

生化学の基礎

第4版

M. YUDKIN · R. OFFORD 著

岩井浩一 訳

東京化学同人

生化学の基礎

—第4版—

M. YUDKIN · R. OFFORD 著

岩井浩一訳

東京化学同人

岩 井 浩 一

1921年 岐阜県に生まれる
1944年 東京大学理学部 卒
現 群馬大学内分泌研究所 教授
専攻 生物化学
理学博士

第1版 第1刷 1962年12月15日 発行
第2版 第1刷 1969年5月1日 発行
第3版 第1刷 1975年8月25日 発行
第4版 第1刷 1983年4月5日 発行

生 化 学 の 基 礎 (第4版)

© 1983

訳 者 岩 井 浩 一

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

Printed in Japan

第4版まえがき

“A Guidebook to Biochemistry”の前の版を書いてから10年が過ぎたが、この学問はその間に以前のどの10年間とも同様に重要な進歩をとげた。生化学のある分野では細部の補充や微細な訂正があったにすぎないが、他の分野では以前の考えを全面的に変えさせた諸発見があった。

入門書の著者にとって、これらの変化に由来する諸問題は大部な包括的教科書の著者以上に厳しい。そこで、新しい諸結果の意義を評価して入門書の中のどこに入れるかを決めねばならなかった。一方で不適當に保守的であり、他方で流行に走る危険を避けるよう努めた。この版では本文を大きく書きかえたけれども、本書の構成は1971年版とほぼ同じにした——もともと、細胞生物学のまったく新しい章を加え、調節の重要な問題を含めるために一節を設けたが——きっと読者の中にはあれやこれやの問題にもっと紙面を当てなかったことを残念がるものもあろう。そういう読者には遺憾の意を表すが、本書の大きさだと、正当な均衡を保つのに最善を尽したとだけはいえる。

生化学は実験の学問であって、ここで述べる事実や考えのすべてが結局は実験室の仕事に由来するものであることを強調したい。しかし入門書の紙面の範囲内で、実験のことを述べても適當ではなかったろう。代わりに、もっと大部で完全な生化学の教科書がたくさんある。たとえば、Lehningerの“Biochemistry”や、Stryerの“Biochemistry”や、われわれ自身の“Comprehensive Biochemistry”がある。

本書の前の版に与えられた親切な受入れに大いに激励されたが、この新版も同様に受入れられることを望んでいる。

1980年3月

M. D. Y.
R. E. O.

謝 辞

図3・6と図5・5・1は本書のために ARGUS 計算機により特別に描かれたもので、プログラムを組み、機械を操作された A. C. T. North 教授に深く感謝する。図4・4と図6・1は R. E. Dickerson と I. Geis の “The Structure and Action of Proteins” (Harper and Row) から引用した。図3・4に使った透視画は、同著者らがその本の図として作成したものから採った。表3・1のアミノ酸側鎖の図もそうである(表の配列はわれわれ自身によるものであるが)。図3・3は L. Pauling の “The Nature of the Chemical Bond” (Cornell University Press) からである。図6・2は J. N. Davidson の “The Biochemistry of the Nucleic Acids” (Methuen) と M. F. H. Wilkins *et al.*, *Nature*, **175**, 834(1955) とから引用した。図6・8は D. L. D. Caspar による図を J. N. Davidson (同上) が引用したものである。図6・17は “Cell Membranes” (G. Weissman 編, HP Publishing Co., New York), p. 53 の Bunji Tagawa による図の写しではないが、それに示唆されたものである。

上記の著作権資料の使用に対して著者と出版社に感謝する。また、われわれの “Comprehensible Biochemistry” (米国では Houghton Mifflin Co. 出版の “Biochemistry”) から図6・18と本文の数項目の使用に同意された Longman 社に感謝する。

第3版に対する評言と訂正を寄書された方々の全部、特に本書全体にわたる一覧表を親切にも送って下さった R. N. Campagne 博士と H. B. F. Dixon 博士に厚く感謝する。

新版の全製作過程を通じ校正に格別な配慮と熟練を示された Cambridge University Press の Steven Gardiner 氏とその同僚諸氏に感謝したい。

訳者まえがき

この本の題名は、原著の“A Guidebook to Biochemistry”に従って“生化学の基礎”としたが、内心では“生命科学の基礎”でもよいと思っている。

