



改訂新版 生物化学

志 村 憲 助 船 津 勝
小野寺幸之進 舟 橋 三 郎
瓜 谷 郁 三 共 著



朝 倉 書 店

改訂
新版 生物化学

1976年10月30日 初版第1刷
1979年10月20日 第4刷

著者 志 村 憲 助
般 津 勝
小野寺 幸之助
舟 橋 三 郎
瓜 谷 郁 三
発行者 朝 倉 鑑 三
発行者 株式会社 朝 倉 書 店

東京都新宿区新小川町2-10
郵便番号 162
電話 03(260)0141
振替口座東京 6-8673 番

<検印省略>

©1976 〈無断複写・転載を禁ず〉
3061-860414-0032

三報社印刷・渡辺製本

序

現代の自然科学領域において、生物化学が関係する分野は一層広範囲なものとなってきた。生物学、化学、農学、医学、薬学、栄養学、食品学など、生物に直接関係する学問領域を学ぶ者にとっては、生物化学は不可欠の課程であることはいうまでもないが、さらに物理学や工学などの分野においても、生物化学の必要性は次第に広まっている。著者らは、いずれも大学学部において生物化学の講義を担当してきたが、広範な生物化学の分野の中から適切な項目を選択し、これらを限られた時間内に理解しやすく講義をすることのむずかしさを痛感していた。このようなことから、数年前に、各自の経験をもとにして、大学学部での生物化学教育に必要と判断される項目・内容を検討し、それぞれ専門とする分野を分担執筆して「生物化学」を出版した。同書は幸い多くの方々から御支持をいただき版を重ねるまでになったが、しかし、その間の生物化学分野の研究の進展は著しく、各項目にわたって補充すべき事項が少なからず目につくようになってきた。このような経過から、著者らは、新しい進歩をとり入れることと共に従来の内容を再吟味し、ここに全面的な改訂を行った。

もともと生物化学には、学問の発展過程からみて大きな2つの流れがそそぎ込まれている。1つは、古典有機化学を基礎として、生物体を構成する物質や、あるいは生物が生産する成分に関する研究を中心に発展してきたものである。他の1つは、生物の形態学から始まり、生理学、生理化学を経て生物化学へと発展してきたもので、広義の生物学を基盤とする流れである。生物化学が本質的に内蔵するこの2つの面は、生物化学を支える車の両輪のようなもので、両者をいかに統一的に結びつけるかが、生物化学にとっては、古くて常に新しい課題である。このような立場から、本書では、前半で生体の構成成分について、それらの構造と性質を中心に記述し、これらの基礎の上にたって、後半で各成分が物質代謝に果たしている役割とその機構について説明する形をとった。

本書は、大学学部学生を対象とし、教科書あるいは自習書として役立つことを意図してまとめたので、基礎的事項についてできる限り平易に説明するようにつとめたが、一方、単なる入門書とはならないように、内容的にはかなり高い程度の事項もとり入れてある。したがって、紙面の関係で説明が簡潔にならざるを得なかった部分もあるが、図や表はかなり豊富に入れたつもりであるので、講義に際しては必要に応じ補足説明をしていただければ幸いで

ある。また、学生諸氏の勉学には、巻末に各章の関連参考書類を付記しておいたので利用されたい。

本書が、これから生物化学を学ぼうとする方々にとって少しでもお役に立てば、著者らにとってこの上もない喜びである。

なお、とくに執筆に御参加願った東京大学農学部生物化学教室の原島圭二氏に厚く御礼申し上げるとともに、刊行に当たって種々尽力された朝倉書店の各位に感謝する。

1976年10月

著者一同

目 次

I. 緒 言	1
II. 水と生体 (志村 憲助)	5
1. 水の構造	6
2. 水 和	7
a. イオンの水和	7
b. 疎水性水和	9
3. 水の解離	9
4. 緩衝溶液	10
5. 水の物理化学的性質	12
III. タンパク質の化学 (船 津 勝)	14
1. アミノ酸	14
a. アミノ酸の種類と分類	14
b. アミノ酸の立体構造	18
c. アミノ酸の旋光性	19
d. アミノ酸の電離性	20
e. アミノ酸の化学的性質	22
2. ペプチド	29
a. ペプチドの構造	29
b. 天然に存在するペプチド	30
3. タンパク質	37
a. タンパク質の分類	37
b. タンパク質の構造	39
c. タンパク質の性質	52

