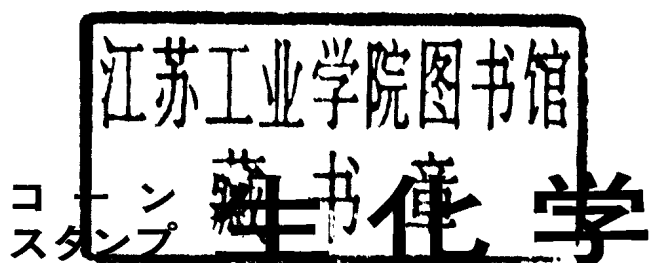

**OUTLINES OF
BIOCHEMISTRY
FIFTH EDITION**

**ERIC E. CONN • PAUL K. STUMPF
GEORGE BRUENING • ROY H. DOI**



E. E. CONN • P. K. STUMPF • G. BRUENING • R. H. DOI 著
田宮信雄・八木達彦 訳

第5版

東京化学同人

た みや のぶ お
田 宮 信 雄

1922 年 東京に生まれる
1944 年 東京大学理学部 卒
東北大学 名誉教授
理学博士，医学博士

や き なつ ぶん
八 木 達 彦

1933 年 唐津市に生まれる
1955 年 東京大学理学部 卒
現 静岡大学教育学部 教授
理 学 博 士

第1版 第1刷 1965年4月1日発行
第2版 第1刷 1968年3月15日発行
第3版 第1刷 1974年4月1日発行
第4版 第1刷 1978年3月1日発行
第5版 第1刷 1988年3月11日発行
第3刷 1989年2月1日発行

コナン 生 化 学 (第5版)

© 1988

訳 者 田 宮 信 雄
八 木 達 彦

発 行 者 植 木 厚

発 行 株式会社 東京化学同人
東京都文京区千石3丁目36番7号
電話946-5311(代)・振替東京3-84301

印 刷 中央印刷株式会社
製 本 株式会社松岳社

ISBN4-8079-0299-7

Printed in Japan

序

この本の初版を出してから 25 年経つ。この間に生化学がこれほど急に進むとは当時想像もつかなかった。この第 5 版では遺伝子発現、遺伝子操作、核酸、タンパク質の構造と機能など、大きく発展した分野は大幅な改訂が必要となり、George Bruening, Roy Doi の二人が参加した。しかし生化学の基礎を偏りなく伝え、しかも本を大きくしないよう十分努力したつもりである。

カリフォルニア大学, Davis での経験に基づき、本書を 3 部に分け、第 I 部 生体物質の構造と機能、第 II 部 低分子化合物の代謝、第 III 部 高分子代謝と遺伝子発現の調節としたが、これは前版と同様である。

第 1 章は大きく改訂、全生物に共通な遺伝コード、共通な代謝系など、中心課題を解説し、生化学の概説を試みた。これは構造式や代謝経路、制限酵素地図など、生化学は面倒なものと学生に誤解させたくないからである。生化学には生物をばらばらにして調べるのと、生きたまま調べる二つの行き方があり、それぞれ長所がある。また、転写や翻訳など生体外にとり出した複合系を用いる場合もある。生化学にはこのように独特な方法と考え方があり、これらも初めに解説した。

本書の基本線は従来と同じく代謝が中心である。しかし第 5 版では遺伝子操作、生細胞に導入された特殊な分子がたどる道など、最近特に進んだ面もとり上げた。これらの実験は細胞の機能の理解に役立ち、また生体を理解するのに必ずしも細胞をつぶさずに済むことを示した。この版では生体成分の分析装置だけでなく、生体内外の系で生物活性をもつペプチドや DNA 断片の正確な化学合成法についても触れた。従来からの方法と、最近の実験法を組合わせることにより代謝調節、特に酵素合成制御による代謝調節の問題が解明されたからである。酵素合成の調節、生合成されたタンパクの修飾や作用部位への輸送などは本版で特に強調した点である。

