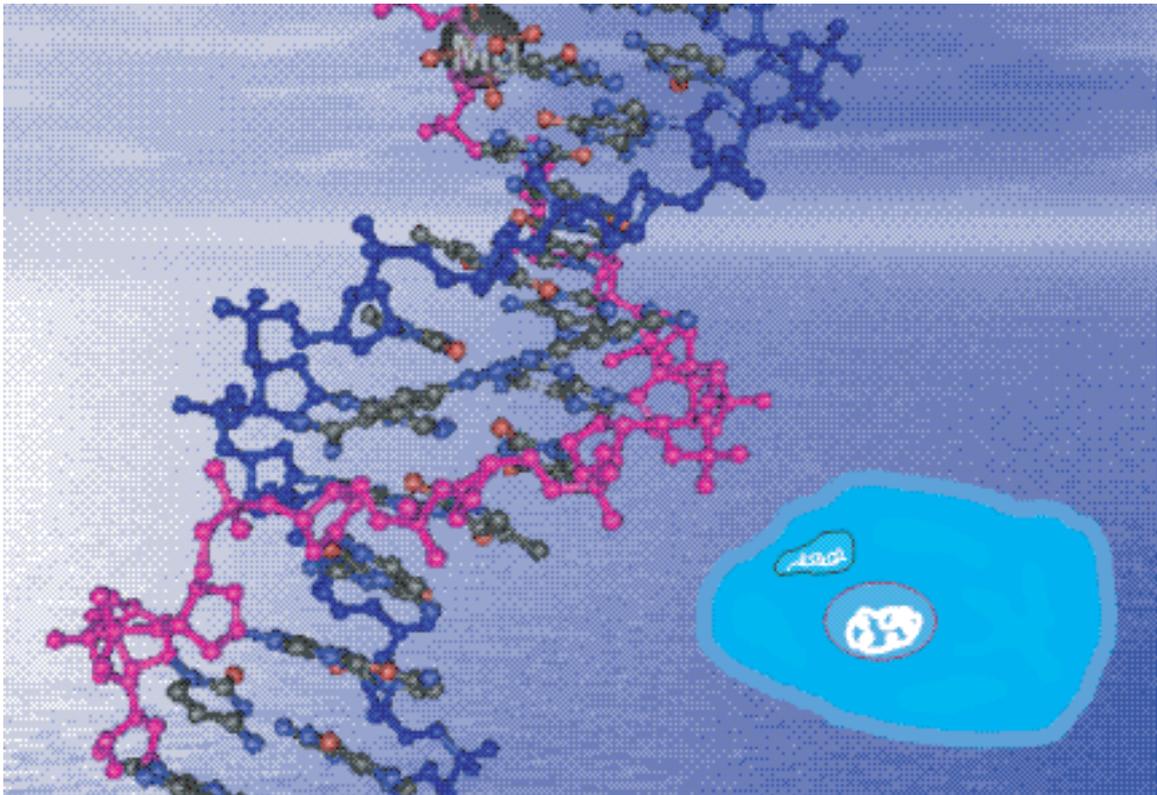


膜の構造と機能



慶應義塾大学環境情報学部・基礎分子生物学 3

平成 19 年 11 月 19 日

本テキストを利用するに当たっての注意

本テキストは慶應義塾大学湘南藤沢キャンパス (SFC) で行われている基礎分子生物学 3 の履修者有志によって作成されたものです。生物学の専門家によって作成されたものではありませんので、重要なポイントについては元となった書籍「Essential 細胞生物学 (原著第 2 版)」[1] でしっかり確認して下さい。

ただ学生が作成したものとはいえ、独自に作成した豊富な図を用いて初学者の視点から分子生物学を分かりやすく解説することを試んでいます。

また本テキストはウィキ (Wiki) 方式で毎年履修者によって改良され、どんどん良い物になってゆくでしょう。本テキストを受動的に利用するのではなく、ぜひ執筆活動に積極的に参加する姿勢で利用して頂きたいと思います。

Saito R.



目次

1	膜の役割と基本構造	4
2	脂質二重層の流動性と非対称性	4
3	膜タンパクの構造と膜への結合	5
4	膜輸送の原理	7
5	イオンチャネルのイオン選択性	10
6	神経細胞のイオンチャネルとシグナル伝達	11
7	糖と脂肪の分解	13
8	クエン酸回路と電子伝達系	16
9	食物の備蓄と利用	17
10	ミトコンドリアの4つの区画とその役割	18
11	葉緑体の区画	18
12	光合成による ATP、NADPH の生成	19

1 膜の役割と基本構造

膜は細胞の内容物を入れる容器の役割を果たすもので、細胞が生きてゆく上で欠かせない物質です。化学的には膜の正体は脂質二重層であり、厚さは約 5nm です¹。細菌では細胞膜が唯一の膜ですが、真核生物には細胞内区間を仕切る細胞内膜も存在します。細胞膜には多数の膜タンパク質が存在しており、

1. 無秩序な細胞外部液の流入、細胞内部液の流出の防止
2. 栄養物の取り込み
3. 老廃物の排出
4. 外界の刺激に対する応答
5. 細胞の運動

を行うことが可能です。

図 1 に示すように、脂質二重層は親水性の頭部と、疎水性の尾部でできています (両親媒性)。親水性の頭部は水に引き寄せられ、疎水性の尾部は水を避けて他の疎水性分子と会合しようとする性質があります。この 2 つの性質をちょうど満たす構造が脂質二重層で、頭部が外側に出て水分子と接しており、尾部が内側に入っています。脂質二重層に末端があると、尾部が水分子と接してしまうことになるので、それを避ける構造、つまり丸まった構造が安定したものになり、これがまさに細胞膜が丸まる原理です。

生体内で最も多く存在する膜脂質はリン脂質であり、親水性の頭部とそれ以外の部分がリン酸基を介して結合しています。

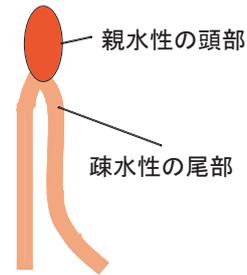


図 1: 膜を作る脂質分子

2 脂質二重層の流動性と非対称性

細胞膜中の個々の分子の並び順はほぼ一定というイメージがあるかも知れませんが、実際には細胞膜を構成する脂質分子は自由に動きまわることができます。脂質分子がどの程度の速さで動き回れるかは温度などに依存しますが、場合によっては、大型の細胞膜全体 (2 μ m) にほぼ 1 秒で拡散することが可能なのです。また脂質分子は細胞質?細胞外の方向を軸として回転することが可能で、多い場合は毎秒 30,000 回転にも達します。しかしながら、細胞質側の脂質分子が細胞外側に移ったり、また逆に細胞外側の脂質分子が細胞質側に移ったりする現象は自発的にはほとんど起こりません。リン脂質分子の流動性を決める要因はいくつかあります。まずは炭化水素鎖の長さで、短いとそれ同士の相互作用が少なくなり、流動性が増します。次に、炭化水素尾部の二重結合の数 (不飽和度) で、これが多いと、尾部をきっちり並べるのは難しくなり、流動性が増します。そして、コレステ

