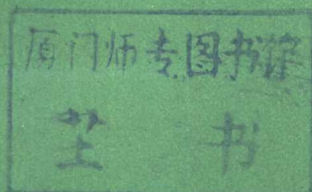


基礎生物学シリーズ 3

10069

生命とエネルギー

岡山繁樹 / 高橋義夫 共著
若松國光 / 小泉 修



基礎生物学シリーズ 3

生命とエネルギー

岡山繁樹 / 高橋義夫 共著
若松國光 / 小泉 修



共立出版株式会社

—著者紹介—

岡山 繁樹
1958年 九州大学理学部生物学科卒業
専攻 植物生理学
現在 九州大学教養部教授
理学博士

高橋 義夫
1965年 広島大学大学院修士課程修了
専攻 植物生理学
現在 福岡教育大学助教授
理学博士

若松 國光
1971年 九州大学大学院理学研究科博士課程修了
専攻 植物生理学
現在 福岡女子大学家政学部助教授
理学博士

小泉 修
1975年 九州大学大学院理学研究科博士課程修了
専攻 動物生理学
現在 福岡女子大学家政学部助教授
理学博士

基礎生物学シリーズ3

生命とエネルギー

定価 1700 円

NDC 464.9

© 1981

検印停止

1981 年 3 月 5 日 初版1刷発行

著者 岡山 繁樹
高橋 義夫
若松 國光
小泉 修
発行者 南 條 正 男
東京都文京区小日向4丁目6番19号
印刷者 藤 本 元
東京都文京区水道2丁目1番8号

発行所 東京都文京区小日向4丁目6番19号
電話 東京 947 局 2511 番(代表)
郵便番号 112 振替 東京 1-57035 番

共立出版株式会社

印刷・藤本総合印刷 製本・岡山製本 Printed in Japan

3345-451030-1371

F149/68 (日 2-8/189)
生命と能 B000100

目次

1 章 生物によるエネルギーの獲得と利用

1.1 生物学的仕事とエネルギーの型	1
1.2 生物界でのエネルギーの流れ	2
1.3 エネルギーの転移と保存	4
1.4 “引き金”としてのエネルギー	7

2 章 生体反応とエネルギー

2.1 化学ポテンシャル	12
2.2 自由エネルギー	13
2.3 化学平衡	16
2.4 膜電位—イオンの移動	18
2.5 酸化還元電位	20
2.6 光エネルギー	25
2.7 生体膜	35

3 章 エネルギーの転移物質

3.1 ATP	39
3.2 ATP 合成の機構	45
A. 基質単位のリン酸化	45
B. 電子伝達系でのリン酸化	47
3.3 ATP 合成の調節	49
3.4 NAD(P)H	51

3.5 NAD(P)H の生成反応	53
A. 解糖系による NADH の生成反応	53
B. 呼吸系による NADH の生成反応	54
C. 脂肪酸の分解による NADH の生成反応	54
D. NADPH の生成反応	56
4 章 エネルギー獲得反応の比較生化学	
4.1 生体における酸化還元反応の経路	61
4.2 発酵と解糖	64
A. 発 酵	64
B. 発酵経路のいろいろ	69
C. 電子伝達系の関与する発酵	71
4.3 呼 吸	73
A. クエン酸回路 (TCA 回路)	73
B. 酸素呼吸のいろいろ	76
C. 嫌氣的呼吸	83
4.4 発酵・呼吸系の進化	88
A. 嫌氣的エネルギー獲得系の進化	88
B. 酸素呼吸の出現	92
C. 酸化的リン酸化機構の起源	93
4.5 光 合 成	94
A. 光合成器官	94
B. 光合成色素	95
C. 緑色植物の光化学反応	97
D. 還元型ペントースリン酸回路	102
E. C ₄ ジカルボン酸回路	104
F. 光合成細菌の光化学反応	105
G. 還元的カルボン酸回路	107

5 章 エネルギーの利用

5.1 生 合 成	109
A. グルコースおよびグリコーゲンの合成	109
B. 脂肪酸の合成	111
C. 核酸の合成	114
D. タンパク質の合成	115
5.2 能 動 輸 送	117
A. 輸 送 現 象	117
B. イオン輸送と $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ATP アーゼ	119
C. 有機物とカチオンの共輸送	123
D. 分子転送一物質の化学反応を伴う膜透過	125
5.3 神 経 系	128
A. 神経の興奮	129
B. 静止電位と活動電位	130
C. Na^+ ポンプと $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ATP アーゼ	134
5.4 感 覚 系	136
A. 受容器の生体エネルギー論	137
B. 光 受 容 器	140
C. 化学受容器	143
5.5 効 果 器 系	145
A. 骨格筋の筋収縮	145
B. 骨格筋の筋収縮の調節	151
C. 細菌の鞭毛運動—フラジェリン系	152
D. 真核細胞の鞭毛（繊毛）運動—ダイニンとチューブリン系	153
参 考 文 献	155
索 引	159