組換え DNA、プラスミド、ウイルスなど細胞外核酸を取扱う最後の章は本版で新しく加えた。旧版では実験法は付録として最後にまとめたが本版ではこれを分け、各章の囲み記事 (BOX) とした。アミノ酸分析、ガスク

ロマトグラフィー，核酸の異性化などの記述である。こうして全体の流れを妨げずに生化学が実験科学であること，生化学の基礎が化学にあることをはっきりさせた。その一方で，生化学の医学，農学，工学との関連も強調した。

前版と同様，本版でもこの本を教科書として使ってきた学生，教官の諸氏に大変お世話になった。特に Davis で生化学 101 AB のコースを学んだ学生諸氏に感謝したい。また長年，学部で生化学を教えてこられた Dr. Larry Sprechman の助言は有り難いものであった。

カリフォルニア州 Davis にて

E. E. Conn
P. K. Stumpf
G. Bruening
R. H. Doi

訳 者 序

Conn, Stumpf 生化学の第5版がようやく出版された。初版が出たのは1963年、以来3年、6年、4年で改訂され、翻訳も1年余り遅れてそのあとを追った。ところが1976年の第4版以来10年余改訂は見送られ、訳者としても待ち望んでいたのである。

考えてみると初版のときはアミノ酸のコード表も未完成で、核酸とタンパクの生合成の問題は約10ページしかなかった。第3版ではじめてこの項は第Ⅲ部として独立し、第Ⅰ部 生体物質の化学、第Ⅱ部 代謝、と並ぶ部分として約40ページが割り当てられた。この第5版では Bruening, Doi の2人が加わり約100ページに増強された。生化学のうち、分子生物学と呼ばれるこの部門は核酸の構造決定法の進歩を土台として完成の域に育ったのである。日進月歩、どうまとめたらいいか迷ってしまうこの分野が、姿を変え、実にすっきりした、わかりやすい記述として出現した。この10年間はまさにそのための成熟の期間であった。

生化学の3本の柱、生体物質の構造と機能(第Ⅰ部)、代謝と生合成(第Ⅱ部)、遺伝子と遺伝子発現および情報高分子の代謝(第Ⅲ部)がこうして出そろった現在、これらを総合した上にまた新たな進歩が生まれるはずである。初版以来25年を経、初版で最初の生化学を学ばれた方々は中堅として今の進歩を担っておられると思う。その方々にとっても、またこれから生化学を学ばれる若い読者にとっても、この第5版が生化学全般を見渡し、将来の進歩につながるきっかけとなれば幸いである。

1987年10月

田 宮 信 雄

目 次

第 I 部 生体物質の構造と機能

1. 生化学とは	3
1.1 生化学の実体としての細胞と生物	3
1.2 生化学の考え方	4
1.3 本書の構成	6
1.4 水の性質	7
1.5 質量作用の法則	8
1.6 水の電離とイオン積	9
1.7 pH	9
1.8 Brönsted の酸	10
1.9 弱酸の電離	11
1.10 弱塩基の電離	11
1.11 Henderson-Hasselbalch の式	12
1.12 滴定曲線と緩衝作用	13
1.13 pK_a の測定	17
1.14 緩衝液	17
1.15 生体における緩衝作用	18
参考書	20
問 題	20
2. 糖 (炭水化物)	21
2.1 炭水化物の分類	21
2.2 立体異性	22
2.3 グルコースの構造	27
2.4 他の単糖類の構造	31
2.5 単糖類の性質	33
2.6 二糖類	37
2.7 多糖類	40
2.8 細胞壁多糖類	43
2.9 グリコプロテイン (糖タンパク)	45
参考書	46
問 題	47
3. アミノ酸とタンパク質	48
3.1 タンパクの機能	48
3.2 タンパクはアミノ酸のポリマー	49
3.3 タンパク質の第一構造	56
3.4 自然界でのタンパク中のアミノ酸の修飾	59