¹ 15×10^{-9} m、原子ほぼ 50 個分に相当する。

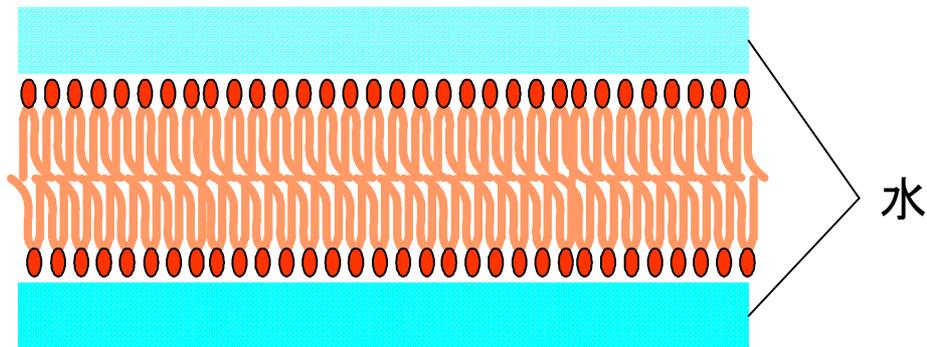


図 2: 脂質二重層

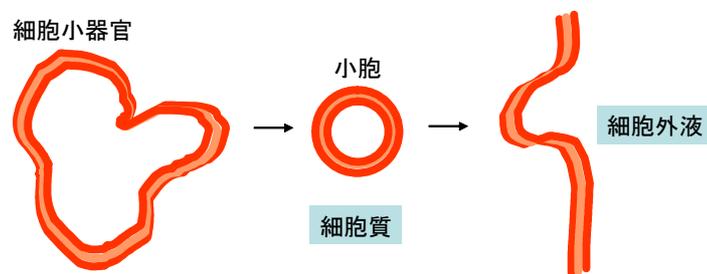


図 3: 膜の合成

ロールは不飽和炭化水素鎖の尾部の折れ曲がりによって生じたリン脂質分子間の隙間を埋め、流動性を低下させます。

新しい膜の合成はほとんど小胞体 (ER) で行われ、細胞小器官から出芽した小胞が細胞質を移動し、細胞膜に取り込まれます (図 3)。このとき、細胞質に向いている側の脂質層は常に一定です。膜の合成過程では、小胞体の内腔にて、脂質はまず膜の細胞質側に取り込まれ、フリッパーゼによって一部は細胞外部側へ運ばれます。フリッパーゼにはリン脂質の選択性があるため、脂質二重層の非対称性が生まれます。ゴルジ体内の酵素群は細胞質と接していない側の膜だけに糖残基を付加するため、これも非対称性を生む要因となります。

3 膜タンパクの構造と膜への結合

膜タンパク質は膜に結合したタンパク質、もしくは膜と連動しているタンパク質を指し、膜の機能のほとんどは膜タンパク質が担っています。膜タンパク質の機能は図 4 に示すように主に、細胞内外への分子の輸送、他のタンパク質の膜付近への固定、細胞外からのシグナルの受容、そして代謝です。

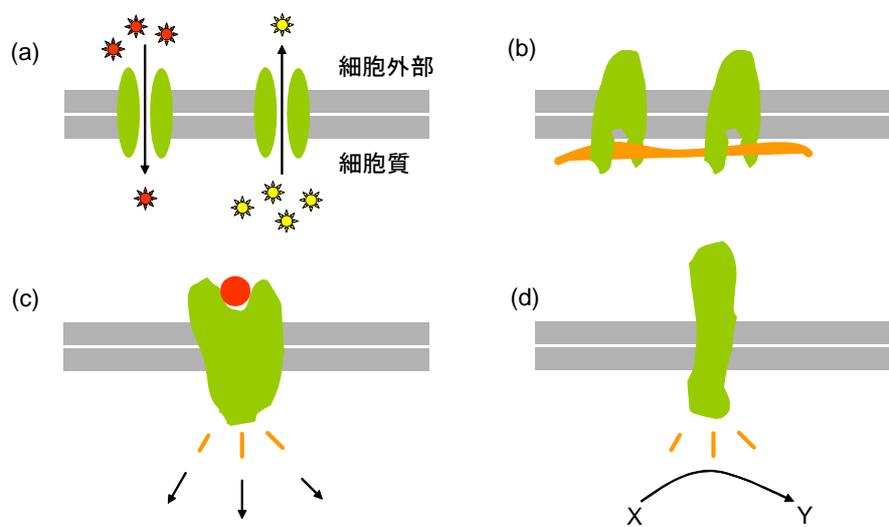


図 4: 膜タンパクの様々な機能

膜タンパク質が持つ機能のうち、主なものを4つ図示した。(a) 輸送体、(b) 連結体、(c) 受容体、(d) 酵素。

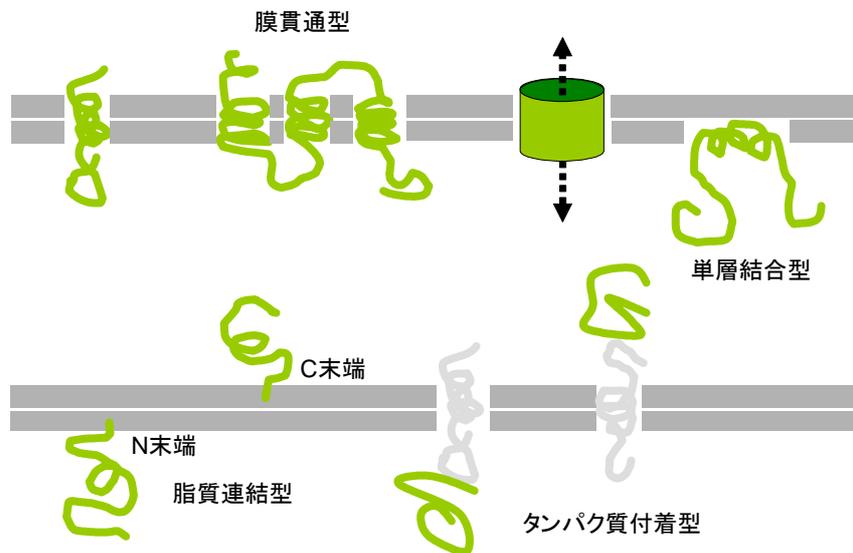


図 5: 膜タンパク質の膜への結合様式

図 5 に示すように、膜タンパク質の膜への結合様式は様々です。膜貫通型のタンパク質にはヘリックスが多いことが知られています。このようなタンパク質の場合、親水性の主鎖は互いに水素結合を作っており、ヘリックスなのでその数は理論的に最大になっています。疎水性の側鎖は膜の脂質と接触しています。

4 膜輸送の原理

細胞の持つ細胞膜は脂質二重層なので、極性のある大きな分子やイオンを拡散によって細胞内に取り込むことはできません。そこで、細胞が生きていくうえで必要な物質は細胞膜上に存在する膜輸送タンパクを利用して細胞内に輸送されます。