1 章 生物によるエネルギーの獲得と利用

1.1 生物学的仕事とエネルギーの型

生物は個体あるいは種属の維持のために多くの仕事をしている。たとえば、生物体を構築するための物質（タンパク質，炭水化物，脂質，核酸，その他の有機物質）を合成する仕事，すなわち生合成は生きているかぎり休めないものである。生合成の素材となる小分子（無機物，単糖類，アミノ酸，その他簡単な有機化合物）を特定の細胞内あるいは細胞器官内に濃縮する仕事，すなわち能動輸送も必要である。また，それらの小分子の材料となる食物を求めて，あるいは食物にされるのを避けて走りまわる仕事，すなわち運動をしなければならないものもある。発電魚のように，外敵の攻撃あるいは外敵からの防衛のために発電という仕事をするものもある。異性を追いかける運動は種属の存亡？をかけたものだろうが，ホタルの雌雄は恋を語るために発光という仕事をしている。食物，敵，異性を認識するという仕事も動物にとっては欠かせないものであろう。以上はほんの数例にすぎないが，このように生物が生きていくためにしている多様な仕事を**生物学的仕事**（biological works）という。

仕事をするためにはエネルギーが必要であるが，生物をとりまく外界には多様な型のエネルギーが存在している。たとえば重力，光，熱，電気，化学エネルギーなどである。これらのエネルギーと生物とのかかわりあいの様式には2つの型がある。1つは，生物学的仕事をするためのエネルギー源としてのものであり，もう1つは生物学的仕事を始めさせる“引き金”あるいは“情報”と

してのものである。動物にとって前述の各エネルギーはそれぞれ平衡感覚、視覚、温覚、痛覚、味覚などの“引き金”となりうるであろうが、化学エネルギー以外は生物学的仕事のエネルギー源としては使えないものである。緑色植物は光エネルギーを光形態形成反応や光周性反応の“引き金”とするだけでなく、光合成反応で化学エネルギーに変換してエネルギー源とすることができる。一般的にいえば、生物学的仕事の“引き金”としては多様な型のエネルギーが使われうるが、生物学的仕事の“エネルギー源”として使えるのは化学エネルギーだけである。化学エネルギーには、加水分解などの化学反応によって生ずるエネルギーと分子、あるいはイオンの濃度を変化させて取り出せる濃度的エネルギーがある。

1.2 生物界でのエネルギーの流れ

緑色植物は光合成の過程で光エネルギーを化学エネルギーに変換して、炭水化物、タンパク質、脂質のような有機化合物を合成する。これらの有機化合物中には多くの化学結合があり、その結合を切ることにより化学エネルギーを取り出せる。すなわち有機化合物中には多くのエネルギーが蓄えられているのである。動物はこの有機化合物を直接あるいは間接に食物として摂取し、エネルギー源とするのである。このように、緑色植物から動物へと化学エネルギーは物質とともに受け渡される。そして物質すなわち有機化合物は分解されてエネルギーが取り出される。しかし、このエネルギーをすべて仕事に使うことはできない。エネルギーは仕事に使うたびに、その一部が不可避免的に熱になってしまうのである。熱エネルギーで仕事をするには温度差が必要であるが、生体系は等温系であるので熱エネルギーで仕事はできないのである。生物界でのエネルギーの流れを簡単にまとめてみると図 1.1 のようになる。まず太陽からやってきた光エネルギーが緑色植物によって化学エネルギーに変換される。地球上のほとんどすべての生物はこの化学エネルギーを使って生存しているのである。その間に、この化学エネルギーは少しずつ最終的には全部熱エネルギーと

