

お米のはなし

お米や稲に関するちょっとした情報・豆知識を専門家が綴る「お米のはなし」の第50弾をお届けします。

(シリーズ担当：R. I.)

第50話 物質生産と光合成 その2 研究の歴史つづき

光合成研究の歴史の続きから

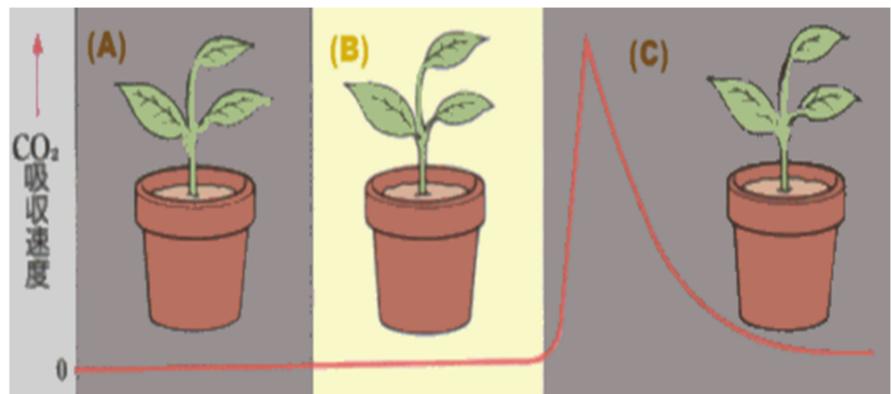
1949年 ベンソン Andrew Benson (アメリカ) の試験

《A》暗室・二酸化炭素あり。何の反応も起こらない。

《B》光照射・二酸化炭素なし。光エネルギーによってある反応が起こる。

《C》暗室・二酸化炭素あり。二酸化炭素はデンプンに同化

されるが、《B》で生成された物質がなくなると、二酸化炭素の吸収量は減少する。



1955年 カルビン Melvin Calvin (アメリカ)

戦後、原子炉から多量に得られる $^{14}\text{CO}_2$ (放射性二酸化炭素) を利用し、前記ベンソンと共に、光合成 $^{14}\text{CO}_2$ 固定の初期産物

として3-ホスホグリセリン酸 (PGA) を同定した。また、

CO_2 受容体は中間代謝産物を経て回路により再生されると推定した。単細胞緑藻クロレラの懸濁液を用い、一部を短時間で熱アルコールに投入して反応を停止し、 ^{14}C 産物の分離

と同定にはペーパークロマト法とラジオオートグラフィーを

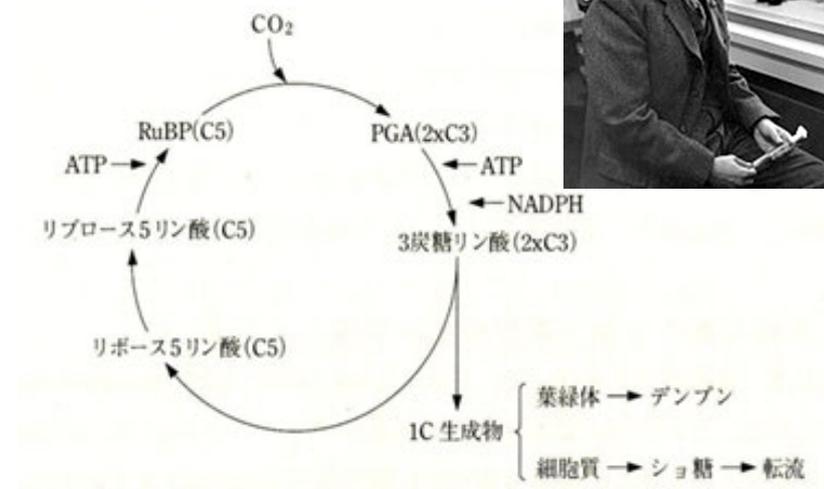


図 50-1 カルビン回路 (カルビン・ベンソン回路ともいう)

併用した。糖リン酸など種々の中間代謝産物への ^{14}C ラベル出現の時間経過と各分子内の ^{14}C 分布を詳しく解析して“光合成の炭素還元回路”が提案され、1956年に還元的ペントースリン酸回路(C3回路)として完成された。その後、C3回路の酵素がすべて生化学的に実証され、広範な植物や化学無機栄養細菌を含む原核生物にもその存在が確認された。この業績によりカルビンノーベル化学賞(1961)を受賞した。(光合成事典 (Web版) 日本光合成学会編、2015年4月公開より抜粋引用)