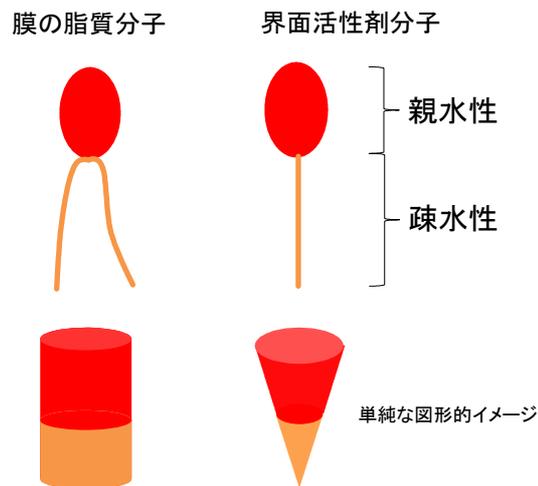
膜輸送タンパクにはチャネルタンパクと運搬体タンパクの 2 種類があります。チャネルタンパク (図 6) はランダムに開いたり閉じたりを繰り返すタンパク質で、分子の持つ電荷とその大きさで通過できる分子を選択します。

運搬体タンパク (図 7) は、タンパク質の一部に分子が結合するとタンパクが変形し、それによって内外への輸送を行います。その機構の性質上、輸送できる分子に選択性があります。

輸送には、エネルギーを必要としない受動輸送と、その逆の能動輸送があります (図 8)。溶質はその濃度勾配と膜をはさんだ電位差に従って自発的に移動します。この 2 つの駆動力を電気化学的勾配と呼びます。受動輸送では電気化学的勾配を利用して輸送を行っており、エネルギー消費は起こりません。受動輸送を行うのはチャネルタンパクや運搬体タンパクです。一方、運搬体タンパク

脂質分子と界面活性剤分子

細胞膜に最も多く使われているホスファチジルコリンというリン脂質分子は、親水性の頭部と疎水性の尾部を持った両親媒性の分子です。界面活性剤分子も基本的な構造は同じですが、この2つは疎水性の尾部の構造が異なります。リン脂質分子は疎水性尾部が2本の鎖状アルキル基からなっているのに対し、界面活性剤分子は1本しかありません。図形的に考えるとリン脂質分子は頭部と尾部の横幅がほとんど同じ円柱状の分子です。一方界面活性剤分子は親水性頭部に比べて疎水性尾部の横幅が短いため、頭部を底面とする円錐状の分子です。水中では円柱状のリン脂質分子の疎水性尾部は水を避ける傾向があり、その結果として二重層を形成して安定した構造を保ちます^a。細胞質ゾルには水が含まれるので細胞内での振る舞いもほぼ同じです。一方、界面活性剤分子は同じように疎水性尾部を水から隠すように結合すると、ミセルと呼ばれる球体を形成します。リン脂質分子の疎水性尾部の片方を切断し一本にするか親水性の頭部を大きくすると、円錐型の立体構造に変わり、界面活性剤として働くようになります。



	リン脂質分子	界面活性剤分子
構造	疎水性尾部が2本	疎水性尾部が1本
水中状態	疎水性尾部を内側に集めた二重層を作る	疎水性尾部を中心に集めたミセルを作る
性質	疎水性尾部を完全に水から隔離する “膜”を作る	疎水性尾部を他のタンパクや油脂に結合させ、“洗剤”としてはたらく