IV. 炭水化物の化学	(小野寺幸之進) 57
1. 定義と分類	57
2. 単糖類	58
a. 単糖類の構造	58
b. 単糖類の環状構造	60
c. ハワースの式	63
d. 単糖類の立体配座	63
3. 単糖類の反応および誘導体	64
a. カルボニル基の反応	64
b. 酸化	65
c. 還元	66
d. 水酸基の反応	66
4. 特殊な単糖類および誘導体	68
a. アミノ糖	68
b. デオキシ糖	68
c. 分鎖糖	68
d. リン酸エステル	68
5. 糖の関連化合物	71
a. 糖アルコール	71
b. 環状アルコール	72
c. アスコルビン酸	72
6. 配糖体	73
7. 少糖類	76
a. 二糖類	77
b. 三糖類, 四糖類, 五糖類	78
c. 母乳の少糖類	78
8. 多糖類	78
a. 多糖類の構造	78
b. 分類	79
9. 多糖類の化学	79
a. ホモグリカン	79

b. ヘテログリカン	84
c. ポリウロニド	86
d. ムコ多糖類	87
V. 脂質の化学	(原島圭二) 91
1. 脂質の取り扱い法	91
a. 脂質の存在状態	91
b. 抽 出	94
c. クロマトグラフィー	94
d. ケン化と脂肪酸の分別	95
2. 単 純 脂 質	95
a. 中 性 脂 肪	95
b. ロ ウ	101
3. 複 合 脂 質	102
a. グリセロリン脂質	102
b. スフィンゴリピド	104
c. グリセロ糖脂質	105
d. そ の 他	105
4. イソプレノイド	106
a. モノテルペノイド	107
b. セスキテルペノイド	107
c. ジテルペノイド	107
d. トリテルペノイド	108
e. テトラテルペノイド	112
f. ポリイソプレノイドアルコール	113
5. 脂溶性ビタミン	114
a. ビタミンA	114
b. ビタミンD	114
c. ビタミンE	115
d. ビタミンK	115
6. プロスタグランジン	116

VI. 核酸の化学	(瓜谷郁三)	117
1. 核酸の加水分解生成物		118
a. 塩基成分		118
b. ペントース成分		119
c. ヌクレオシド		120
d. モヌクレオチド		120
2. リボ核酸の構造		122
a. リボヌクレオチドの組成		122
b. リボヌクレオチド相互の結合様式		123
c. リボヌクレオチド配列順位		124
d. 立体構造		125
3. デオキシリボ核酸の構造		126
a. デオキシリボヌクレオチドの組成		126
b. デオキシリボヌクレオチド相互の結合様式		127
c. 立体構造		127
VII. 酵 素	(船津 勝)	130
1. 酵素の触媒としての性質		130
a. 生化学反応の平衡と酵素		131
b. 活性化エネルギーと酵素		131
c. 特 異 性		131
2. 酵素反応の速度		132
a. 酵素濃度の影響		132
b. 基質濃度の影響		134
c. 反応溶液の pH の影響		137
d. 温度の影響		138
e. 酵 素 単 位		139
3. 酵素の命名と分類		139
4. 酵素の構造と活性に関連する基本的概念		140
5. 補 酵 素		143
a. 酸化還元反応の補酵素		143

b. 基の転移反応の補酵素	146
6. 酵素活性の調節	151
a. 酵素の質（活性）の制御	151
b. 酵素の量（濃度）の制御	160
VII. 細胞・生体膜	(瓜谷 郁三) 167
1. 細胞	167
a. 細胞有形体	167
b. 細胞小器官の分離	168
c. 細胞小器官の機能	169
2. 生体膜	171
a. 生体膜の分離と化学的組成	171
b. 生体膜の構造	171
c. 生体膜の機能	173
VIII. 炭水化物代謝およびエネルギー代謝	175
1. 光合成	(小野寺幸之進) 175
a. 明反応	175
b. クロロフィル	176
c. PS I と PS II の機能	177
d. CO_2 の還元	177
2. 単糖類の生合成	180
a. アルドラーゼによる生合成	180
b. トランスケトラーゼによる生合成	181
c. イソメラーゼによる転換	181
d. エピメラーゼによる転換	181
3. 少糖類の生合成	181
a. シュクロース	182
b. ラクトース	182
c. マルトースおよびセロビオース	182
d. 三糖類および四糖類	182

