を活性化して、チラコイド

膜

にある電子伝達系内に電子を移動させる反応。ミトコンドリアの電子伝達系と似ている。クロロフィルは電子を H<sub>2</sub>O から取り出し、副産物として O<sub>2</sub> を発生させる。電子伝達に従って、H<sup>+</sup>がチラコイド膜を通して取り込まれ、それによって出来たプロトン勾配がストロマでの ATP 合成を駆動する。この反応で最終的に NADP<sup>+</sup>に高エネルギー電子が H<sup>+</sup>と共に

に

移動して、NADPH が生じる。これらの反応は全て葉緑体内で起こる。

- 2) 炭素固定反応 carbon-fixation reaction (暗反応ともいう)

ATPと光合成電子伝達反応で作られた NADPH をエネルギー源と還元力として、CO<sub>2</sub> を炭水化物に変換する反応である。炭素固定反応は葉緑体のストロマで始まり、スクロースなどが生産される。

1)2)の反応は日中に行われ、夜に、日中作った炭水化物を分解する。また、この2つの反応は巧妙なフィードバック機構によってつながっている。例えば、暗いときには炭素固定反応に働く酵素が不活性化され、明るくなると、電子伝達系により、再活性化される。

### クロロフィル chlorophyll と反応中心 reaction center

光は光子 photon というエネルギーの固まりに分かれていると見なす。その時、異なる色の光子は異なるエネルギーで、長波長のもの(赤っぽい)ほどエネルギーは低い。

緑色色素のクロロフィル分子が太陽光を吸収すると、分子内の電子が光子により高エネルギー状態に励起される。クロロフィル分子は単離状態では光を生体の利用できるエネルギーに変換できず、適当なタンパク質と結合し、複合体、光化学系 photosystem を形成して初めて変換可能である。アンテナ複合体は、数百個のクロロフィル分子からなっていて、光のエネルギーを捕らえて、励起電子を作り出す。励起電子は次々と受け渡され、反応中心 reaction center に集められる。エネルギーはここで捕らえられ、スペシャルペア special pair をなしているクロロフィル分子の電子を1個励起するのに使われる。

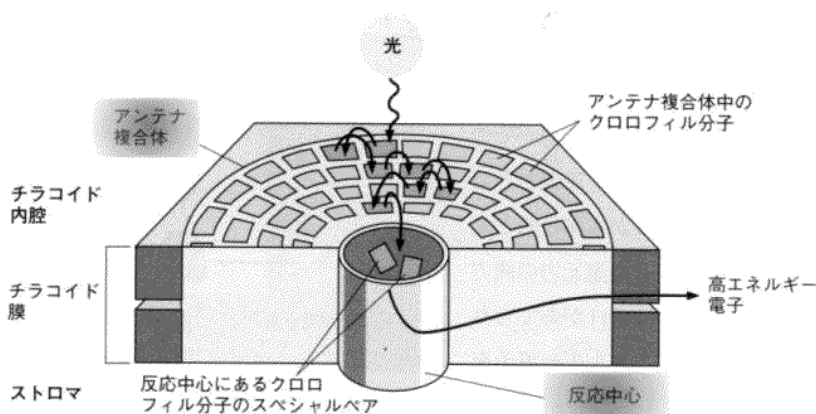


図13-31 光化学系の反応中心とアンテナ。アンテナは光によって励起された電子を集め、そのエネルギーを反応中心にあるクロロフィル分子のスペシャルペアに送り込む。こうして高エネルギー電子を得た反応中心は、それを素早くチラコイド膜にある電子伝達系に伝える。

反応中心はタンパク質と有機色素からなる膜貫通複合体で、光合成の核心に位置している。反応中心にある、クロロフィル分子のスペシャルペアは、同じ複合体の中にある電子受容体に高エネルギー電子を渡すように配置されていて、励起電子を不可逆的に素早く捕らえる。反応中心にあるクロロフィル分子はこの過程で、1個の電子を失って、正の電荷を帯びる。

## ATP と NADPH

光合成は  $\text{CO}_2$  から有機分子を合成するが、この過程には、ATP と還元力の両方が大量に必要である。必要な還元力は  $\text{NADP}^+$  から作った NADPH によって供給される。

植物やシアバクテリアの光合成では、光子 2 個を使って ATP と NADPH を生産する。1 個目の光子で ATP を (光化学系 II photosystem II), 2 つの光子を吸収した後で NADPH を合成する (光化学系 I photosystem I)。光化学系 II と光化学系 I の 2 つの系が光合成電子伝達反応である。