^a親水性頭部には極性があるので水分子と水素結合を形成するが、疎水性尾部は無極性なので、ファンデルワールス力のみで結合している。

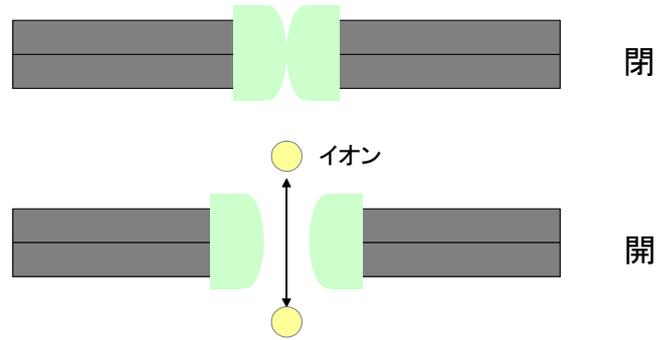


図 6: チャンネルタンパク

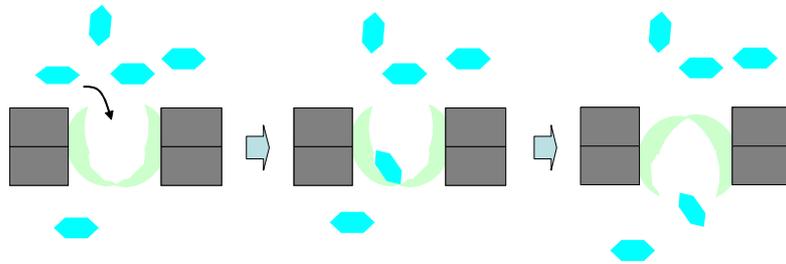


図 7: 運搬体タンパク

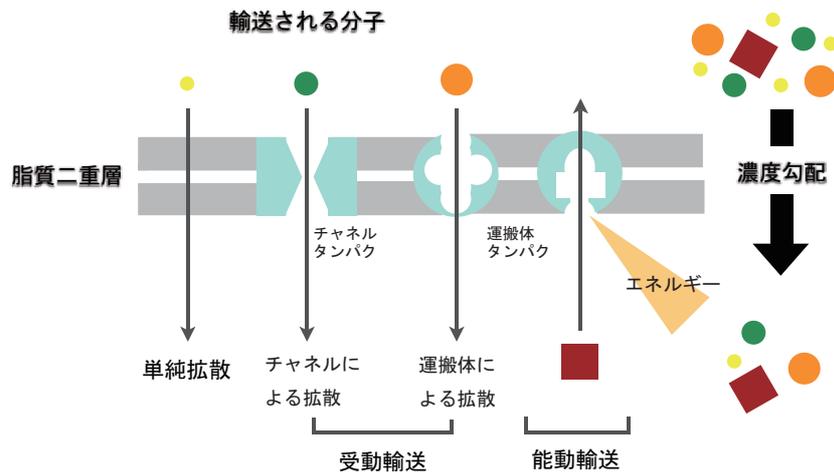


図 8: 受動輸送と能動輸送

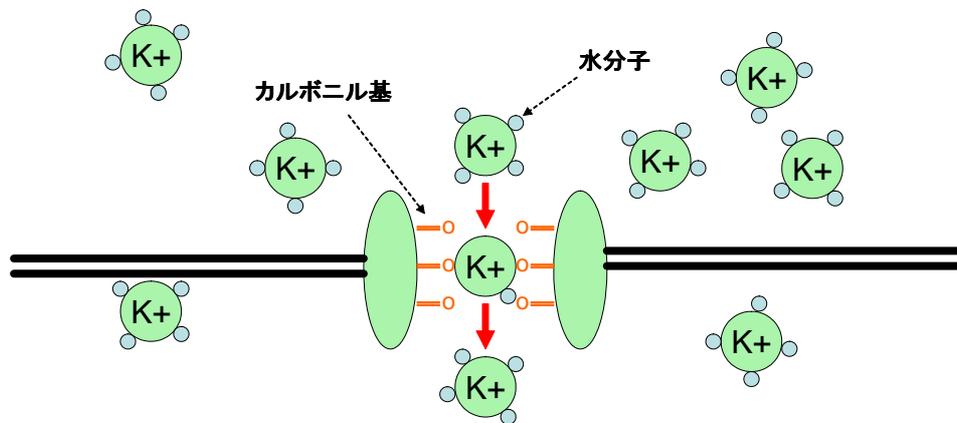


図 9: K^+ イオンの選択フィルター

チャンネルの一番狭いところには選別の関所（選択フィルター）が存在する。

によって何らかのエネルギーを輸送に用いなければならないのが能動輸送です。能動輸送は、電気化学的勾配に逆らい、

1. 共役輸送
2. ATP 駆動ポンプ
3. 光駆動ポンプ

の 3 つの方法で能動輸送されます。

5 イオンチャンネルのイオン選択性

イオンを透過させる働きのあるチャンネルタンパクをイオンチャンネルと呼びます。イオンチャンネルには選択性があります。例えば Na^+ チャンネルは Na^+ イオンしか通さず、 K^+ チャンネルであれば、 K^+ イオンしか通しません。このように特定の無機イオンしか通さない細胞膜表面の小さな穴が、イオンチャンネルと呼ばれています。イオンは膜の外と内のイオン勾配差によって起きる受動輸送によって運ばれます。

イオンチャンネルには、イオンを特異的に通す働きがあります。このイオン選択性の仕組みとしてまず挙げられるのが、イオンの直径や形です。穴に合わない形のイオンや穴より大きいイオンは通りません。次にチャンネル内の電荷の分布です。例えばチャンネル内が $+$ に電荷している場合、 $+$ の電荷を帯びたイオンは反発しあうため、通る事ができません。

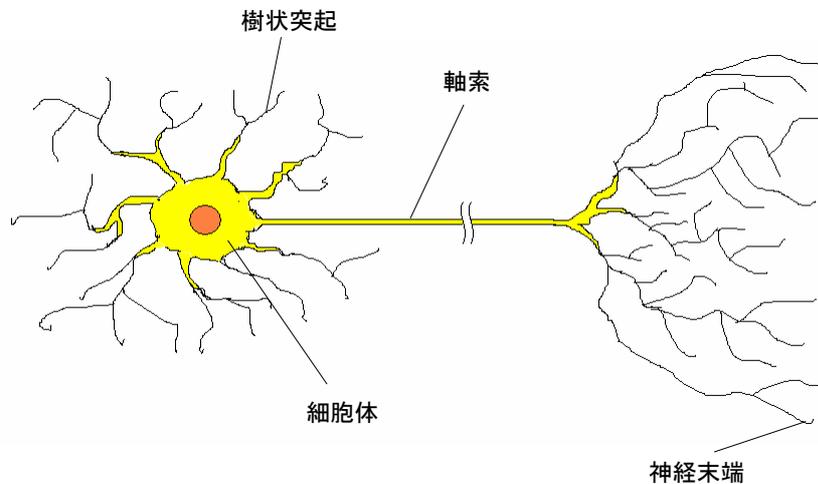


図 10: 神経細胞 (ニューロン)

また図 9 に示すように、チャンネルの一番狭いところでは、選択フィルターと呼ばれる、関所が存在し、イオン選択性を助けています。例えば、 K^+ イオンチャンネルでは、チャンネルの内側に負の電荷を帯びたカルボニル基が並び、 K^+ イオンが一時的に結合する部分を作ります。またイオンはたいてい水分子をまとっていますが、水分子をつけたままこの狭いフィルターを通る事は不可能なため、水分子をほとんど外してこのフィルターを通ります。イオン輸送のこの段階がチャンネル通過の最大速度を制限しています。したがってイオン勾配の差が増大するとチャンネルを通るイオンの流れは勾配に比例して増加しますが、このフィルターの働きによって速度には上限ができるのです。

6 神経細胞のイオンチャンネルとシグナル伝達

神経細胞 (ニューロン) はシグナルを受け取って次の目的地に運ぶ重要な細胞です。図 10 に示すように、ニューロンには核を含む細胞体と、細胞体から遠く離れた細胞までシグナルを伝達する長い軸索、他のニューロンからのシグナルを受け取る表面積を増やすための樹状突起、他のニューロン、筋肉などたくさんの細胞にシグナルを伝達するためたくさんの枝に分かれた神経末端から成っています。軸索の外側は内側に比べ正に荷電しています (分極)。それは能動輸送によって細胞外には Na^+ が、細胞内には K^+ が多く存在することと、 K^+ の膜による透過性によるものです。

ニューロンが刺激を受けると電位依存 Na^+ チャンネルが開き、細胞内と細胞外の電荷が逆転する活動電位を生じます。活動電位はすぐさま隣へ隣へと伝えられます。ニューロンが静止している時の膜電位 (細胞外を基準とした細胞内の電位) を静止膜電位と呼びます。刺激がある一定の値 (閾値) を超えると活動電位を生じますが、その値を超えなければ、静止膜電位に戻ります。