4. 多糖類の生成	183
a. アミロースの生成	183
b. アミロペクチンの生成	184
c. グリコーゲンの生成	185
d. 糖ヌクレオチドをグリコシル基供与体とする生成	185
5. 呼 吸	(瓜 谷 郁 三) 187
a. 呼吸の生化学的意味	187
b. 呼吸の代謝経路とその生化学的意味	188
X. 脂質の代謝	(舟 橋 三 郎) 203
1. 脂肪酸の酸化	203
a. 古典的 β -酸化説	203
b. 活性酢酸とアセチルコエンチーム A	204
c. 脂肪酸回路	207
d. 奇数炭素脂肪酸の酸化	209
e. α -および ω -酸化	210
2. 脂肪酸の生成	211
a. アセチル CoA からの飽和脂肪酸の生成	211
b. 不飽和脂肪酸の生成	215
3. トリグリセリドとグリセロリン脂質の代謝	218
a. 脂肪の消化, 吸収	218
b. 小腸粘膜におけるトリグリセリドの再合成	219
c. 肝臓, 脂肪組織におけるトリグリセリドおよびグリセロリン脂質の合成	219
d. スフィンゴシンの生成	221
4. イソプレノイドの生成	222
a. ステロールの生成	222
b. カロチノイド, テルペン類の生成経路	227
XI. タンパク質の代謝	(志 村 憲 助) 228
1. アミノ酸の代謝	228
a. アミノ酸の吸収	228

b. アミノ酸の一般代謝	230
c. アミノ酸代謝とビタミン B ₆	234
d. 各アミノ酸の代謝	237
2. タンパク質の生合成	251
a. 生体内でのタンパク質の生成現象	251
b. ペプチド結合生成の基本反応	252
c. アミノ酸の活性化	254
d. 転移リボ核酸	255
e. タンパク質合成の場	257
f. ペプチドの合成反応	260
g. アミノ酸のコード	263
3. タンパク質生合成の調節	265
a. 酵素タンパク質合成の調節	266
b. 真核細胞でのタンパク質生合成の調節	270
XII. 核酸の代謝	(志村 憲助) 273
1. スクレオチドの代謝	273
a. ピリミジンスクレオチドの生合成	273
b. プリンスクレオチドの生合成	274
c. デオキシリボスクレオチドの生成	275
d. スクレオチドの分解	277
e. プリン塩基の分解	277
f. ピリミジン塩基の分解	278
2. 核酸の生合成	278
a. DNA の生合成	279
b. RNA の生合成	283
XIII. 無機物質	(瓜谷 郁三) 287
1. 比較的弱く有機物質と結合する元素の生化学的作用	288
a. 基質として作用を受ける場合	288
b. 酵素や細胞小器官の構造変化にはたらく場合	288

c. 酵素のアクチベーターとしてはたらく場合	289
d. 具体的諸例	293
2. 比較的強く有機物質と結合する元素の生化学的作用	293
 XIV. ホルモン	294
1. 副腎髄質ホルモン (志村憲助)	295
2. 副腎皮質ホルモン	295
3. 甲状腺ホルモン	296
4. 副甲状腺ホルモン	297
5. 膵臓ホルモン	298
a. インシュリン	298
b. グルカゴン	298
6. 脳下垂体ホルモン	299
a. 前葉ホルモン	299
b. 中葉ホルモン	301
c. 後葉ホルモン	301
7. 性ホルモン	301
a. 男性ホルモン	301
b. 女性ホルモン	302
8. 植物ホルモン (瓜谷郁三)	303
a. オーキシシン	304
b. ジベレリン	304
c. サイトカイニン	305
d. アブサイシン酸	306
e. エチレン	306
9. 昆虫ホルモン (志村憲助)	307
a. 脱皮ホルモン	308
b. 幼若ホルモン	308
c. 脳ホルモン	309
参 考 書	311
索 引	315

I. 緒 言

生物化学は、化学的立場から生命現象を解明することを目的とする科学である。すなわち、生物を構成している物質の構造と機能とを明らかにし、さらに、生体成分の合成と変換、エネルギー代謝、これらの過程に含まれる生化学的反応制御の機構、さらには生体膜、細胞小器官また細胞への分子集合とそれにとりもなう機能発現などを究明することによって、生命現象の本質を明らかにしようとする学問である。