1 個目の光子はまず、光化学系 II に吸収され、そこで高エネルギー電子を作るのに使われ、この高エネルギー電子は電子伝達系を経て、光化学系 I に渡される。電子が電子伝達系を流れるこの過程で、チラコイド膜にある  $\text{H}^+$  ポンプが駆動され  $\text{H}^+$  勾配が出来る。ついでチラコイド膜にある ATP 合成酵素 ATPase がこの  $\text{H}^+$  勾配を使って、膜の反対面に面した側で ATP の合成を行う。

光化学系 II に到着した電子は、反応中心に出来ている正電荷を持つ "正孔" (電子が 1 個転出しているのを) を埋める。光化学系 II のほうが光化学系 I よりエネルギー順位が高いため、この反応でエネルギーを得られ、このエネルギーで  $\text{NADP}^+$  から NADPH を合成する。

ここまでの過程で、反応中心にある光化学系 II の反応中心分子から外れた電子 1 個が NADPH に供給される。が、光化学系 II 全体ではこの電子 1 個分だけ不足することになる。補充用の電子は低エネルギー電子供与体から来るが、植物やシアバクテリアでは  $\text{H}_2\text{O}$  を使う。2 個の  $\text{H}_2\text{O}$  分子から 4 個の電子が取り除かれ、光子 4 個で生じた不足を補うことが出来て、その時  $\text{O}_2$  が放出される。

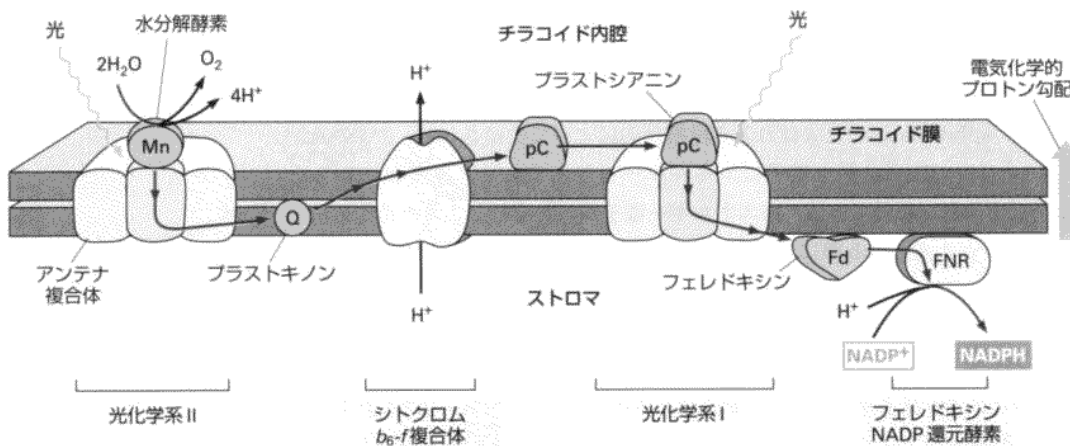


Fig. 14-46 光合成の際にチラコイド膜で起こる電子の流れ。電子伝達鎖内にある可動性の電子伝達体は、プラストキノン(ミトコンドリアのユビキノンと似ている)、プラストシアニン(銅を含む小型のタンパク質)、およびフェレドキシン(鉄-硫黄中心を含む小型のタンパク質)である。シトクロム  $b_6-f$  複合体はミトコンドリアの  $b_c$  複合体、細菌の  $b_c$  複合体に似ている (Fig. 14-71 参照)。これら 3 種類の複合体はいずれもキノンから電子を受け取り、 $\text{H}^+$  を膜を越して移動させる。水の酸化によりチラコイド内腔で生じる  $\text{H}^+$  と、ストロマでの NADPH 生成の際に消費される  $\text{H}^+$  もまた、電気化学的  $\text{H}^+$  勾配形成に寄与している。この勾配を使って同じ膜にある ATP 合成酵素が ATP を合成する (表示していない)。