生命科学の基礎的専門分野には、古くからの生物学や生化学のほかに、新しいものに細胞生物学や分子生物学や生物物理学などがある。本書の第I部では生体高分子をめぐる物質生化学と生物物理学を取扱い、第II部で生体エネルギーと生体物質の代謝生化学を扱い、第III部は遺伝現象の仕組みについての分子生物学、第IV部は細胞生物学と細胞機能調節の仕組みを取扱っている。このように、この本の目指す生化学は、古くからの生化学ではなく、“新しい生化学”であって、これこそ生命科学の基礎だといいたいのである。

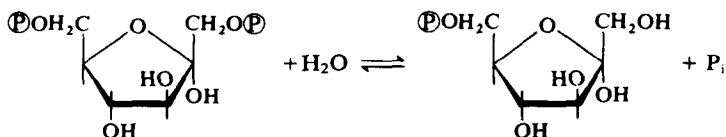
このような新しい生化学の概念をこの小冊子に盛るのに原著者の注いだ努力と工夫は、第1章の序言に述べられている。また一部は、第4版まえがきからもうかがえる。この本は、総合的であることを意図せず、枝葉末節を切捨て、新しい生化学の根幹だけを簡潔明快に解説している。これこそ、日進月歩の現代生化学にふさわしい教科書であって、入門書としてはこれで十分だと思う。どのように枝を伸ばし葉を茂らせるかは、読者にまかされているのである。この訳書が新しい生化学の理解と発展に役立てば、これに過ぎる幸せはない。

終わりに、本書の製作を担当された小沢美奈子、村上正弘、道脇光子の諸氏に心から感謝する。

1983年2月

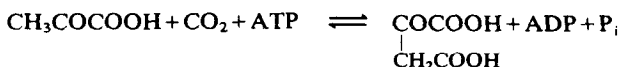
岩井浩一

という反応（リン酸基のイオン化はすでに無視されている）は p. 155 でつぎのように書いてある。

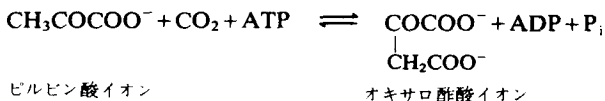


このように規定すると、反応を書くのが速くなるのは別として、基質や生成物として H_3PO_4 と書き、そんなに多くの生化学反応が強酸を使ったり生成したりしている、という印象をもはや与えないですむのである。

イオン化平衡を無視する結果として、反応式は H や OH 基に関して常に釣り合っているとは限らない。そこで、もしイオン化を無視しないとすれば、p. 131 の式はそこに書いてあるような



よりも、むしろつぎのようになろう。



イオン化を無視しない式では、左側からプロトンが1個失われることに気付くであろう。そのことを式に書かないのは、それが主反応の機構に関与しているという印象を与えるといけないからである。

可逆反応は通常のように \rightleftharpoons と書く。

全般の反応体系が連結された反応を含む場合には (p. 91 参照), Baldwin 表記法



を使うと便利ながとときどきあった。この表記法は、その反応体系が構造的に不可逆であることを意味するつもりはない。逆反応のための矢印を書くことはできても、不格好なのである。

目 次

| | |
|--------------------------------------------------|------------|
| 1. 序 言 | 1 |
| I. 高分子の構造と機能 | 3 |
| 2. 高分子序論 | 5 |
| 3. タンパク質の構造 | 14 |
| 4. タンパク質の機能 I | 28 |
| 5. タンパク質の機能 II: 酵素 | 42 |
| 6. 核酸・多糖・脂質 | 51 |
| II. 代 謝 | 83 |
| 7. エネルギーと生化学反応 | 85 |
| 8. 酸化経路と酸化的リン酸化 | 99 |
| 9. 中間代謝序論 | 111 |
| 10. ATP の合成: 解糖 | 117 |
| 11. ATP の合成: Krebs 回路 | 125 |
| 12. ATP の合成: 脂肪の分解 | 132 |
| 13. ATP と NADPH_2 の合成: ペントースリン酸経路 | 137 |
| 14. ATP と NADPH_2 の合成: 光合成の明反応 | 143 |
| 15. ATP と NADPH_2 の使用: 多糖の合成 | 147 |
| 16. ATP と NADPH_2 の使用: 脂肪の合成 | 159 |
| 17. アミノ酸代謝 | 164 |
| III. 分子遺伝学とタンパク質合成 | 173 |
| 18. 遺伝学の分子的基礎 | 175 |
| 19. DNA および RNA の合成 | 181 |
| 20. タンパク質の合成 | 194 |

| | |
|--------------------------|-----|
| IV. 区画分けと調節 | 205 |
| 21. 細胞と膜輸送 | 207 |
| 22. 酵素合成の制御 | 219 |
| 23. 酵素活性の制御・ホルモン序論 | 228 |
| | |
| 索引 | 235 |