1960年 ロバート・ヒル Robert Hill とデレク・ベンドール Derek Bendall (イギリス)

Z機構* (図 50-2) を発見。ロバート・ヒルは、1939年のヒル反応の発見者と同一人物。

*Z機構：1つの光化学系は水を分解するため、+0.8V程度の酸化力をつくり、シトクロム b6 を還元する。電子はシトクロム b6 (0V 付近) からシトクロム f (+0.4V 付近) に流れもう1つの光化学系はシトクロム f を酸化し、 NADP^+ を還元できる -0.4 V 近くの還元力をつくり出す。縦軸に酸化還元電位をとり、横軸に電子の流れる順序をとって電子伝達成分を図示すると、Z という文字を横にしたような形になるため、ゼットスキームモデルと呼ばれている。(光合成事典 (Web版) から抜粋引用)

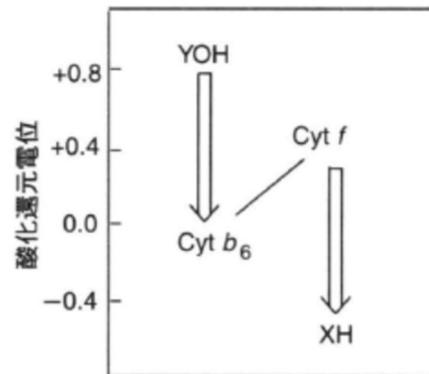


図 50-2 Z 機構の模式図

1978年 ポール・ボイヤー Paul Delos Boyer (アメリカ)

ATP合成酵素を発見。1997年にノーベル賞を受賞。(以上、Wikipedia から抜粋引用)

光合成研究の歴史はここまでとし、以下、光合成に関連する用語の解説をします。

解説 1 ATP と ADP

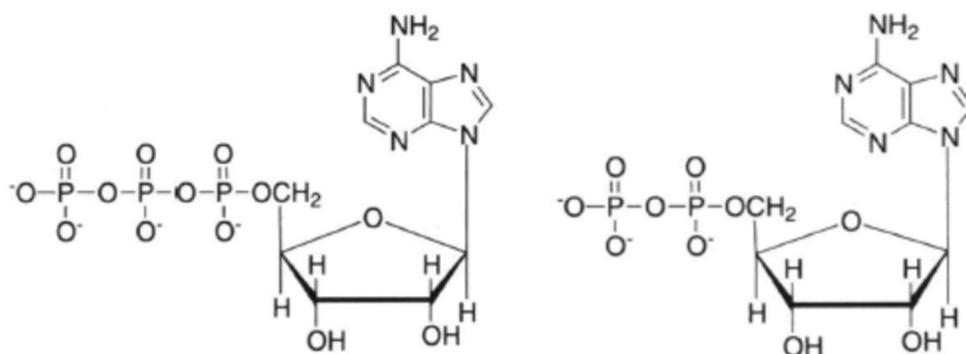


図 50-3 ATP (左) と ADP (右) の構造式 (リン酸基の数が1つ違う)

ATP (adenosine tri-phosphate アデノシン 5'-三リン酸) が加水分解されて、ADP (adenosine 5'-diphosphate アデノシン 5'-二リン酸) とリン酸が生じるときも、また ATP が AMP (adenosine 5'-monophosphate アデノシン 5'-一リン酸) とピロリン酸(Pi)になるときにも熱が生じる。このため、生体内の多くの反応は、それ自身はエネルギーの供給がないと起こらないが、ATP の加水

分解を同時に起こすことによって得られるエネルギーを利用して、反応を可能にしている。また、イオンを輸送する ATPase (ATP を加水分解して ADP とリン酸を生じる酵素) では、ATP のもっているエネルギーが膜を介したイオンの電気化学的ポテンシャル差 (位置エネルギー) に変換される。ATP は生体内で起こる多くの反応にエネルギーを供給する役割を果たしており、エネルギー通貨と呼ばれている。