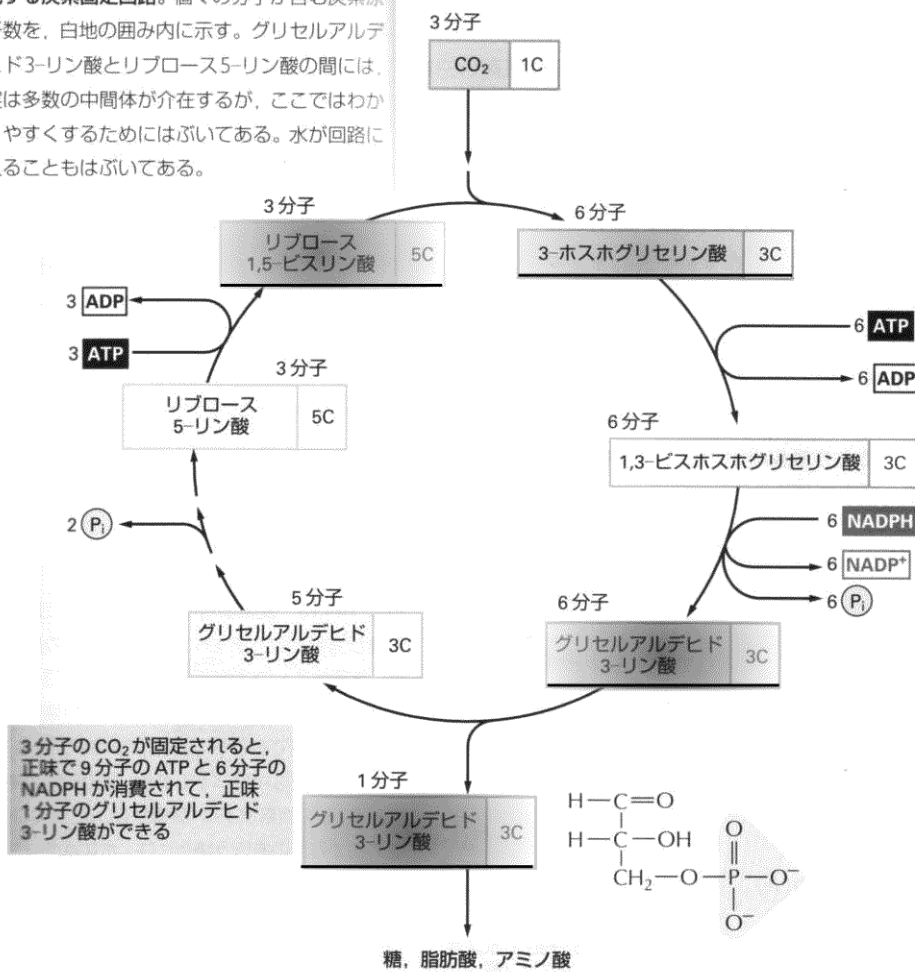
## 炭素固定反応 carbon fixation

CO<sub>2</sub> と H<sub>2</sub>O から炭水化物を合成する反応は熱力学的に起こりにくい。

大気由来の CO<sub>2</sub> は、五単糖の リブロー 5-リン酸 ribulose 1,5-bisphosphate と H<sub>2</sub>O と反応して、3 個の C 原子を含む 3-ホスホグリセリン酸 (ケトン酸回路にもあった) を 2 分子作る。この反応は葉緑体のストromaで起こり、ルビスコ rubisco という大型の酵素により触媒される。ここから炭素固定回路 カルビンベンソン回路 carbon fixation cycle が始まる。

炭素固定回路では 3 分子の CO<sub>2</sub> が回路に入るごとに、グリセルアルデヒド 3-リン酸 (解糖系でも出てくる) glyceraldehyde 3-phosphate が 1 分子生成する。また 1 個の CO<sub>2</sub> 分子が炭水化物に変換される度、3 分子の ATP と 2 分子の NADPH が消費される。

Fig. 14-39 CO<sub>2</sub> と H<sub>2</sub>O から有機分子を生成する炭素固定回路。個々の分子が含む炭素原子数を、白地の囲み内に示す。グリセルアルデヒド 3-リン酸とリブロー 5-リン酸の間には、実は多数の中間体が介在するが、ここではわかりやすくするためにはぶいてある。水が回路に入ることもはぶいてある。



## 代謝産物

葉緑体で作られたグリセルアルデヒド 3-リン酸の大部分は好気呼吸の解糖系に入る。また、その他のいろいろな代謝産物にも変換され、貯蔵される。植物では、糖は主にスクロース sucrose の形で、維管束を通して体の他の部分に輸送され、炭水化物を供給する。(動物でグルコースが血液中を流れるのと同じ)

また葉緑体に残ったグリセルアルデヒド 3-リン酸は、光合成の生産が過剰なときにストromaでデンプン starch に変換され、夜間に代謝に使う。(動物でグルコースをグリコーゲンとして貯蔵するのと同じ)

#### 4. ミトコンドリアと色素体の遺伝子系

ミトコンドリアの祖先は好気性細菌であり、原始嫌気性真核細胞(紅色硫黄細菌の類)が取り込んだと考えられている。しかし、本来の細菌のゲノムの大半は細胞の核へと運ばれ、ミトコンドリア自体に残った遺伝子は少しになってしまった。そのため、動物のミトコンドリアは独特の単純な遺伝システムを持っているが、タンパク質のほとんど(RNAポリメラーゼ)などは核の遺伝子により細胞質で生産され、タンパク輸送チャネルを通って(12章)、ミトコンドリア内に運ばれる。