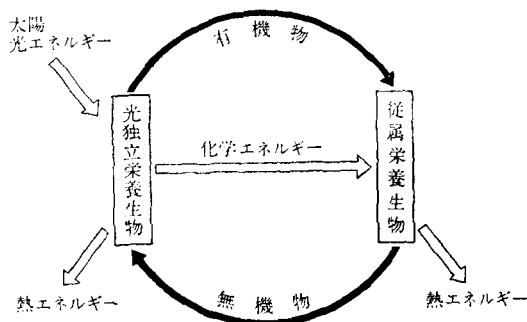


図 1.1 生物界におけるエネルギーと物質の流れ
物質は循環するが、エネルギーは循環しない。

して外界に散逸してしまうことになる。結果として、生物界ではエネルギーの再利用あるいは循環ということはありません。しかし、有機化合物の分解生成物である二酸化炭素、水、無機窒素化合物のような小分子は再び緑色植物に吸収され、光エネルギーを使って有機化合物とされる。生物体を構成する元素は、何度も生物界でくり返し使われているのである。残念ながららすべての生物の、ほとんどの元素は中古なのである。現在までに地球上に生存した生物の総重量は、地球自体の重さの数倍に及ぶといわれている。この生物界での物質の再利用系あるいはリサイクリング系の一回転ごとに、光エネルギーの取り込みが必要なのである。

緑色植物のように、無機化合物を素材として光エネルギーを使って有機化合物を合成できる生物を**光独立栄養生物** (photoautotroph) といい、動物のように、外界から有機化合物を摂取する必要のある生物を、**化学従属栄養生物** (chemoheterotroph) という。光独立栄養生物は従属栄養生物に比べて、光エネルギーを化学エネルギーへ変換する系と、無機化合物から有機化合物を合成する系の2つを余計にもっていることになる。簡単なものから複雑なものができるということを原則とすれば、地球上に誕生した最初の生物は従属栄養生物

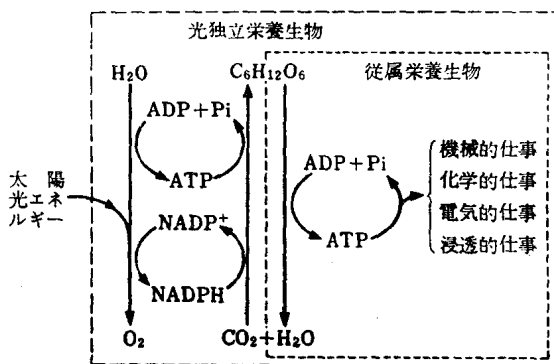


図 1.2 生物学的仕事と ATP

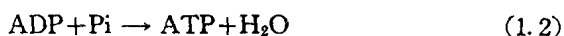
であつたろう。非生物的に生成した有機化合物の一部から従属栄養生物ができて、この生物は周囲の有機化合物を摂取して生き続けたことであろう。これらの有機化合物が環境からなくなりかけたころ、光独立栄養生物が出現したと考えられる。おそらくその出現に先立って、光エネルギー変換系はもつがなお外界から有機物を摂取する必要がある**光従属栄養生物** (photoheterotroph) が生じたはずである。光合成細菌の大部分は光従属栄養的性格をもち、しかも緑色植物の光合成反応系は光合成細菌の光合成反応系から進化して生じたと考えられるのである。その他の大部分の細菌は従属栄養を行なうが、外界から有機物を摂取する必要がなく、その合成に必要なエネルギーを還元性無機化合物の酸化で獲得しているものがある。そのような細菌は**化学独立栄養生物** (chemo-autotroph) といわれる。

1.3 エネルギーの転移と保存

生物学的仕事のエネルギー源となりうるのは化学エネルギーであるが、化学エネルギーを取り出せる物質は限られている。生物が分解できる物質だけからエネルギーを取り出すことができる。ヒトはデンプンからエネルギーを取り出せるが、セルロースからは取り出せない。なぜならばセルロースは分解できな

いからである。分解された物質から出された化学エネルギーも、それを仕事に使える型で保存する系に転移されないとすべて熱エネルギーとして散逸してしまう。このエネルギーは、**アデノシン三リン酸** (adenosine triphosphate, 以下 ATP と略記) というリン酸化合物に保存される。エネルギーを取り出すために物質を分解する反応系は、呼吸や発酵のような酸化還元反応系 (式 (1.1)) である。式 (1.1) において、DH は電子または水素の供与体 (donor)、A はそれらの**受容体** (acceptor) である。

酸素呼吸でグルコースが酸化されて二酸化炭素になる反応を例にとると、DH はグルコース、A は酸素、D は二酸化炭素、AH は水を表わすことになる。



式 (1.2) はエネルギーを保存する ATP の合成反応で、**アデノシン二リン酸** (adenosine diphosphate, 以下 ADP と略記) と**無機リン酸** (以下 P_i と略記) が脱水縮合する反応である。式 (1.2) のようなエネルギーの供給を必要とする反応は、式 (1.1) のようなエネルギーを放出する反応と**共役** (couple) しなければ進行しない。しかし式 (1.1) のような反応で放出されたエネルギーが、熱とならず ATP 合成反応すなわち**リン酸化** (phosphorylation) 反応で保存されるためには、共役のための特別な機構がなければならない。酸化還元反応とリン酸化反応の共役機構としては2つの型式が知られている。1つは、酸化還元系の成分がリン酸化されて2つの反応系の共通の中間代謝物 ($\text{D} \sim \text{P}_i$) となる場合である (図 1.2 (a))。これは**基質準位のリン酸化**として知られているものである。他の1つは、閉じた生体膜構造の内外の H^+ の濃度勾配によって2つの反応系が結びあわされる場合である (図 1.2 (b))。これは**電子伝達系でのリン酸化**といわれるものである。