3・5	非タンパク性アミノ酸	61	3・11	第二構造	80
3・6	アミノ酸とポリペプチド鎖の 化学的性質	63	3・12	第三構造とその保持力	87
3・7	生理活性オリゴペプチド	69	3・13	球状タンパク分子の構造	88
3・8	タンパク質の立体構造	73	3・14	タンパク構造の例	90
3・9	タンパク分子の電荷	74	3・15	タンパク立体構造の形成過程	96
3・10	ポリペプチド鎖の曲がり方	80	参考書		99
			問 題		99
4.	酵 素	100			
4・1	酵素の性質	100	4・9	多基質反応	124
4・2	酵素の触媒機構	102	4・10	温度と pH の影響	127
4・3	酵素反応の速度	106	4・11	酵素の阻害	128
4・4	基質飽和の反応速度	108	4・12	アロステリック酵素	134
4・5	酵素反応の共有結合中間体	115	4・13	酵素前駆体, 酵素と他因子の 協同作用	138
4・6	反応速度と平衡定数	118	参考書		141
4・7	酵素の分類	119	問 題		141
4・8	酵素の応用	120			
5.	ビ タ ミ ン と 補 酵 素	142			
5・1	ビタミンの分類	142	5・11	アスコルビン酸(ビタミン C)	172
5・2	チアミン(ビタミン B ₁)	142	5・12	脂溶性ビタミン	173
5・3	リボフラビン(ビタミン B ₂)	145	5・13	ビタミン A 類	174
5・4	ニコチンアミド; ニコチン酸	149	5・14	ビタミン D 類	176
5・5	ビタミン B ₆	153	5・15	ビタミン E 類	178
5・6	リボ酸	157	5・16	ビタミン K 類	180
5・7	ビオチン	158	5・17	生体金属イオン	182
5・8	葉 酸	161	参考書		184
5・9	ビタミン B ₁₂	166	問 題		184
5・10	パントテン酸	169			
6.	核 酸 と そ の 成 分	185			
6・1	核酸の成分と構成	185	6・3	RNA, DNA の共有結合構造	190
6・2	ヌクレオシド二リン酸, 三リン酸および環状ヌクレオ チド	189	6・4	核酸の安定性と配列順序	196
			6・5	核酸の二重らせん構造	202
			6・6	核酸の変性と復元	210

6・7 核酸の種類	214	6・11 RNAの触媒作用, その他の作用	228
6・8 一本鎖核酸の高次構造	215	参考書	230
6・9 突然変異の誘発	217	問題	230
6・10 核タンパク	221		
7 脂 質	231		
7・1 脂肪酸	231	7・8 グリセリルエーテル	242
7・2 命名法と略号	236	7・9 テルペノイドとステロール	243
7・3 アシルグリセロール類	237	7・10 脂質の働き	243
7・4 ろ う	239	7・11 リポタンパク	245
7・5 リン脂質(ホスホリピド)	239	7・12 脂質分布の比較生化学	246
7・6 スフィンゴリピド	241	参考書	248
7・7 グリコリピド(糖脂質)	242	問題	248

第 II 部 代 謝 と 生 合 成

8. 細 胞	251		
8・1 細胞壁	255	8・8 ゴルジ体(ジクチオソーム)	271
8・2 形質膜	258	8・9 被覆小胞とエンドソーム	271
8・3 細胞核	263	8・10 ミクロボディ	272
8・4 小胞体(エンドプラスミック レティキュラム, ER)	263	8・11 細胞骨格(シトスケレトン)	274
8・5 ミトコンドリア	265	8・12 輸 送	275
8・6 クロロプラスト(葉緑体)	268	8・13 タンパク移送	278
8・7 リソソーム	270	参考書	282
		問題	283
9. 代 謝 と エ ネ ル ギ ー	284		
9・1 代謝とは	284	9・5 共役反応	295
9・2 自由エネルギー	285	9・6 ΔG と酸化還元電位	297
9・3 ΔG の測定	286	参考書	299
9・4 高エネルギー化合物	288	問題	300
10. 解 糖	301		
10・1 エネルギー源としての糖類	301	10・3 解糖の準備段階	303
10・2 解糖とアルコール発酵	302	10・4 解糖のエネルギー生成段階	307