生物の細胞は、種々の有機および無機化合物を含み、細胞の微細構造は非常に複雑である。しかし、その基本的な物質は水と炭素化合物であり、生物体は水を溶媒とする炭素化合物のゾルとゲルとからできていると考えることができる。しかし、生物にとって重要なものは、生きる生体膜は脂質を含み、疎水場を与えていることに注意する必要がある。

生物体を構成する基本的な素材はすべての生物に共通であり、アミノ酸、単糖類、脂肪酸、ヌクレオチドなどの炭素化合物で、その種類も限定されている。

これらの素材は、縮合反応すなわち1分子の水を失って結合するという単純な形式に従って、高分子の化合物をつくる。高分子生成に関してみられる特徴の1つは結合反応の反復性である。アミノ酸が繰り返し結合することによってタンパク質が、糖の反復結合によって多糖類が、また、ヌクレオチドから同様に核酸が生成する。生体高分子の第2の特徴は一定の構造をもっていることである。このことは、1つの種類のタンパク質を例にとればわかることである。低分子化合物の場合と同じように、高分子化合物の機能もその構造とくに立体構造に依存しているので、1つの種類の高分子は常に一定の機能をもつことになる。高分子化合物は生物体の構造を維持したり、貯蔵物質として役立つために必要であるばかりではなく、多くの高分子化合物は生理的な機能を持ち、その機能によって生命現象発現に重要な役割をはたしている。

生理的機能に関して重要な低分子化合物も多数含まれている。ホルモン、ビタミンのほかエネルギー代謝において重要な役割をもっているアデノシン-5'-三リン酸(ATP)やニコチン酸アミドアデニジヌクレオチド(NAD)などである。ホルモンには生物の種の違いによる特異性がみられるが、ビタミンにはかなりの普遍性がある。ATP、NADなどはすべて

の生物に共通している。

以上のような各種生体成分を生物体から分離・精製し、その構造を明らかにし、さらに構造と機能との関連を究明することは、生物化学の重要な研究分野である。多数の生体成分がこの線にそって解明されている。とくに近來、クロマトグラフィー、超遠心分離、電気泳動、紫外線および赤外線スペクトル分析、蛍光分析、X線解析、旋光分散、核磁気共鳴などの物理的手法の導入によって、多くの高分子化合物の単離とその構造分析が行われ、ミオグロビン、リゾチームなど、タンパク質、あるいは転移RNAのような核酸の立体構造まで明らかにされるに至った。多糖類、脂質などの構造研究も今日の重要な研究課題である。またこれら化合物が複合体として存在する際の相互作用の性質の解明も進められている。このことが生体膜の形成、構造および機能を解く鍵ともなるからである。

生物体内では、多くの化学反応が行われており、そのほとんどすべてが、酵素によって触媒される反応である。生物界には同じ機能をもった酵素が広く分布し、生物のいかんを問わず、同一物質は、基本的には機能的に同じ酵素によって触媒され、同じ化学反応を起こしている。すでに述べたように、すべての生物の構成物質は基本的には同じであるので、物質生化学の上では生物はすべて同じと考えることができる。また、細胞機能の基礎となる基本的な生化学反応は、高等動物から植物、微生物に至るまで、同じ形式に従って起こっている。もちろん、緑葉植物のみにみられる光合成反応や、種特異性につながるいろいろの生合成反応など、生物の種類によって異なる生化学反応があるが、細胞のもつ同じ機能は、原理的には同一の生化学反応によって発現されている。

このような概念は、すでにベルナール (Bernard) やパストゥール (Pasteur) により、古くから漠然とではあるが得られていたもので、その後、筋収縮における乳酸の生成とイーストのアルコール発酵とが、同じ反応過程によって起こるというマイヤホーフ (Meyerhof) の研究によっていっそう明確なものとなった。この概念は現代生化学のバックボーンである。

生化学反応は、2つの方向に大別することができる。その1つは、エネルギーの生物界への取り込みおよびその転換反応、ならびに生物界への炭素の取り込み反応である。他の1つは、この獲得され転換されたエネルギーを利用して、生物体の構造と機能とを維持するための反応である。前者は、植物のような自給栄養的生物に特有の反応である。