図 11 に示すように、電位依存 Na^+ チャンネルは閉、不活性、開の 3 種類の形状をとります。刺激

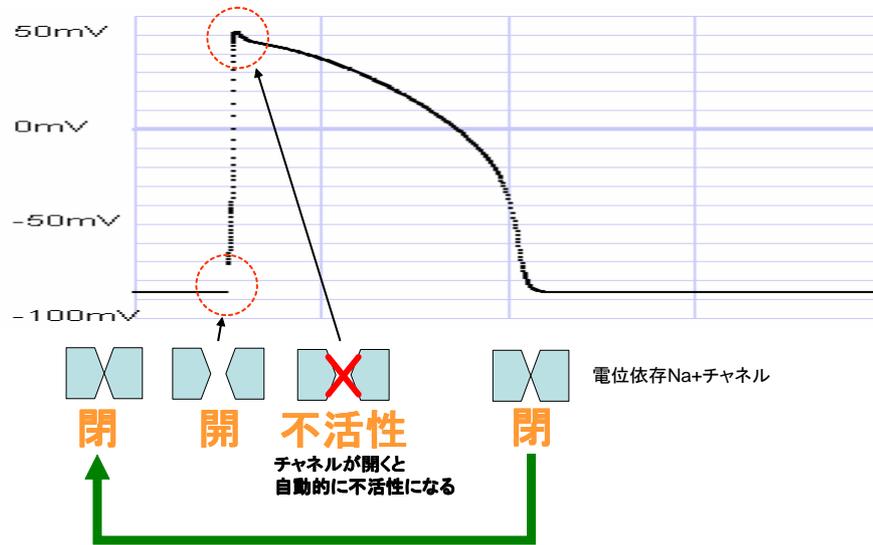


図 11: 電位依存 Na⁺ チャンネルと膜電位

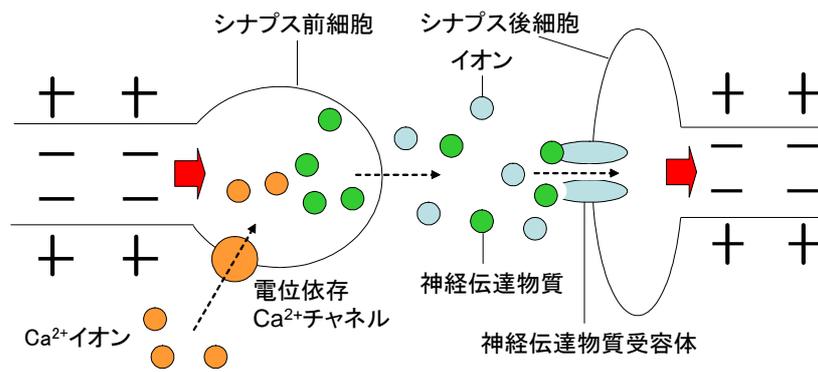


図 12: ニューロンが他のニューロンへ情報を伝える仕組み

を受け、チャンネルが開くと活動電位が生まれますが、チャンネルはすぐさま不活性となります。これにより刺激の直後、再び刺激を受けても Na^+ チャンネルが不活性状態から閉状態に戻るまでの間、次の活動電位を発生する事はできません。

図 12 にあるニューロンが他のニューロンへ情報を伝える仕組みを示します。シグナルを伝達する細胞（シナプス前細胞）と受け取る細胞（シナプス後細胞）の間にはシナプスと呼ばれる特別な接合部があります。ニューロンがニューロンへ情報を伝えるためには神経伝達物質がシナプスを通る必要があります。神経伝達物質は神経末端でシナプス小胞に蓄えられています。神経末端にシグナルが到着すると、電位依存 Ca^{2+} チャンネルが開き、 Ca^{2+} イオンが細胞内に流入します。これをきっかけにシナプス小胞の中に含まれる神経伝達物質が細胞外に分泌されます。分泌された神経伝達物質は神経伝達物質受容体によって受容されます。受容体が働くといオンが細胞内に流入し、シグナルが伝達されます。神経伝達物質には興奮を伝えるアセチルコリン、グルタミン酸などの興奮性伝達物質と、興奮を抑える GABA、グリシンなどの抑制伝達物質が存在します。興奮伝達物質は Na^+ や Ca^{2+} などを受容するイオンチャンネルに結合し、抑制伝達物質は Cl^- などを受容するイオンチャンネルに結合します。

サリンは副交感神経毒です。受容体によって受容されないで余ったアセチルコリンを分解するコリンエステラーゼの合成を阻害し、細胞内にアセチルコリンがたまったままにすることで、副交感神経を興奮させたままにする働きがあります。

7 糖と脂肪の分解

我々が生きてゆくためにはもちろん食物を食べる必要があります。その最も大きな理由は、食物から生きてゆくために必要なエネルギーを得るためです。化学的にはこのエネルギーは ATP(アデノシン三リン酸) と呼ばれる分子に蓄えられています。ATP が ADP(アデノシン二リン酸) という分子に変わるとき蓄えられたエネルギーが放出され、様々な活動に使われます。食物からエネルギーを得る過程は、食物から ATP を合成する過程であると考えていいでしょう。ではどのような過程で食物から ATP が合成されるのでしょうか。その全体像を図 13 に示しました。

食物は消化されたあと、糖類は解糖系と呼ばれる一連の化学反応の経路へ進みます。解糖系では ATP 生成の中心的経路であり、そこでは我々にとって最も重要な糖であるグルコース 1 分子がピルビン酸 2 分子になり、その過程で 2 分子の ATP と NADH(ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド) ができます²。このときの ATP は ADP から生成されます。ADP は ATP からエネルギーが放出されたときにできる分子なので、そこからまた ATP ができるのは不思議に思えるかも知れませんが、この反応ではエネルギー的に起こりにくい反応をエネルギー的に起こりやすい反応と共役させる酵素が用いられているのです³。

嫌気状態ではこれ以上酸化が進まず、解糖系で ATP を作るための NAD^+ 生成する発酵を行います⁴。好気状態の場合、ピルビン酸・脂肪酸はミトコンドリアでアセチル CoA に変換され、クエン酸回路に入ってゆきます。

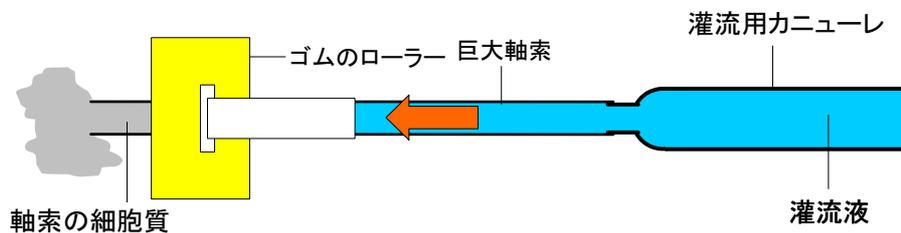
²解糖系でグルコース 1 分子につき、ATP 2 分子が消費されるが、その後の反応で 4 分子の ATP が得られるため、差し引き 2 分子の ATP が得られる。

³グリセルアルデヒド 3-リン酸がグリセルアルデヒド 3-リン酸脱水酵素によって 3-ホスホグリセリン酸に変換され、これによって生じた高エネルギーのリン酸基が ADP に転移し、ATP ができる。

⁴このときできる乳酸は老廃物となる。

ヤリイカを用いて膜の興奮の秘密を探る

ヤリイカの持つ軸索は太くて長いため、神経の軸索を伝わる電気シグナルの研究するのにヤリイカは都合のよい生物です。神経の興奮状態を知る上で実際にアメリカケンサキイカが研究に使われていました。その巨大な軸索に毛細管電極を挿し、刺激を与えることで活動電位を直接測ることができます。そのため、軸索の中を空にした後、そこに軸索の内外に存在する主なイオンの純粋溶液で満たす灌流を行うことで、活動電位に関係しているイオン (Na^+ と K^+) を同定することができたのです。またそれぞれのイオンがどのような働きをしているかも、イカの巨大軸索によって明らかになりました。また膜外の K^+ と Na^+ の濃度を変化させ、それが膜電位にどのような影響を与えたのかを調べた結果、 Na^+ は活動電位のピークに、 K^+ は静止状態の軸索の膜電位に関係していることが分かりました。さらに、活動電位によって Na^+ チャンネルが開くこと、 Na^+ チャンネルが閉じた後は余分の K^+ チャンネルが開くことによって膜電位が静止状態に戻るのを促進していることも判明したのです。