10・5	ATPの生産と解糖の効率	…313	10・9	エネルギー充率(エネルギー チャージ)……………	329
10・6	グルコース以外の糖の代謝	…314	参考書	……………	330
10・7	解糖の逆行	……………322	問 題	……………	330
10・8	解糖の調節	……………325			
11.	糖の相互変換とペントースリン酸経路	……………331			
11・1	解糖系による合成	……………331	11・5	非酸化反応のまとめ	……………342
11・2	グルコースからの他の単糖 の合成	……………331	11・6	ホスホグルコン酸経路の 機能	……………343
11・3	多糖類の合成	……………336	11・7	Entner-Doudoroff 経路	……………344
11・4	ホスホグルコン酸経路と ペントースリン酸代謝	……………337	参考書	……………	345
			問 題	……………	345
12.	トリカルボン酸サイクル	……………346			
12・1	グルコース酸化の エネルギー論	……………347	12・5	トリカルボン酸サイクルの 調節	……………355
12・2	ピルビン酸の酸化： アセチル-CoAの生成	……………347	12・6	トリカルボン酸サイクルに よる合成	……………357
12・3	トリカルボン酸サイクル (TCA サイクル)	……………350	12・7	グリオキシル酸経路	……………359
12・4	トリカルボン酸サイクルの 意味	……………354	12・8	ミトコンドリアの隔壁	……………362
			参考書	……………	363
			問 題	……………	363
13.	脂 質 代 謝	……………364			
13・1	脂質の消化と吸収	……………365	13・11	脂肪酸合成系の細胞内所在	…386
13・2	小腸内腔	……………365	13・12	グルコース合成と脂肪酸合成 の比較	……………386
13・3	上皮細胞とキロミクロン	……………366	13・13	不飽和脂肪酸の生合成	……………387
13・4	脂肪組織	……………367	13・14	リン脂質の合成	……………390
13・5	肝 臓	……………369	13・15	コレステロールの生合成	……………392
13・6	不飽和脂肪酸の酸化	……………376	13・16	コレステロール合成の調節	…394
13・7	プロピオン酸の酸化	……………377	参考書	……………	395
13・8	ケトン体の生成	……………377	問 題	……………	395
13・9	脂肪酸の合成	……………381			
13・10	パルミチン酸からステアリ ン酸への延長……………	386			

14. 電子伝達と酸化的リン酸化	396
14・1 還元型補酵素の酸化	396
14・2 電子伝達系の構成	396
14・3 呼吸酵素系	400
14・4 酸化的リン酸化	403
14・5 電子伝達に伴うイオンの移動	404
14・6 酸化的リン酸化の機構	405
14・7 酸化的リン酸化の アンカプラーと阻害剤	407
14・8 酸化的リン酸化の エネルギー論	408
14・9 オキシゲナーゼと オキシダーゼ	412
14・10 糖類, 脂質, アミノ酸代謝 の相互関係	414
14・11 糖類, 脂質, タンパク質の 相互変化	416
14・12 ミトコンドリア膜の透過性	417
参考書	419
問 題	419
15. 光 合 成	421
15・1 光合成の規模	421
15・2 初期の研究	422
15・3 光合成器官	425
15・4 光の性質	426
15・5 クロロフィルによる光の吸収	427
15・6 エネルギー変換機構	428
15・7 非サイクル式光リン酸化	431
15・8 サイクル式光リン酸化	432
15・9 光合成細菌における電子伝達	432
15・10 炭素の経路	432
15・11 光合成の量子収率	436
15・12 C_4 経路 (Hatch-Slack 経路)	437
15・13 クロロプラストから細胞質 ソルへの ATP と NADPH の輸送	440
15・14 Calvin サイクルの調節	441
15・15 光呼吸	442
15・16 クロロプラストの機能	445
参考書	445
問 題	445
16. 窒素サイクルと硫黄サイクル	446
16・1 窒素サイクルの中間体	446
16・2 生物によらない窒素固定	447
16・3 生物による窒素固定	447
16・4 アンモニアの同化	452
16・5 硝 化	453
16・6 硝酸イオンの利用	454
16・7 硫黄サイクル	456
16・8 有機硫黄化合物の分解	459
参考書	460
問 題	460
17. 窒素化合物の代謝	461
17・1 動植物の窒素源	461
17・2 アンモニアの同化	461
17・3 動物におけるアミノ酸合成	466
17・4 アミノ酸の生合成	467
17・5 含硫アミノ酸の代謝	467
17・6 アミノ酸の分解	470