葉緑体も細菌由来だが、この場合の祖先は H<sub>2</sub>O から電子を取り、O<sub>2</sub> を放出する光合成細菌(シアノバクテリア(シ藻)の類縁)である。葉緑体は自身の遺伝子をたくさん持っており、タンパク合成に必要な転写、翻訳系も完全な形で持っている。

#### 5. 電子伝達系 electron-transport chain の進化

原始細胞は大部分の ATP を発酵(リ酸化反応)から得ていて、生じた有機酸を老廃物として排出していた。発酵のため、周囲の環境が酸性になったので、膜結合の H<sup>+</sup>ポンプが出現して、細胞から H<sup>+</sup>をくみ出し、内部 pH を中性に保つようになった。電子伝達系の H<sup>+</sup>ポンプ、H<sup>+</sup>-ATPase(ATP 駆動型 H<sup>+</sup>ポンプ)などである。この後、H<sup>+</sup>勾配を ATP 合成酵素 ATP synthase が利用することで、ATP を大量に生産できるようになった。

地球上には生体の利用できる有機化合物は少なく、そのため CO<sub>2</sub> を使い、炭水化物を生産できる原始光合成細菌が現れた。最初はまだ NADPH の合成は出来なかったが、電子伝達系をつなぎ合わせ、光化学系によって光のエネルギーを捕獲し、可能となった。

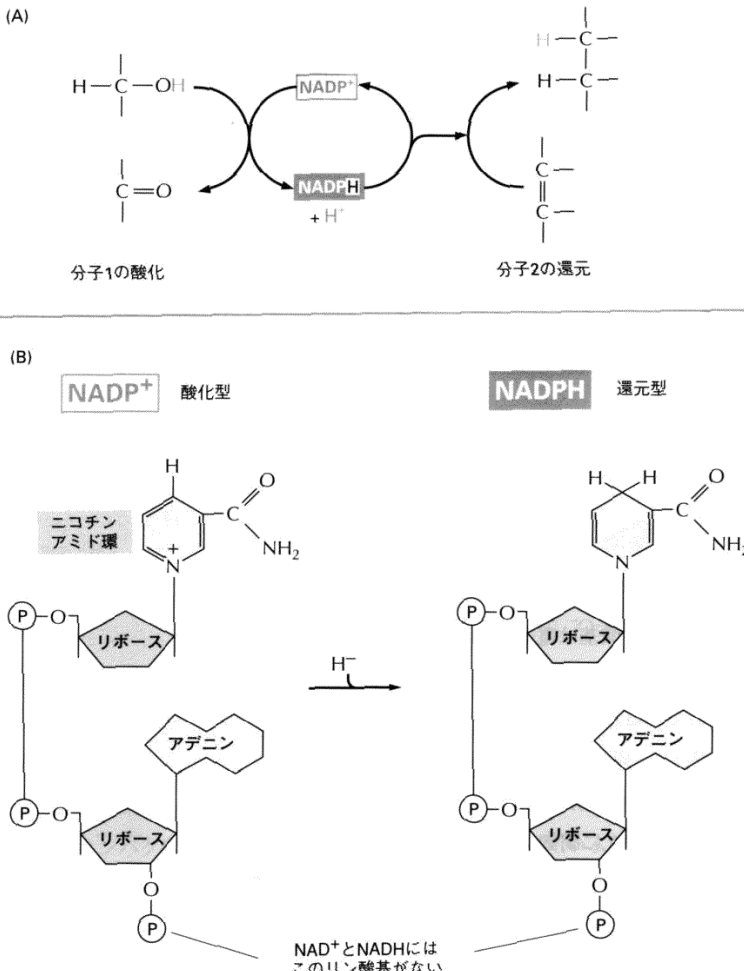


図3-28 NADPHは重要な電子運搬体である。(A) NADPHは、通常左側に示すように基質から2個の水素原子を引き抜く反応でできる。運搬体分子の酸化型であるNADP<sup>+</sup>は、水素原子と電子を1個ずつ(つまり水素化物イオンを)受け取り、もう1個の水素原子からできるプロトン(H<sup>+</sup>)を溶液中に放す。NADPHは、高エネルギー結合で水素化物イオンを結合しているので、右側に示すように付加された水素化物イオンをほかの分子に転移させやすい。(B) NADP<sup>+</sup>とNADPHの構造。NADP<sup>+</sup>分子の一部であるニコチンアミド環に、2個の電子と1個のプロトン(つまり水素化物イオン、H<sup>+</sup>)が与えられ、NADPHができる。NAD<sup>+</sup>とNADHは、図に示したリン酸基がないだけで、あとは同じである。