ヤリイカの軸索内の細胞質をゴムのローラーによって取り除き、カニューレを用いて灌流液に置き換える操作。

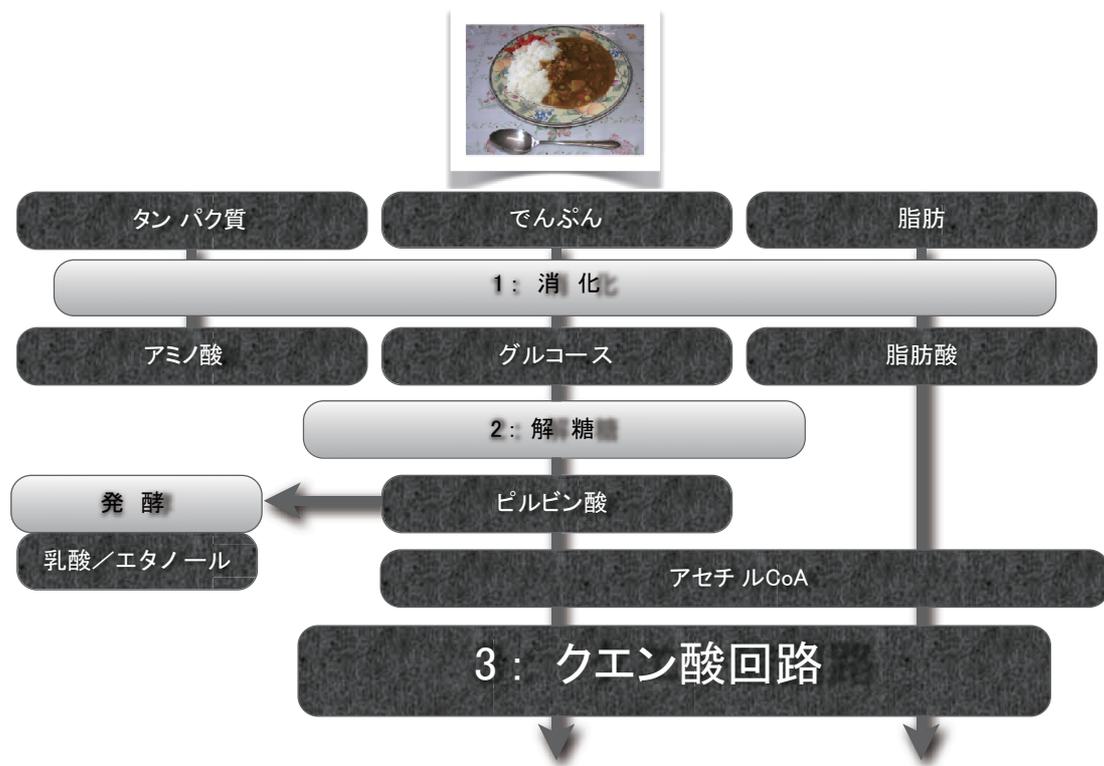


図 13: 食物からエネルギーを得る仕組み

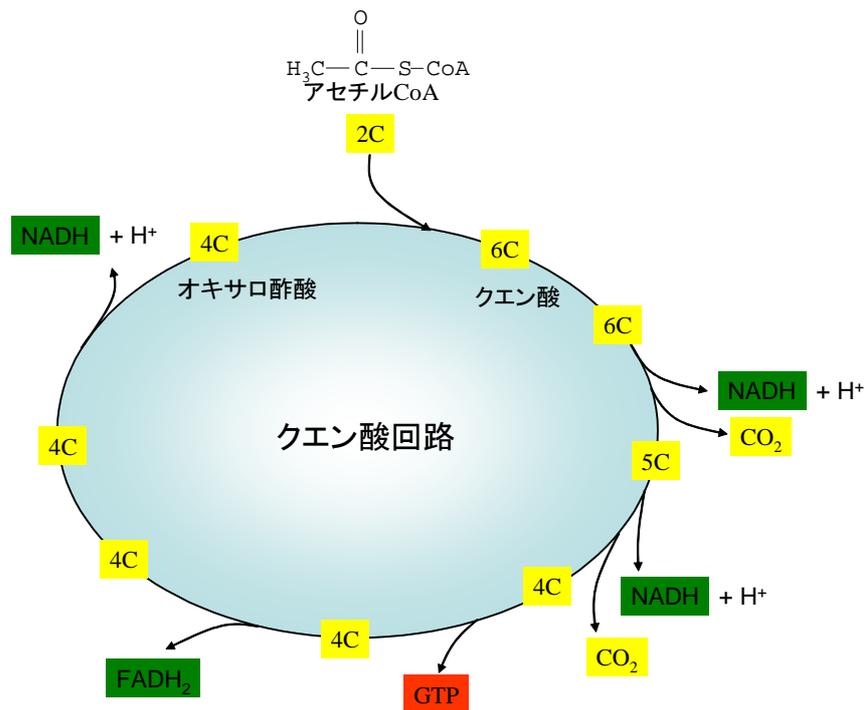


図 14: クエン酸回路

8 クエン酸回路と電子伝達系

クエン酸回路と電子伝達系は、共に酸素呼吸が可能な細胞すなわち、ミトコンドリアを有する細胞のみに存在するエネルギー代謝経路です。クエン酸回路はミトコンドリア内膜内（マトリックス）に存在し、電子伝達系はミトコンドリア内膜上に存在しています。

ミトコンドリアを有する細胞では、解糖系によって生じたピルビン酸を二酸化炭素とアセチル基に分解し、さらにこのアセチル基を CoA(補酵素 A) に結合させ、アセチル CoA⁵を生産します。

アセチル CoA はオキサロ酢酸と結合し、クエン酸となることでクエン酸回路というループ状の代謝経路に入ります(図 14)。アセチル CoA は 2 つの炭素を有し、オキサロ酢酸は 4 つの炭素を有する分子です。クエン酸はその合計、6 つの炭素を有しています。クエン酸回路は回転しながら徐々に炭素を減らしつつ電子を NAD⁺(ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド) に渡してゆきます。この「電子を渡す」ことこそがクエン酸回路の大きな意義なのです。

これに対して、電子伝達系の意義は「ATP を生産する」ことにあると言えるでしょう。NAD⁺ はクエン酸回路から大量の電子をもらって NADH となり、電子伝達系へ電子を運びます。この時ミトコンドリア内膜を境に、細胞質側では H⁺ が増え、マトリックス側では e⁻ が増えます(図 15)。

最終的にはこのようにして生じた電位差を利用して電子伝達系酵素がリン酸を使って ADP から ATP を合成します。このとき酸素に電子が移って水分子が出来上がるため、ここで酸素が消費され