酸化還元系とリン酸化系の共役を壊す、すなわち**脱共役** (uncoupling) すると酸化還元系から出されたエネルギーは熱になってしまい、ATP の合成は行

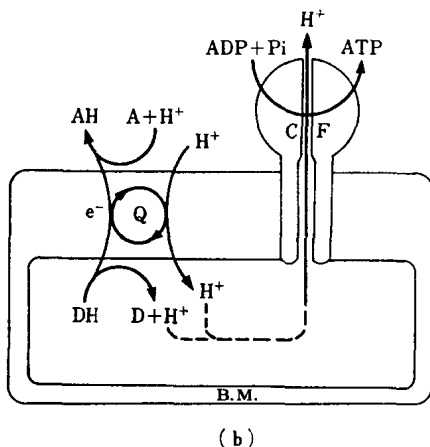
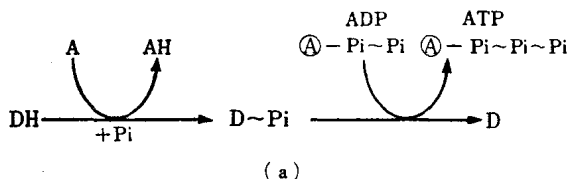


図 1.3 酸化還元反応 ($DH + A \rightarrow D + AH$) とリン酸化反応 ($ADP + Pi \rightarrow ATP$) の共役

(a) リン酸化された共通の中間代謝物による共役. 酸化還元成分の1つ D がリン酸化され, D の酸化に伴って出されるエネルギーが保存される ($D \sim Pi$). この Pi はエネルギーとともに ADP に移される.

(b) H^+ の濃度勾配による共役. DH から A への電子伝達と共役して, H^+ が膜内腔に運ばれ膜内外に濃度勾配が形成される. この場合, H^+ 濃度は内側で高くなり, H^+ が外に出ようとする力が生ずる. この力を利用して, ATP 合成酵素 (CF) は ADP をリン酸化して ATP とする.

B. M. は H^+ を透過しない生体膜を, Q は電子伝達を行なうとともに膜を横切る H^+ の輸送を行なう仮想の担体である.

なわれなくなる。有名な除草剤であるペンタクロロフェノール (PCP) は**脱共役剤** (uncoupler) であり、この存在下で植物は呼吸をさかんに行なうが ATP の合成はできず、ついに枯死することになる。

ATP に保存されたエネルギーを仕事に使う場合にも、ATP 分解系と仕事を行なう系が共役している必要がある。一般に ATP 分解酵素、あるいはリン酸基転移酵素が仕事を行なう系に組み込まれていることが多い。たとえば筋肉の収縮の主役の1つとなるミオシンは、ATP 分解酵素としての働きがあるのである。ATP に含まれるエネルギーを仕事に変換する酵素系がない場合、ATP はゆっくりとではあるがひとりでに分解して、エネルギーは熱となってしまう。ATP は長期間にわたってエネルギーを保存するには不向きなのである。その目的のためには、化学的に安定であって、大量にあっても細胞の浸透圧に影響を及ぼさない不水溶性のデンプン、グリコーゲン、脂肪などが使われるのである。

1.4 “引き金”としてのエネルギー

生物学的仕事の“引き金”となるエネルギーはじつに多様である。光、熱、化学、力学エネルギーなど、いずれも特定の仕事の“引き金”となりうる。その仕事の代表的なものが動物における感覚であろう。植物での光周性や光形態形成反応での光は、“遺伝子作用の調節”の“引き金”といえる。これらの“引き金”現象に共通しているのは、非常にわずかな量のエネルギーでまにあうことである。“引き金”の結果生ずる変化は大きなエネルギー変化を伴うので、この過程には何らかの増幅作用的なものが含まれていると考えられる。また目では光、耳では音波というように、それぞれの感覚器官では特定のエネルギーが適刺激として受容される。受容するエネルギーはそれぞれちがうが、いずれも最終的には神経を興奮させる電気エネルギーに変換される。この電気エネルギーは、細胞膜の内外のイオンの不均等な分布に基づくものである。こうした生体膜の内外のイオンあるいは分子の不均等分布の形成と解消が、“引き金”現