1

序 言

生化学の本を書くときの一番のむずかしさは、章の順序を決めることにある。数学のような線状の科目では、高級な概念の学習は初級の概念の理解しだいである。そこには学習順序というものがあり、数学の本はその順序を固守することになる。対照的に、生化学は環状の科目であって、一面を学べば他の多くの面をも照らすことになる。生化学の本の著者は、この科目のこういう特徴に由来する難点を最小限にするよう、あらゆる手段を尽くすべきだと思われる。

この本では、そういう難点を克服する試みがいくつかなされている。まず第一に、入門書というものは、その分野の際立った特徴をほんの少しだけ読者に紹介する意図のものである。この本は総合的であることを意図していない。教科書には（初歩的な教科書でも）通常載っている多くの話題をここでは省略した。ほんの二、三の例をあげれば、実験法の考察、酵素反応速度論の説明、いくつかの重要な合成反応（たとえば尿素の合成）への言及を一切省略した。意図したのは、非常に重要な生化学的概念をいくつか紹介し、例示し、考察することである。こういう取扱いに最適の話題を選ぶのに、教材の選択が独断的にみえることもいとわなかった。

この科目の環状性に対処する第二の試みは、本書の区切りのところで基本的な考えを手引きしたことである。生体の高分子構成成分の説明にはいる2章では、高分子の構造を維持している力について述べる。中間代謝の説明にはいる7章では、代謝反応での自由エネルギーの流れについて述べる。情報高

分子の合成と調節の説明にはいる 18 章では、遺伝物質(DNA)とそれがどんなタンパク質を合成するかを決める機能について述べる。

こうして本書は、生きものの特徴的化合物である高分子の考察で始まり、それで終わるのであるが、これこそ当面するこの科目の環状性の一例である。さらに、この環状性の科目の特徴を本の上に具現するのに使ったもう一つの手段は、相互参照の汎用である。後ばかりでなく前をも参照させている。そして読者がこの科目に入門するのを助ける最後の試みは、このような相互参照とも関連があるが、本書を読み終わったらすぐに、初めにもどってもう一度読むよう、希望を述べることである。

I

高分子の構造と機能

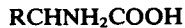


2

高分子序論

生きものの特徴は、いくつかの部類の巨大分子の特殊な諸性質に頼っていることである。これらの部類のうちでタンパク質、核酸、多糖類は特に目立っている。これらが受持つ機能のきわめて多様なことの必然の結果として三者には相違があり、そのため一見不明確ではあるが、三者には共通の構成原理がある。

主要な共通点は、三者がすべて縮合、つまり低分子が水を放って結合すること、により形成される鎖状重合体だということである。それぞれの場合に低分子は同族体が使われる。タンパク質はアミノ酸からなる。アミノ酸の一般式はつぎのとおりで (3章参照)、



アミノ基とカルボキシル基との間の縮合によって重合する。アミノ酸 (結合したものはアミノ酸残基という) の間にできる結合はペプチド結合と呼ばれる (図 2・1)。遊離のアミノ基をもつ鎖端をアミノ末端と呼び、カルボキシル基をもつ方をカルボキシル末端という。

同様に核酸はヌクレオチドからなる。ヌクレオチドの一般式は



で (6章参照)。一つのヌクレオチドのリン酸基と隣のヌクレオチドのペントースの $-\text{OH}$ 基との間の縮合によって結合する (図 2・2)。ヌクレオチド残基間の結合はホスホジエステル結合と呼ばれる。鎖の一端には 3' 位が結合に関与していないペントースがあり、他端には 5' 位が関与していないペントー