生物界のエネルギーの根源は太陽の光のエネルギーである。この光のエネルギーを化学エネルギーに転換して生物界に取り込むのは植物である。取り込まれたエネルギーは、電子に与えられ、励起された電子は、炭水化物その他の炭素化合物のなかに、二酸化炭素を還元することによりたくわえられる。このエネルギー転換に2つの重要な過程が共役している。す

なわち、酸素の発生と生物界への炭素の取り込みである。炭素の根源は、いうまでもないが大気中の二酸化炭素である。

植物は、このエネルギーと炭素を用い自分自身の代謝を営み、その構造と機能を維持する（自給栄養的代謝, autotrophic metabolism）が、同時に、このエネルギーと炭素は、動物や多くの微生物の生命維持のために提供される。動物は植物がつくった炭素化合物を摂取し、これを代謝して動物体の構造と生命とを維持するに必要な、物質とエネルギーを獲得している（他給栄養的代謝, heterotrophic metabolism）。

炭素化合物からのエネルギーの放出は酸化反応によって行われる。光合成の結果、植物によって大気中に放出された酸素は動植物体内に取り込まれ、生物体内における酸化反応を可能にする。これを呼吸とよんでいる。

炭素化合物の酸化すなわち酸素との結合はいわゆる燃焼である。空気中では、燃焼により化学エネルギーはすべて熱エネルギーとして放出される。ラボアジエ（Lavoisier）は、生物体内でも原理的には同じ過程によって化学エネルギーが放出されるとし、生物体を、一種の燃焼炉、あるいは化学的熱機関であると考えた。しかし生物体内での燃焼は、空気中におけるように、急激な酸化反応としては起こらない。空気中でも生物体内でも1つの炭素化合物が発生しうるエネルギー量はまったく同じであるが、生物体内では、炭素化合物の酸化は種々の電子伝達系による脱水素反応の形式で段階的に進行する点が、空気中の酸化と異なっている。一方、その反応により炭素化合物から取り出されたエネルギーは、すべて熱エネルギーとして放散されるのではなく、その大半はATPのなかに自由エネルギーとして保存される。ATPはすべての生物にとって活用されるエネルギー源である。

生物体内で起こる1つ1つの化学反応は、必ずしも生体内でないと起こらないという特殊な反応ではないが、実は生物に固有の制御機構の支配下にあることは注目されてよい。生化学反応の制御は、反応を触媒する酵素の機能を質的に、また量的に調節することによって行われる。酵素の生合成の場における制御機構、活性の促進と阻害、酵素前駆体の存在とその活性化などいろいろの制御機構がはたらいっている。ビタミンやホルモンも酵素との関連においてその生理作用が理解されている。ビタミンは、補酵素の構成に関与し、またホルモンについては、現在生化学的見地から研究がさかんに行われているが、酵素の活性化に関係するという知見が二、三得られている。一方、細胞内には、選択的に物質を透過する生体膜が存在したり、機能の異なる各種細胞小器官が存在することもまた、生物がもつ制御機構に寄与している。

このような制御機構によって組み合わされた生化学反応系は、さらに合わさって、多数の

物質代謝の流れを形成し、環境の変化にも適応しうることとなり、また各種の生命現象の発現に結びついていくものと考えられる。この意味で、生化学反応の制御と組織化が生命の本質であると考えることができよう。

また、遺伝子の本態はデオキシリボ核酸 (DNA) であり、生命は DNA によって受け継がれる。一方 DNA がもつ遺伝情報はメッセンジャー RNA に伝えられ、リボソームとよばれる細胞質の顆粒上で特定のタンパク質が合成される。このようにして生命はタンパク質によって発現されることとなる。

基礎および応用にまたがる生物化学の進歩は、生物学の各種領域と化学、物理学の進歩に負うところが多く、これらの学問と強く結びついている。また、その知識と研究方法は、生理学、遺伝学をはじめとする生物学にその分子的基礎を提供しているが、一方では、物理的科学の発展に寄与している。このような意味で、生物化学は、物理的科学と生物的科学との橋渡しの役割を演じていることになる。さらにまた見のがしえないことは、生物化学が農学、医学などの応用的分野から多くの研究課題が提供され、それによって発展した面が多いことである。したがってその成果は応用的諸科学にも大いに役立っている。