17・7 アミノ酸の代謝経路	476	17・14 ピリミジン生合成	490
17・8 尿素サイクル	477	17・15 ヌクレオシド二リン酸, 三リン酸の合成	491
17・9 窒素排泄の比較生化学	481	17・16 デオキシリボチドの生成	492
17・10 尿酸の生成	482	17・17 チミンの生合成	493
17・11 アミノ酸骨格から誘導 される生体物質	483	17・18 プリン, ピリミジンの再利用	493
17・12 ポルフィリン生合成	484	参考書	494
17・13 プリン生合成	485	問 題	495

18. 酵素による代謝調節

18・1 酵素の隔離	496	18・5 カスケード系 (多段連鎖増幅制御系)	507
18・2 分解経路と合成経路	499	参考書	510
18・3 速度因子	499	問 題	510
18・4 調節酵素の化学修飾	503		

第 III 部 遺伝子と遺伝子発現および情報高分子の代謝

19. 核 酸 の 生 成

19・1 遺伝情報の伝達経路	513	19・12 RNA の生合成	527
19・2 遺伝子工学	515	19・13 原核細胞の転写装置	528
19・3 鋳型, プライマーと 半保存型複製	516	19・14 原核細胞のプロモーター	529
19・4 DNA 複製の方向	518	19・15 転写の開始, 延長と終結	530
19・5 複製の起点	518	19・16 真核細胞の RNA ポリメラーゼ	531
19・6 DNA 複製の開始	519	19・17 真核細胞プロモーターと 調節配列	532
19・7 DNA の不連続合成	520	19・18 転写産物と RNA の プロセッシング	532
19・8 DNA 複製の終結	523	参考書	537
19・9 DNA の修飾	524	問 題	537
19・10 逆転写	524		
19・11 修復機構	525		

20. タンパク生合成

20・1 グルタミン	538	20・4 環状ペプチド	540
20・2 馬尿酸	538	20・5 タンパク合成系	541
20・3 グルタチオン	539	20・6 遺伝コード	545

20・7	メッセンジャー RNA (mRNA)	548	20・11	タンパクの化学合成	560
20・8	リボソーム	549	20・12	インスリンの生合成	560
20・9	タンパク合成	551	20・13	タンパク質の分解	563
20・10	タンパクの生体外合成	559	参考書	563	
			問 題	564	
21.	遺伝子発現の制御	565			
21・1	遺伝子発現の調節	565	21・5	翻訳調節	574
21・2	原核細胞の転写調節	565	参考書	577	
21・3	真核細胞の転写制御	571	問 題	577	
21・4	転写・翻訳協調制御: アテニュエーション	571			
22.	遺伝子組換えと非細胞生物	578			
22・1	免疫グロブリンの生合成	578	22・7	ベクターとしてのプラスミド	598
22・2	非細胞生物: ウイルス	581	22・8	遺伝子ライブラリー	601
22・3	ポリオウイルス	588	22・9	遺伝子ライブラリーの検索	603
22・4	細胞の染色体外 DNA: プラスミド	591	22・10	遺伝子クローニングと 発現の問題点	605
22・5	組換え DNA の基本	593	参考書	606	
22・6	DNA 断片のクローニング	597	問 題	606	
索 引					607