⁵ 「アセチルコーエー」と読む。

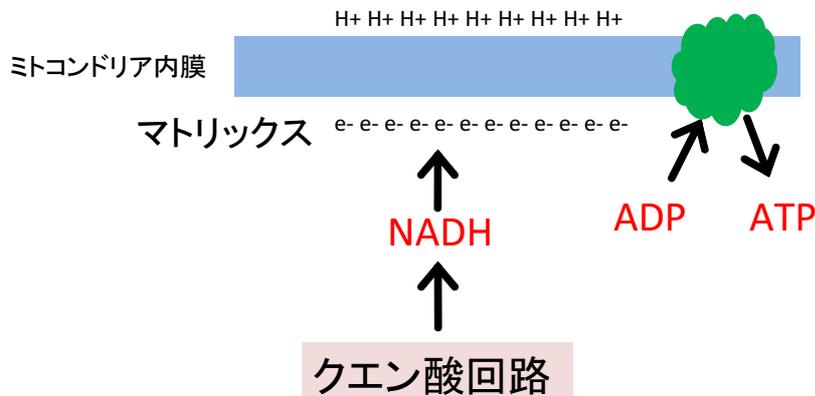


図 15: 電子伝達系

るのです。この工程は酸化的リン酸化と呼ばれます。

酸素のない発酵で1分子のグルコースから獲得できるATPの数は2個です。これに対し、酸素を使う場合は解糖系から2個、TCA回路から2個、電子伝達系から34個のATPを獲得できます。酸素を用いる呼吸代謝がATPを獲得する上でいかに効率が良いか、よく分かります。

9 食物の備蓄と利用

これまで述べてきたように、生物が活動するためには常に細胞内でATPが必要となります。これは生体内で起こる多くの化学反応のエネルギー源となるからです。しかし現実には生物は常に食物にありつけるわけではありません。そこで生物には食物分子を備蓄する機構が備えられています。

動物の場合、肝臓や筋肉など多くの細胞の細胞質にグリコゲンが小さな顆粒として存在し、急な必要性に素早く対応できるようになっています。一方、脂肪は脂肪組織に蓄えられ、必要なときは血中に放出されます。これはグリコゲンに比べ備蓄性に優れるという長所があります。

植物の場合、食物をデンプンと脂肪という形で蓄えています。どちらも葉緑体に蓄えられ、日光からATPを生産できない時に使われます。種子には多量のデンプンや脂肪が蓄えられており、成長するためのエネルギーや生体分子として使われています。発芽中の種子は、必要に応じて、脂肪をグルコースに変えられます⁶。

体外から摂取された食物分子や、体内に備蓄された糖や脂肪は、解糖系やクエン酸回路を中心に異化反応によって利用されます。異化反応によって、細胞は、エネルギーだけでなく、体を作るために必要な材料を作ります。この代謝経路は、複雑に枝分かれしていますが、調節機構の巧妙な働きにより、調和を保っているのです。

⁶糖は脂肪に変わるが、脂肪酸は糖に変えられない。

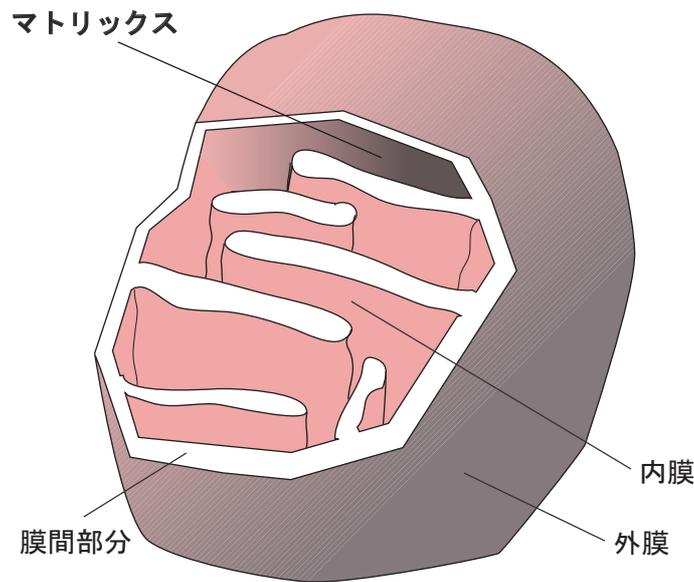


図 16: ミトコンドリアの構造

10 ミトコンドリアの4つの区画とその役割

ミトコンドリアには、外膜、内膜、マトリックス、外膜と内膜の間の部分である膜間部分の4つの区画が存在し、エネルギーの合成においてそれぞれが重要な役割を担っています(図16)。外膜はポリンと呼ばれる輸送タンパクをもち、それが大きな親水性チャネルを構成しています。そのため膜間部分の分子構成は、5000ドルトン以下の分子については細胞質とほぼ同じになっています。内膜は、膜輸送タンパクによってマトリックスに入る分子の種類の選択をするという機能と、マトリックスから送られてきた高エネルギー電子を電子伝達系でプロトンを生み出すという機能を持っています。マトリックスは、膜を通ってきたピルビン酸と脂肪酸を酸化してアセチル CoA を生み、クエン酸回路を回します。そしてできた高エネルギー電子を内膜の電子伝達系に送ります。⁷ また、電子伝達系から送られてきたプロトンを使って、マトリックス内部にある ADP から ATP を合成します。膜間部分は、マトリックスから送られてきた ATP を用いて、ほかのヌクレオチドをリン酸化します。

11 葉緑体の区画

図 17 に示すように、葉緑体は外膜・内膜・チラコイド膜の3重膜構造で、内膜の内側をストロマ、チラコイド膜とその内側をチラコイドと言います。またチラコイドは多くの場合、いくつも重

⁷分子から分子に電子伝達が起こる際の標準自由エネルギー変化 ΔG° の尺度となるのは、酸化還元電位の差 $\Delta E'_0$ である。これを測るためには、対象となる酸化還元物質対を 1:1 (等モル) に混合した溶液と、基準として運んできた他の酸化還元物質対の等モル溶液を連結する電子回路をつくり、両者の間の電位差を測定すればよい。このとき、 $\Delta E'_0 = E'_0(\text{受容体}) - E'_0(\text{供与体})$ であり、また、 $\Delta G^\circ = -0.023n\Delta E'_0$ が成立する。ただし n は酸化還元電位の差が $\Delta E'_0$ ミリボルトのときに輸送される電子の数である。

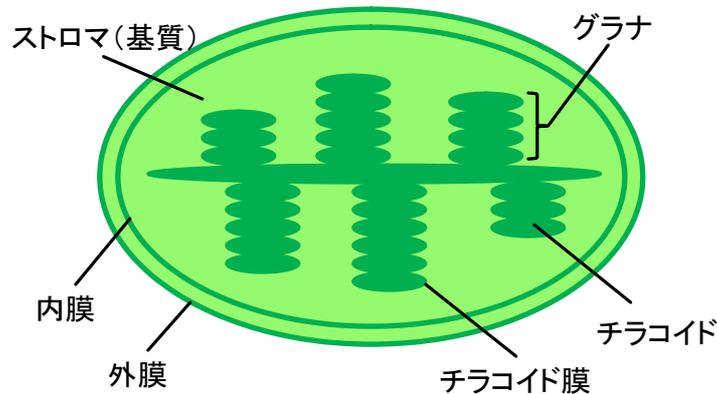


図 17: 葉緑体の構造

なって存在しており、そのチラコイドの塊をグラナと呼びます。チラコイドには光合成色素であるクロロフィル a や、光エネルギーを吸収し、エネルギーをクロロフィル a に伝える補助色素（クロロフィル b・キサントフィル・カロテン）などがあります。また、光合成反応の中心はチラコイド膜上に埋まっているタンパクで起こります。まず光化学系 II は活性型クロロフィル a が持っているエネルギーを使って水からプロトンと電子を作ります。チラコイド膜の内外に電位差が生じ、その電位差を利用して ATP 合成酵素が ATP を合成します。その後光化学系 I はプロトンと電子を合成し、水素に戻します。これらをまとめて光化学系と呼びます。電子伝達系を持つミトコンドリアの内膜と、チラコイド膜の働きが似ていることがわかります。