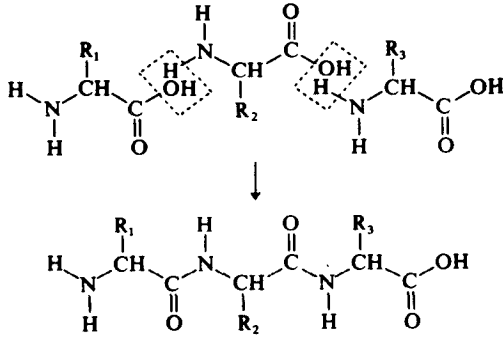


図 2・1 ペプチド結合，左端がアミノ末端

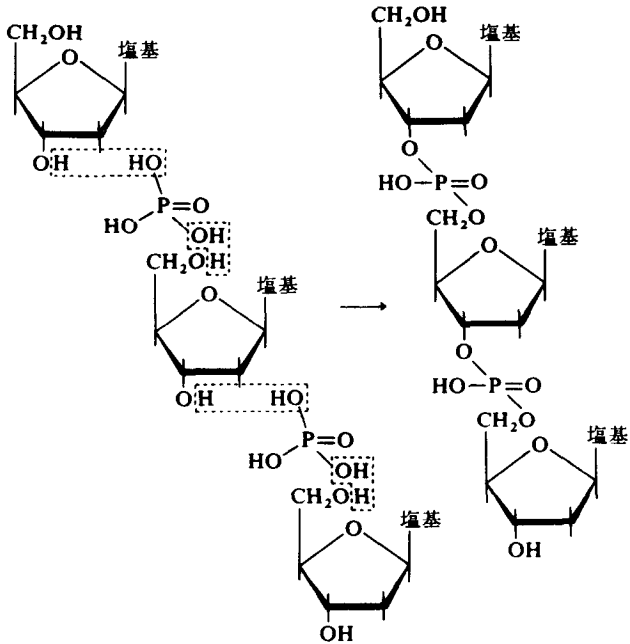


図 2・2 ホスホジエステル結合，図の上端が鎖の 5' 末端

スがある。これらの末端をそれぞれ3'末端および5'末端という。

多糖類は—OH基で縮合した単糖(6章)からなる。単糖残基間にできる結合はグリコシド結合と呼ばれる(図2・3)。グリコシド結合の特徴は、一方の

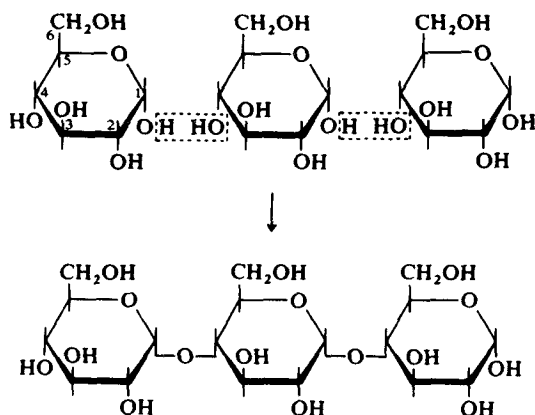


図2・3 グリコシド結合。右端が還元末端

単糖のC-1の—OH基が結合に関与していることで、他の—OH基は他方の単糖のどの炭素原子のものでよい。いずれのグリコシド結合にもC-1の—OH基が必要なので、鎖の一方の端だけに1位が結合していない単糖があり、鎖の他方の端には常に1位が隣の単糖に結合した単糖がくることになる。未結合の1位には還元性があるので、これらの両端はそれぞれ還元末端および非還元末端と呼ばれる。

これらの各例では枝分かれのない重合体が形成されていることに気がつくであろう。しかし橋かけ結合の機会はおのおの場合に(少なくとも理論的には)ある。タンパク質では、アミノ酸の側鎖に橋かけ結合反応にあずかることのできる基をもつものがある。実際に橋かけ結合が生じるのは可能な場合のうちのごく一部だけであって(p.31参照)、普通のタンパク質ではペプチド型の結合の形成によって橋かけ結合することはない。橋かけ結合ができれば、必ずそこで鎖が枝分かれしたり継ぎ合わされたりする。核酸では、そのペントースの種類によって—OH基が図示の二つ以外にもあるので、理論的には鎖の枝分かれや継ぎ合わせの可能性がある。しかし実際には存在しないようである。他方、多糖類はたいへんしばしば枝分かれしている。6章でみる