BOX 3 A	アミノ酸の両性イオン	50
BOX 3 B	アミノ酸分析	53
BOX 3 C	タンパク、ペプチドの自動アミノ酸配列決定法	66
BOX 3 D	ペプチドの固相合成	71
BOX 3 E	タンパクの電気泳動	75
BOX 3 F	ゲル電気泳動によるタンパク分子量の測定	78
BOX 4 A	固定化酵素	101
BOX 4 B	スクロース密度勾配遠心分離	111
BOX 4 C	ゲルクロマトグラフィー	112
BOX 4 D	グルコース電極	121
BOX 4 E	酵素によるタンパクの検出	122
BOX 6 A	ヌクレオシド、ヌクレオチドの互変異性とプロトン化	192
BOX 6 B	核酸のゲル電気泳動	194
BOX 6 C	DNA 塩基配列の決定	198
BOX 6 D	制限酵素とその利用	206
BOX 6 E	制限酵素による DNA 地図	208
BOX 6 F	固体担体上の分子間ハイブリッド形成	212
BOX 6 G	オリゴデオキシリボヌクレオチドの化学合成	219
BOX 7 A	脂質分析：ガスクロマトグラフィー	233
BOX 7 B	薄層クロマトグラフィー	238
BOX 12 A	Krebs のトリカルボン酸サイクル	346
BOX 14 A	単離ミトコンドリアによる NADH の酸化と酸化的リン酸化	404
BOX 14 B	カテコールアミン類の合成	412
BOX 15 A	非ヘム鉄硫黄タンパク：フェレドキシン	431
BOX 17 A	アスパラギンの生合成	463
BOX 17 B	植物によるエチレンの合成	471
BOX 17 C	アミノ酸オキシダーゼ	473
BOX 17 D	ポリアミンの合成	475
BOX 17 E	フェニルプロパノイドの生合成	483
BOX 22 A	生物の界を越えた遺伝情報の転移：細菌から植物への 自然界の遺伝子転移	594

第 I 部

生体物質の構造と機能

1

生 化 学 と は

生命現象を化学で説明するのが生化学である。本章では生化学の主要課題三つを挙げる。

まず生化学とその方法を概観する。生化学の対象はあらゆる生物とその環境、すなわち生物圏である。まず生体の働き、生体と環境の関わりを化学的に解明することの重要性を明らかにしたい。

第二に、本書は生体にとって大切な物質の構造、機能および情報に分けたが、その内容を概説する。

最後にもう一つ、生物圏に最も大量に存在し、かつ重要な物質、水を取上げる。水は量的に多いばかりでなく細胞、その環境にとっても重要で、ふつう細胞の70~90%を占める。

1・1 生化学的実体としての細胞と生物

生物圏の研究が広い意味での生物学である。生物圏に分布する生きもの、その特徴は何か。生きものには形態、増殖、分化、エネルギー変換などいくつか特性があるがそのすべての基礎にある特徴は秩序だといえよう。秩序化、つまりエントロピーを減少させるにはエネルギーが要る。生きものの特徴はエネルギーを用いて秩序をつくり出すこと、特に複雑な生物は常に行っている。今日では生きものがエネルギーを使い、いかに秩序ある構造をつくり出し秩序立った過程を進行させるか相当明らかにされたが、これは何千という生化学者の研究の成果である。化学的にこの秩序をつくり出す過程を明らかにしたことこそ、生物学に対する生化学の最大の貢献である。

生きものが他のものと大きく違うのは増殖することであろう。生きものは細胞の形をとるとらないにかかわらず、また、ライフサイクルの形式にかかわらず自分と同じ生きものをつくり出す。細胞をもつ生きものなら、細胞分裂が増殖の基本である。二