12 光合成による ATP、NADPH の生成

光合成では CO_2 と H_2O から有機分子が生成されることがよく知られていますが、その過程で必要となる ATP、NADPH の生成も光合成によって行なわれています。図 18 に示すように、光がクロロフィル分子に当たると、まず光化学系 II で電子が高エネルギー化されます。次に、この高エネルギー化された電子が電子伝達系を流れ、その過程でチラコイド膜にあるプロトンポンプ（シトクロム b_6-f 複合体）が駆動されてプロトン (H^+) 勾配ができます（図 19）。そしてそのチラコイド膜にある ATP 合成酵素がこのプロトン勾配を使って膜のストロマに面した側で ATP を合成します。

光化学系 I では、光エネルギーによってできた反応中心の正孔に、電子伝達系から流れてきた電子が入り、光化学系 II での反応と同様に電子が高エネルギー化されます。このエネルギーを用いることによってフェレドキシン NADP 還元酵素が NADP^+ から NADPH を合成することができるようになります。

クロロフィル分子から外れた分の電子は水分解酵素を用いて水から補充され、結果として O_2 が放出されます。

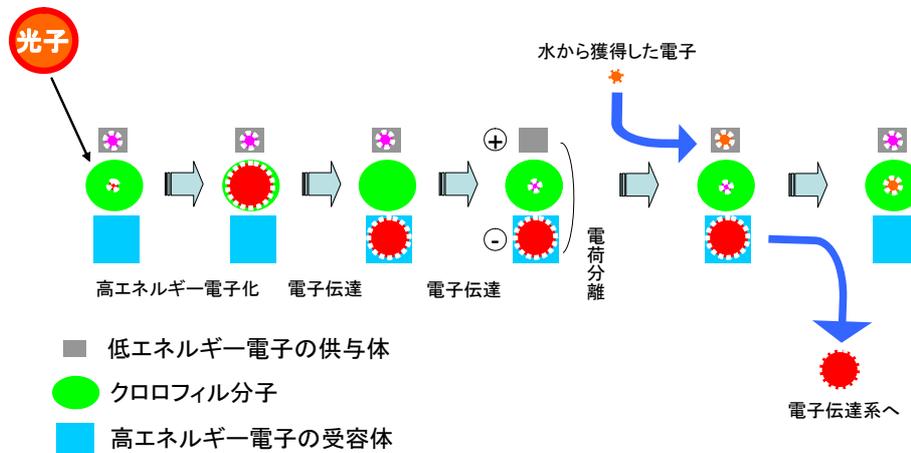


図 18: 反応中心クロロフィル分子による光エネルギーの捕捉

桃、赤、橙の丸は電子を表し、その大きさは電子が持つエネルギーの大きさを表す。

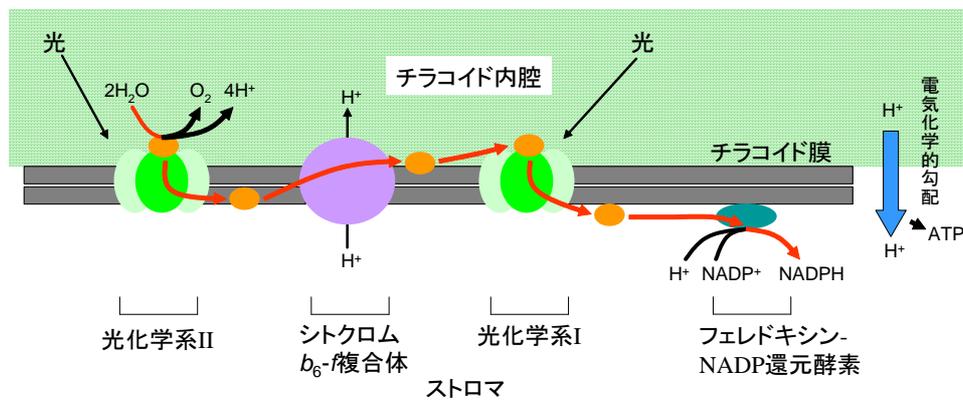


図 19: ATP、NADH 生成の流れ

赤色の矢印は、電子の流れを表す。本図では一部省略して描いているが、青色の矢印で示したプロトン勾配が、チラコイド膜にある ATP 合成酵素を駆動し、その結果として ATP が生成される。

参考文献

- [1] Alberts B et al., 中村桂子、松原謙一監訳「Essential 細胞生物学 (原著第2版)」南江堂 (2005/09)
- [2] Fraser CM et al.(1995) The minimal gene complement of *Mycoplasma genitalium*. Science 270(5235):397-403.
- [3] Lander ES et al.(2001) Initial sequencing and analysis of the human genome. Nature. 409(6822):860-921.
- [4] Venter JC et al.(2001) The sequence of the human genome. Science. 291(5507):1304-51.
- [5] 富田勝 (監修) 斎藤輪太郎 (著) 「バイオインフォマティクスの基礎～ゲノム解析プログラミン
グを中心に～」サイエンス社 (2005/07)
- [6] 富田勝、西岡孝明 (編) 「メタボローム研究の最前線」シュプリンガー・フェアラーク東京
(2003/11月)
- [7] Tomita M, Hashimoto K, Takahashi K, Shimizu TS, Matsuzaki Y, Miyoshi F, Saito K, Tanida
S, Yugi K, Venter JC, Hutchison CA 3rd.(1999) E-CELL: software environment for whole-cell
simulation. Bioinformatics 15(1):72-84.
- [8] 高木利久、富田勝 (編集) 「ゲノム情報生物学」中山書店 (2000/10)

索引

ADP, 13

ATP, 13

アセチル CoA, 16

イオンチャネル, 10

運搬体タンパク, 7

解糖系, 13

界面活性剤, 8

クエン酸回路, 16

光合成, 19

コレステロール, 5

軸索, 11

脂質二重層, 4

シナプス, 13

受動輸送, 7

小胞体, 5

神経細胞, 11

炭化水素鎖, 4

チャンネルタンパク, 7

電気化学的勾配, 7

電子伝達系, 16

ニューロン, 11

能動輸送, 7

発酵, 13

不飽和度, 4

フリッパーゼ, 5

膜タンパク質, 5

膜輸送タンパク, 7

マトリックス, 18

ミトコンドリア, 18

葉緑体, 18

両親媒性, 4

Contributors

Baba F., Oshita K., Murakami S., Kikuta K., Matsumura K., Kido N, Nakashima N., Nozaki T., Shinnabe H., Kitagawa N.



慶應義塾大学環境情報学部
基礎分子生物学 3(2007)