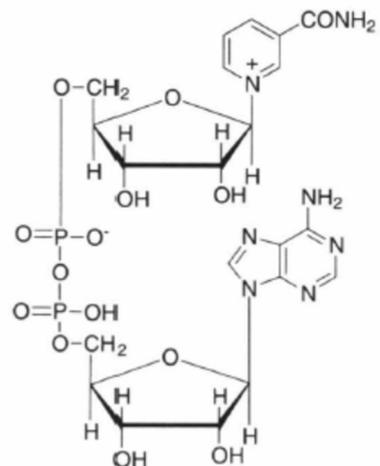
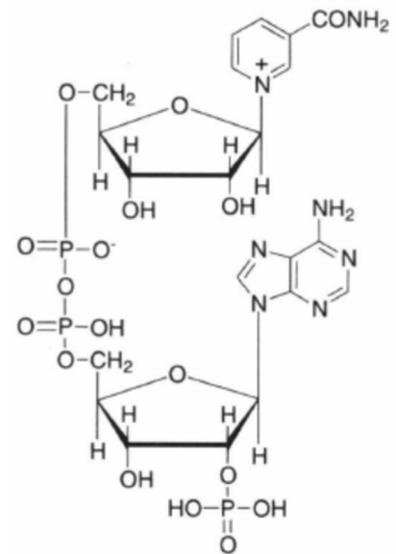
細胞内では、1 分子のグルコースが解糖系によって分解され 2 分子のピルビン酸を生じるまでに、4 分子の ATP の合成と 2 分子の ATP の加水分解が起こるので、差し引き 2 分子の ATP が得られる。これを基質レベルのリン酸化という。さらに、2 分子のピルビン酸がミトコンドリア内で CO₂ に完全に酸化されると、ATP 合成酵素によっておよそ 36 分子の ATP を生じる。一方、葉緑体では光エネルギーの捕捉によって光化学反応が進行し、水の分解から NADP の還元に至る光合成電子伝達反応によって生じるチラコイド膜内外のプロトンの電気化学的ポテンシャル差を利用して ATP 合成酵素によって ATP がつくられる。この ATP に蓄えられたエネルギーは主として二酸化炭素の還元反応に用いられる。(光合成事典 (Web 版) から抜粋引用)

解説 2 NADPH と NADH

NADP(H) (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリン酸) は、光合成経路あるいは解糖系のエントナー - ドウドロフ経路などで用いられている電子伝達体である。NADH と構造上良く似ており、脱水素酵素の補酵素として一般的に機能している。酸化型 (NADP⁺) および還元型 (NADPH) の 2 つの状態を有する。

酸化還元反応は、 $\text{NADP}^+ + 2\text{e}^- + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{NADPH}$ である。NAD と同様、生体の多くの酸化還元反応に関与している補酵素であるが、光合成における関与の主なもの、酸素発生型光合成生物の最終的な電子受容体として、還元型フェレドキシンからフェレドキシン-NADP+オキシドレダクターゼ(FNR)の触媒によって電子を受け取り還元される。NADPH は還元的ペントースリン酸回路によって酸化され二酸化炭素を還元する。また、C₄ 経路の NADP-リンゴ酸酵素による二酸化炭素還元系の補酵素として働く。さらに、葉緑体呼吸の基質としての機能、光化学系Iの周りの循環的電子伝達およびそれに共役した CO₂ の輸送の関与が示されている。

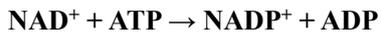
NAD(H) (nicotinamide adenine dinucleotide ニコチンアミドアデニンジヌクレオチド) は、 $\text{NAD}^+ + 2\text{e}^- + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{NADH}$ の反応で酸化還元反応を行うので、還元型は H をつけて示し、酸化型を NAD⁺ で表す。光合成に限らず生体の多くの酸化還元反応を仲介する補酵素であるが、光合成における関与は、光合成細菌の光リン酸化によって生じた ATP を利用した電子逆行による NAD の還元反応、C₄ 回路の NAD-リンゴ酸酵素による二酸化炭素固定である。さらに、葉緑体呼吸の基質としての機能や、光化学系 I の周りの循環的電子伝達およびそれに共役した CO₂ の輸送



にも関与する可能性が指摘されている。(光合成事典 (Web 版) から抜粋引用)

NADP⁺の合成

NADP⁺の基本骨格はNAD⁺と同じであり、NAD⁺のヌクレオチドの2'へのリン酸基の付加は以下の反応で行なわれる。



なお、右図はNADとNADH間の酸化還元反応である。