象に共通することと推定されている。“引き金”となるエネルギーを受容する分子は、たとえば視覚ではロドプシンであり、植物の光周性反応ではフィトクロムである。いずれもタンパク質であり、エネルギー受容に伴って立体構造が変化することが知られている。このようなことを一般化できる保証は必ずしもないが、つぎのような仮説が考えられている。“引き金”となるエネルギーを

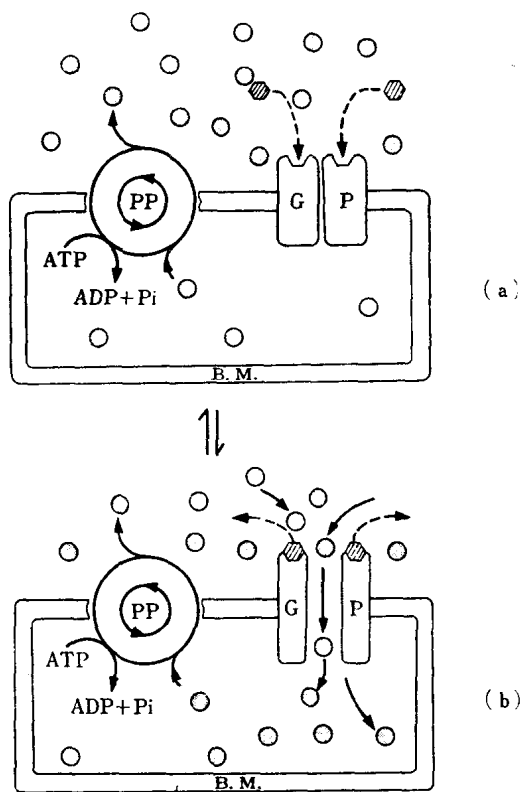


図 1.4 “引き金”としてのエネルギーの働き

- (a) 細胞あるいは細胞器官の膜 (B.M.) は、特定イオン (●) は透過しないが、特定のタンパク質 (PP) がエネルギーを使って特定イオンを一方方向に輸送し濃度勾配を形成させる。
- (b) “引き金”となるエネルギー (●) を受容するタンパク質 (GP) の立体構造が変化し、イオンが透過する。

受容する細胞あるいは細胞器官の膜は特定のイオンを透過させないが、膜内に存在するタンパク質（図 1.4, PP）が ATP のエネルギーを使って特定イオンを特定の方向に輸送する。結果として膜の内外にイオンの大きな濃度勾配が形成される。エネルギーを受容するタンパク質（図 1.4, GP）も膜内に存在している。このタンパク質はエネルギー受容に伴って立体構造が変化し、イオンを透過するようになる（図 1.4 (b)）。このようなイオンの移動は膜電位の変動となり、これがあらたに増幅された神経興奮に対する“引き金”となると考えられるのである。

2章 生体反応とエネルギー

リンゴの木の枝からリンゴの実が地面に向かって落ちていくのは“あたりまえ”である。リンゴの実が地面から枝の方向に舞い上がるのは“あたりまえ”ではないが、竜巻などが襲来するとおこりうることである。“あたりまえ”の方向におこる変化を**自発的** (spontaneous) な変化といい、自発的でない方向に変化させるには、外部からエネルギーを加えなければならないことは明らかである。自発的な変化の場合にはエネルギーが放出され、それを利用する系があれば仕事を行なうことができる。リンゴの落下点にフライパンにのせた卵を置くと、卵はたぶん割れるであろう。ただし卵が割れる程度は、その上に落ちたリンゴの重さ (m) とリンゴの木の高さ (h) に比例するだろう。すなわち、リンゴは重力ポテンシャル (gh) の高いところから低いところへ自発的に移動し、重力ポテンシャルエネルギー (位置エネルギー、 mgh) を失うのである。自発的でない方向に移動させるには、少なくともこれに相当するエネルギーを他の系から加えなければならないのである。

生体内で行なわれる化学反応や物質の移動のような変化についても、自発的な進行方向がわかれば、その変化がエネルギーを取り出せるものか、あるいはエネルギーを加えなければならないものかを知ることができる。さらにこの取り出したりあるいは加えたりするエネルギーを定量的に示すことができれば、ある生物学的な仕事をするためにはどれだけの化学変化が必要であるのかがわかるだろう。このような化学変化の自発的進行方向と、その変化に伴うエネルギーの量的変動を示す熱力学的指標が、自由エネルギー (free energy)、化学